

151

В О П Р О С Ы
ПАЛЕОБИОЛОГИИ
и
БИОСТРАТИГРАФИИ

ТРУДЫ
II СЕССИИ
ВСЕСОЮЗНОГО
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА

ГОСГЕОЛТЕХИЗДАТ

240

ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ВОПРОСЫ ПАЛЕОБИОЛОГИИ И БИОСТРАТИГРАФИИ

*Труды II сессии
Всесоюзного палеонтологического общества*



ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛИТЕРАТУРЫ ПО ГЕОЛОГИИ И ОХРАНЕ НЕДР
МОСКВА 1959

Редактор проф. *Д. Л. СТЕПАНОВ*

Редакционная коллегия: *И. Е. Занина* (уч. секретарь),
Е. А. Модзалевская, Н. К. Овечкин,
В. П. Ренгартен, Н. Н. Субботина

ПРЕДИСЛОВИЕ

В период с 31 января по 4 февраля 1956 г. в Ленинграде состоялась II сессия Всесоюзного палеонтологического общества, совпавшая с его сорокалетием. Сессия была посвящена вопросам эволюции и формообразования, а также палеоэкологии и филогении различных групп древних животных. Значительное место в работе сессии было отведено вопросам методики палеонтологических исследований.

Сессия привлекла большое внимание научной общественности. В ее работе наряду с палеонтологами и геологами-стратиграфами приняли деятельное участие биологи.

На сессии было заслушано 38 докладов. В ее работе приняло участие около 400 представителей 80 научных и производственных организаций, а также высших учебных заведений.

Вместе с советскими палеонтологами в работе сессии приняли участие ученые Чехословакии, Польши и Китая.

В настоящем сборнике согласно публикуемым материалам выделены четыре основные части. В первую включены доклады, посвященные общим проблемам эволюции органического мира. Во второй помещены статьи, посвященные выяснению конкретных филогенезов некоторых групп беспозвоночных, преимущественно фораминифер и аммонитов в связи с использованием их для биостратиграфии. В третьей части даны сообщения палеоэкологического характера, освещающие вопросы существования и образа жизни отдельных групп животных, а также биономические и тафономические особенности, характеризующие целые фаунистические комплексы различных стратиграфических подразделений. Четвертая часть охватывает доклады методического характера.

Такая группировка материала, конечно, является в значительной мере условной, поскольку во многих докладах отражена различная тематика. Так, доклады, отнесенные к методическим, нередко включают элементы палеоэкологического анализа. Так же тесно переплетаются вопросы палеоэкологии с основной темой докладов филогенетического раздела. Наконец, отдельные доклады не укладываются в рамки ни одной из перечисленных четырех групп, занимая особое место. Таковы, например, доклады чехословацких палеонтологов Р. Горны, Г. Хлупача, М. Шнайдра и Ф. Прантла, посвященные биостратиграфии чешского среднего палеозоя («Баррандиена») и истории развития палеонтологии в Чехословакии.

Первая часть сборника, посвященная общим вопросам эволюции, начинается докладом одного из основателей Палеонтологического общества и его первого, ныне почетного, председателя Н. Н. Яковлева. В этом докладе рассматриваются явления параллелизма в развитии некоторых групп животных, давшие повод ряду зарубежных палеонтологов трактовать их с позиций направленности эволюции. Н. Н. Яковлев, критикуя концепцию ортогенеза, объясняет эти явления как результат приспособления к сходным условиям существования.

В докладе А. И. Толмачева рассматриваются некоторые географические закономерности развития органического мира Земли. В частности, обосновывается преимущественное значение суши северного полушария для формирования прогрессивных элементов наземных фаун и флор в кайнозой и в меловом периоде. Для ряда прогрессивных групп животных и растений, развившихся в позднем палеозое и раннем мезозое, предполагается генетическая связь с южно-тропической или экваториальной сушей.

Общие вопросы эволюции затрагиваются и в докладе Л. С. Гликмана, который на конкретном материале по меловым эласмобранхиям устанавливает, что направление эволюции хищных акул в большой степени зависит от характера питания, которым определяется, в частности, строение их зубного аппарата. Отмечается, что акулы, несмотря на примитивность своей организации, выражающуюся в сохранении ряда архаичных признаков, являются прогрессивной бурно эволюционирующей группой.

Широкие и далеко идущие обобщения, вытекающие из изучения развития палеогеновых фораминифер, мы находим в докладе Н. К. Быковой, приводящей к выводу о существовании закона цикличности филогенетического развития. При этом имеется в виду повторение на более высоком уровне в истории развития группы определенных сочетаний морфологических признаков, что обусловлено повторением комплекса экологических условий в процессе развития среды обитания. Периодичность изменения экологических условий, определяющая при участии естественного отбора цикличность филогенетического развития, обуславливает и закономерность вымирания. Однако приводимая в докладе аргументация едва ли может быть признана достаточной для того, чтобы считать весьма дискуссионные выводы Н. К. Быковой должным образом обоснованными.

Доклад Н. К. Быковой тесно связан также с группой докладов, посвященных вопросам филогении и стратиграфического значения фораминифер.

Вопросы филогении некоторых семейств юрских аммонитов получают подробное освещение в докладе В. Г. Камышевой-Елпатьевской, В. П. Николаевой и Е. А. Троицкой.

Филогения меловых эласмобранхий составляет содержание значительной части упоминавшегося выше доклада Л. С. Гликмана.

Большое число докладов, составляющих палеоэкологический раздел настоящего сборника, наглядно свидетельствует о быстром развитии у нас в Советском Союзе этого направления палеонтологических исследований. Если всего несколько лет назад палеоэкологические работы осуществлялись почти исключительно в Палеонтологическом институте АН СССР, то сейчас необходимость палеоэкологических наблюдений завоевала признание широких кругов советских палеонтологов. На сессии были заслушаны доклады о результатах комплексного палеоэкологического изучения фауны и флоры казанского яруса (Р. Ф. Геккер), а также палеоэкологических наблюдений над девонской фауной Русской платформы (Г. П. Батанова), девонскими кораллами-табулятами Кузнецкого бассейна (В. Н. Дубатов), над палеобиоценозами угленосных отложений перми Печорского бассейна (Г. И. Дембская) и палеоцена бассейна р. Дон (Е. П. Семенова).

Особое место среди докладов, посвященных экологической тематике, занимают обобщения зоологов-специалистов по рецентным животным.

К числу их принадлежит доклад И. Д. Стрельникова, в котором на основании анализа данных о терморегуляции современных рептилий делаются выводы о тепловом режиме и образе жизни вымерших мезозойских групп, в частности динозавров. Доклад В. Г. Касьяненко посвящен опыту использования функционального анализа суставов конечностей

современных млекопитающих для выяснения функций конечностей древних форм. Устанавливается, что знание суставного рельефа конечностей позволяет определять характер движений, совершаемых в суставах.

Весьма перспективны для палеоэкологических исследований выводы В. В. Кузнецова о возможности реконструкции физико-географических условий в древних морских водоемах на основании изучения скорости роста и продолжительности жизни беспозвоночных. Материал этого доклада должен привлечь внимание палеонтологов к наблюдениям над различного рода образованиями, отражающими периодичность роста на скелетных образованиях и постройках древних беспозвоночных. В докладе Л. И. Хозацкого на конкретных примерах показано, какое большое значение может получить в палеонтологии учение о жизненных формах или биологических типах.

Среди сообщений методического характера были сделаны два взаимно дополняющих друг друга доклада о закономерностях деформации ископаемых раковин пелеципод в зависимости от факторов диагенеза (В. В. Погоревич) и о методике реконструкции раковин древних пелеципод по их фрагментарным остаткам (Б. В. Наливкин). Новая оригинальная постановка вопроса об использовании филогенетического развития позвоночных для обоснования главных подразделений геохронологической и стратиграфической шкалы отмечается в докладе И. Г. Пидопличко, Р. С. Елтышевой изложены результаты использования для стратиграфии таких малоизученных ископаемых, как фрагментарные остатки палеозойских морских лилий. Интересный, хотя быть может и не вполне убеждающий опыт применения современных физико-химических методов исследования для решения палеобиологических вопросов составляет содержание краткого сообщения В. И. Драгунова, Ю. А. Казицына и С. И. Катченкова.

К сожалению, это сообщение оказалось единственным на сессии, в котором в той или иной мере поднимался вопрос о внедрении физико-химических методов в практику палеонтологической работы.

Это свидетельствует о недостаточном внимании наших палеонтологов к методам палеонтологических исследований, обогащенных достижениями точных наук и имеющих широкие перспективы.

Из краткого обзора материалов, составляющих настоящий выпуск трудов II сессии ВПО, видны их новизна и разнообразие.

Это дает основание считать, что хотя не все вопросы повестки дня сессии нашли достаточно полное отражение в публикуемых докладах, все же и имеющийся материал представляет интерес для широкого круга не только палеонтологов, но и специалистов смежных областей знания и привлечет внимание читателей.

ВСТУПИТЕЛЬНОЕ СЛОВО ЗАМЕСТИТЕЛЯ ПРЕДСЕДАТЕЛЯ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА Д. Л. СТЕПАНОВА

Всесоюзное палеонтологическое общество возникло в 1916 г. по инициативе небольшой группы палеонтологов-энтузиастов. Первое организационное собрание общества было проведено 17 февраля 1916 г. 22 апреля того же года состоялось торжественное открытие общества, на котором первый его председатель Н. Н. Яковлев произнес речь о задачах общества.

Неизмеримо выросло общество за истекшие 40 лет. Если при своей организации оно насчитывало 52 члена, подписавших первый устав, то уже к своему тридцатилетию в 1946 г. оно объединило 207 членов. Особенно быстрыми темпами происходил рост общества за последнее десятилетие. За период с 1946 до 1956 гг. число членов увеличилось почти вдвое и составляет сейчас 470. Этот быстрый приток новых членов отражает все возрастающий размах и значение палеонтологических исследований в нашей стране.

В настоящее время общество осуществляет свою работу не только в Ленинграде, но и в созданных им группах, являющихся по существу филиалами общества, в Алма-Ате, Ташкенте, Саратове, Киеве и Львове. Эти пять периферийных групп объединяют более 100 членов.

С полным правом можно сказать, что общество действительно стало всесоюзным.

Перед членами общества, перед всеми советскими палеонтологами стоят большие и ответственные задачи в связи с выполнением грандиозного плана геологических работ.

Осуществление этих задач требует не только усовершенствования методов палеонтологических исследований, но и общего повышения теоретического уровня палеонтологии как биологической науки.

Первостепенное значение приобретают сейчас также проблемы экологии организмов геологического прошлого, палеобиогеографии, восстановления конкретных филогенезов и экологии отдельных групп и, наконец, общих закономерностей формообразования.

Новой важной проблемой должно явиться использование в палеонтологии современных физико-химических методов. Уже наметилась определенная возможность выяснения при помощи этих методов условий среды жизни вымерших организмов и установления абсолютного возраста ископаемых, правда пока в пределах четвертичного периода.

Для успешного развития этих направлений палеонтологических исследований необходим не только широкий обмен опытом работы среди палеонтологов, но и знакомство с достижениями биологов, занимающихся изучением рецентной фауны и флоры. Не менее существенным является и расширение связей палеонтологов с геологами, ведущими

ми исследования в области литологии, фациального анализа и тектоники.

В связи с этим Совет общества принял решение о проведении годовых сессий общества, на которых палеонтологи совместно с биологами и геологами могли бы обсуждать интересующие их вопросы.

Год назад состоялась первая сессия Всесоюзного палеонтологического общества. Она была посвящена вопросам применения палеонтологического метода при создании унифицированных стратиграфических схем.

Успех первой сессии подтвердил правильность этого нового направления работы общества и позволил Совету более уверенно готовиться к организации настоящей второй сессии, совпадающей с 40-летием общества.

РЕЗОЛЮЦИЯ ВТОРОЙ СЕССИИ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Важнейшим условием успешного развития экономики нашей страны является дальнейшее развертывание тяжелой промышленности, что требует всемерного расширения ее минерально-сырьевой базы.

Эффективность геологоразведочных работ в значительной мере определяется успехами стратиграфии и палеогеографии, научной основой которых являются данные палеонтологической науки.

Палеонтология составляет исторический фундамент зоологии и ботаники и существенно способствует пониманию общих закономерностей развития органического мира.

Перед всеми советскими палеонтологами, в том числе перед членами нашего общества, стоят большие и ответственные задачи в связи с выполнением грандиозного плана геологических работ. Для осуществления этих задач требуется не только усовершенствование методов палеонтологических исследований, но и повышение общего теоретического уровня палеонтологии как биологической науки.

Палеонтология является в настоящее время сильно дифференцированной и многогранной наукой, соприкасающейся со многими научными дисциплинами, в частности биологическими, занимающимися изучением процессов эволюции.

Палеонтология обогащает эти науки и в то же время сама должна широко пользоваться их данными.

Эта неразрывная связь палеонтологии с биологическими науками обусловила тематику II сессии Всесоюзного палеонтологического общества.

На настоящей сессии были освещены в докладах следующие вопросы:

1) филогенетические исследования и построения и их значение для систематики, стратиграфии и палеогеографии;

2) значение изучения экологии современных организмов для выяснения общих закономерностей взаимоотношений организмов и среды обитания;

3) палеоэкологические исследования и их значение для стратиграфии, систематики, фациального анализа, литологии, палеогеографических реконструкций и тектоники;

4) тафономические исследования (на современном и ископаемом материале) и значение их для экологии, фациального анализа, литологии и палеогеографии;

5) изучение закономерностей географического расселения организмов (на современном и ископаемом материале) и значение этих закономерностей для палеобиогеографии, палеогеографии и стратиграфии;

6) изучение организмов и их ископаемых остатков как образователей пород и полезных ископаемых и значение этих исследований для поисковых и разведочных работ.

Сессия с удовлетворением отмечает значительный за последнее время рост активности деятельности общества. Сессия одобряет практику созыва ежегодных сессий Всесоюзного палеонтологического общества, на которых осуществляется обмен мнениями по актуальным вопросам палеонтологических исследований и устанавливается личный контакт как между палеонтологами, работающими в различных геологических организациях Советского Союза, так и между исследователями, работающими в области смежных дисциплин. В работе II сессии приняли участие палеонтологи, геологи-стратиграфы, зоологи, ботаники, географы.

На заседаниях сессии присутствовало 400 научных работников, представителей около 80 организаций из 35 городов СССР, а также Праги, Варшавы, Познани и Пекина; было заслушано 38 докладов и сообщений, в том числе 4 доклада гостей из Чехословакии. Сессия приветствует своих зарубежных гостей и выражает уверенность в дальнейшем расширении и углублении дружественных и деловых связей Всесоюзного палеонтологического общества с зарубежными палеонтологами и палеонтологическими организациями зарубежных стран.

Сессия считает необходимым усиление связи в работе палеонтологов и неонтологов (морфологов, экологов, систематиков, физиологов и анатомов) и отмечает, что не должна также ослабевать связь палеонтологии с геологией.

Всемерно необходимо развивать комплексные исследования, которые должны более глубоко и всесторонне охватывать как отдельные систематические группы вымерших организмов, так и фауны и флоры, существовавшие на обширных площадях в течение больших отрезков геологического времени.

Учитывая огромное значение филогенетических, экологических и биогеографических исследований с использованием палеонтологического материала для разработки естественной систематики современных и древних организмов, а также для правильного решения вопросов стратиграфии, фашиального анализа и палеогеографий, сессия рекомендует палеонтологам концентрировать свое внимание при изучении палеонтологического материала на этих вопросах.

Сессия рекомендует Совету общества на следующих сессиях, кроме пленарных заседаний, организовать также секционные заседания для заслушивания докладов на более специальные темы.

Сессия приветствует пожелания палеонтологов Харькова, Баку, Томска и Таллина создать у себя отделения общества и с удовлетворением отмечает рост членов общества за последний год (с 400 до 470). Должно быть также отмечено выступление с докладами на текущей сессии нескольких членов общества, вступивших в 1955 г.

Вторая сессия, как и первая, настаивает на неотложной организации межведомственного палеонтологического журнала, задачей которого должно быть своевременное освещение достижений советских палеонтологов в различных областях палеонтологии и ее применения в практике геологов и биологов. По вопросу об издании палеонтологического журнала сессия просит Совет общества обратиться в отдел науки ЦК КПСС.

Сессия считает необходимым повторно направить в Министерство высшего образования СССР ее решение и ходатайство (пока не реализованное) с пожеланиями:

а) о необходимости восстановления палеонтологической специальности при выпусках геологов-съемщиков и поисковиков на геологических факультетах университетов;

б) о восстановлении в связи с этим в учебных планах геологов съемщиков-осадочников курсов зоологии и ботаники, палеонтологических спецкурсов;

в) о включении в академическую практику студентов, специализирующихся по палеонтологии, экскурсий на биологические станции;

г) о включении в учебные планы биологических факультетов университетов курса палеонтологии;

д) об усилении подготовки палеонтологов через аспирантуру.

Сессия предлагает Совету общества разработать тематику III сессии, широко оповестив о ней членов общества.

Сессия просит Совет общества ходатайствовать перед Министерством геологии и охраны недр СССР об ускорении опубликования Трудов сессии Всесоюзного палеонтологического общества и регулярном выпуске «Ежегодника» ВПО.

Сессия просит Совет общества усилить обмен изданиями с зарубежными странами, а к членам общества обращается с просьбой усилить связь с зарубежными учеными и посылать в библиотеку общества свои труды.

В. П. РЕНГАРТЕН

СОРОК ЛЕТ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

На мою долю выпала честь подвести итоги деятельности Всесоюзного палеонтологического общества за 40 лет, протекших со времени его учреждения 9 февраля 1916 г.

Инициаторами создания Русского палеонтологического общества и наиболее активными его членами из 52 членов-учредителей, подписавших устав общества, были первый председатель общества Н. Н. Яковлев, А. А. Борисяк, М. Д. Залесский, А. Н. Криштофович, А. Н. Рябинин и М. Э. Янишевский. Они же вошли и в первый Совет общества. Почетным членом был выбран А. П. Карпинский. Из числа учредителей палеонтологического общества в настоящее время мы приветствуем нашего почетного председателя Н. Н. Яковлева, акад. В. Н. Сукачева, проф. А. А. Чернова, а также ныне профессора университета в Аризоне А. А. Стоянова.

За последние годы Всесоюзное палеонтологическое общество имело ряд тяжелых утрат: скончались председатель общества А. Н. Криштофович, почетные члены М. Э. Янишевский и Л. С. Берг, действительные члены П. И. Степанов, И. В. Палибин, В. Д. Принада и Д. Ф. Масленников. Память о них будет постоянно сохраняться среди членов Палеонтологического общества.

За сорокалетний период деятельности Палеонтологического общества в его работах принимали участие виднейшие палеонтологи и палеоботаники Советского Союза.

Число членов Палеонтологического общества возросло с 69 до 470.

Сначала членами его могли быть лица, проживающие в разных городах. В последние годы в ряде городов были организованы отделения общества. В настоящее время таких отделений имеется пять: в Алма-Ате, в Ташкенте, в Саратове, в Киеве и во Львове. В них входит более 100 членов общества.

В Ленинграде общие собрания общества происходили регулярно в среднем по 7 раз в год, за исключением годов блокады. За весь период деятельности общества было проведено 250 заседаний, на которых заслушано более 500 докладов и сообщений. Сюда не входят те доклады, которые делались членами общества на сессиях, организованных последним совместно с другими учреждениями.

Палеонтологическим обществом были опубликованы научные работы, содержащие описание всех групп древних организмов и растений, а также затрагивающие вопросы систематики, палеоэкологии, палеобиологии и пр. Всего за 40 лет вышло в свет пятнадцать томов «Ежегодника палеонтологического общества» и два выпуска монографий. Сейчас благодаря содействию Министерства высшего образования и Министерства геологии и охраны недр СССР издание трудов общества налажено. Вы-

шел из печати XV том и подготовлен для издания XVI том ежегодника. Опубликован Сборник трудов I сессии, посвященный применению палеонтологических методов при создании унифицированных стратиграфических схем.

Кроме научных статей, в ежегодниках помещаются отчеты о деятельности общества, материалы по истории палеонтологической науки, воспоминания, биографии, некрологи, библиографии и рефераты. В изданных томах ежегодника напечатано около 170 палеонтологических статей.

С самого начала своей деятельности Палеонтологическое общество стремилось создать свою библиотеку. Она накапливалась постепенно путем обмена изданиями с отечественными и зарубежными организациями, путем приобретения книг и пожертвований членами общества. В настоящее время в библиотеке насчитывается более 4600 книг, значительно оживился обмен палеонтологической литературой с зарубежными странами, в особенности с Польшей, Китаем, Венгрией и Чехословакией.

Проследим деятельность Палеонтологического общества на разных этапах его существования. Еще в 1916 г. учредители Палеонтологического общества считали необходимым расширить и ускорить опубликование палеонтологических работ. В то время в России еще не было ни одного специального палеонтологического учреждения, а также таких постоянных печатных органов, как *Palaeontologische Abhandlungen* и *Palaeontographica*, *Palaeontologia Indica* и другие палеонтологические издания в Европе и Америке.

В первых двенадцати томах «Ежегодника Русского палеонтологического общества», выпущенных до Великой Отечественной войны, опубликовывались такие палеонтологические статьи и заметки, которые не помещались в общегеологических и общенаучных изданиях. Отделы рефератов и обзоров литературы имели целью облегчить русским палеонтологам знакомство с достижениями отечественной и зарубежной науки. Кроме того, помещались на иностранном языке не только резюме всех статей Ежегодника, но иногда и полностью статьи, если одновременно они появились в других изданиях только на русском языке.

Если в XIX в. большинство палеонтологов ограничивалось описательными работами, то в XX в. большое значение приобрели палеобиологические вопросы. Древние организмы стали изучаться не только в отношении их строения и систематического положения, но и в их взаимоотношениях с окружающей средой, с совместно обитавшими другими организмами, с палеогеографической обстановкой. Стало необходимым рассматривать влияние перемен в окружающей среде на функции и формы организмов. В этих исследованиях палеонтологи должны учитывать достижения других отраслей биологии. В то же время палеонтология не должна отрываться от геологии, которая помогает выяснить обстановку жизни древних организмов и дает исторический фон эволюции органического мира. Практическое применение палеонтологии наиболее эффективно выражается при разрешении геологических проблем. Однако палеонтология должна оставаться самостоятельной наукой, со своими задачами и методами. В этом Н. Н. Яковлев видел веские основания для создания Русского палеонтологического общества.

В 1929 г. был открыт Музей ЦНИГРИ, а в 1930 г. был учрежден Палеонтологический институт Академии наук СССР. Директором первого был П. И. Степанов, а директором Палеонтологического института А. А. Борисьяк. Оба они были деятельными членами Совета Палеонтологического общества.

30-е годы характеризуются большим оживлением деятельности Палеонтологического общества. Кроме ежемесячных общих собраний с докладами и прениями, общество принимало участие в заседаниях XVII сессии Международного геологического конгресса в Москве в 1937 г. и всту-

пило в Международную ассоциацию палеонтологических обществ. Был организован симпозиум по прошлым климатам и подготовлен специальный сборник «Успехи палеонтологии в СССР за 20 лет», к сожалению оставшийся ненапечатанным. В 1938 г. Всероссийским палеонтологическим обществом совместно с Палеонтологическим институтом Академии наук было организовано Первое палеонтологическое совещание в Москве. В целях популяризации палеонтологических знаний члены общества проводили лекции в Институте повышения квалификации преподавателей и помещали статьи в общедоступных журналах. Самую тесную связь Палеонтологическое общество все время сохраняло с ВСЕГЕИ.

Палеонтологическое общество придает большое значение разделу библиографии. В ежегодниках печатались не только списки палеонтологических работ, но также рефераты и обзоры литературы. Было также предпринято печатание установленных русскими авторами новых родовых и видовых названий с краткими диагнозами. Однако эта очень трудоемкая работа могла идти успешно только при активном участии всех авторов и при условии регулярного выхода в свет ежегодников. В 1938 г. Палеонтологическим обществом совместно с Палеонтологическим институтом Академии наук было осуществлено «Палеонтологическое обозрение», в котором были помещены рефераты палеонтологических работ, выходящих в СССР и за рубежом. В 1938 г. вышло пять номеров этого нового журнала.

В годы Великой Отечественной войны и блокады Ленинграда многими членами общества в восточных районах нашей страны было выполнено немало ценных стратиграфо-палеонтологических работ.

После окончания Великой отечественной войны перед палеонтологами, как и перед научными работниками всех других отраслей науки, встали новые задачи. Быстро растут кадры геологов и палеонтологов. Всесоюзное палеонтологическое общество вырабатывает и получает новый устав, позволяющий шире привлекать в члены общества начинающих научных работников, интересующихся палеонтологией. Как уже говорилось выше, в ряде городов возникают отделения общества. На заседания Всесоюзного общества начинает привлекаться много гостей, в том числе молодежь. Особенно многочисленными были собрания, когда доклады касались широких палеобиологических проблем, например «О явлениях борьбы за существование в природе» Л. И. Хозацкого, «О происхождении классов позвоночных» и «О первобытном человеке» А. П. Быстрова, «О соотношениях онтогенеза и филогенеза» — доклады Д. Л. Степанова и А. П. Быстрова, «Проблемы вида и видообразования» — доклады О. Э. Эйнора и А. А. Савельева, «Проблема развития органического мира» Л. И. Хозацкого и др.

В 1949 г. Палеонтологическое общество организовало совещание по вопросу о границе нижнего и среднего карбона. В 1950 и 1951 гг. общество принимало деятельное участие в двух палеонтологических конференциях во ВСЕГЕИ и в ПИН АН СССР, в Москве, где горячо обсуждались вопросы о положении и задачах советской палеонтологии. Дискуссии на эти темы продолжались на заседаниях Палеонтологического общества и в последующие годы.

Участие Палеонтологического общества в разрешении задач практического характера, выдвигаемых интересами развивающегося народного хозяйства, выражается постоянной связью с такими учреждениями как ВСЕГЕИ, Нефтяной геологоразведочный институт, Ленинградский государственный университет и др., в которых работают члены общества. Ими сверх плановой работы проводится огромное количество палеонтологических определений, чрезвычайно важных для производственных геологоразведочных организаций, в частности по кернам глубоких опорных буровых скважин. Члены Палеонтологического общества принимают деятельное участие в составлении и редактировании полевых атла-

сов руководящих форм, издание которых предпринимается ВСЕГЕИ и другими учреждениями.

В январе 1955 г. Палеонтологическим обществом была проведена I сессия, посвященная вопросам, связанным с применением палеонтологического метода при создании унифицированных стратиграфических схем. На сессии присутствовали представители более 70 научных и производственных организаций различных ведомств. Членами общества было сделано более 20 докладов. Материалы I сессии опубликованы.

Прошел еще один год, в течение которого Всесоюзное палеонтологическое общество в меру своих сил выполняло те разнообразные функции и задачи, которые были освещены в настоящем докладе. Надеемся, что и в дальнейшем деятельность Всесоюзного палеонтологического общества будет успешной и плодотворной и что развитие палеонтологической науки, как и всех других наук в Советском Союзе, пойдет по восходящей линии.

Ф. ПРАНТЛ

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ В ЧЕХОСЛОВАКИИ

Территория Чехословакии в палеонтологическом отношении является классической.

Палеозойские отложения в области Баррандиен, среднечешский пермо-карбон, меловые и третичные отложения чрезвычайно богаты окаменелостями, научная обработка которых была осуществлена И. Баррандом, А. Кордом, К. Штернбергом, А. Фричем, О. Новаком, И. Пернером, И. Веленовским и др. Работы этих исследователей остаются по-прежнему краеугольным камнем палеонтологии Чехословакии.

В настоящее время чехословацкие палеонтологи, используя научные традиции своих предшественников, планомерно продолжают и углубляют их работы. Они принимают обязательство согласно марксистско-ленинским мировоззрениям соблюдать в своей работе единство требований науки и практики как основы социалистического строительства своего государства.

Современная палеонтология Чехословакии должна быть освобождена от ее прежних недостатков. Нашим палеонтологам необходимо сотрудничать с передовыми палеонтологами всего мира и прежде всего с советскими.

Почти до настоящего времени развитие палеонтологии в Чехословакии проходило несколько иными путями, чем в Советском Союзе. Она находилась под влиянием западноевропейской палеонтологии, в первую очередь немецкой и французской и рассматривалась лишь как наука, вспомогательная для геологии; ее близость к биологическим наукам была недооценена и не признана. Однако и теперь еще в Академии наук Чехословакии палеонтология включена в геолого-географическую секцию вопреки ее истинно историко-биологическому значению.

История чехословацкой палеонтологии охватывает период более чем 175 лет. Отдельные этапы ее развития соответствуют отдельным периодам общественного и культурного развития чешского и словацкого народов за это время. Начало развития нашей палеонтологии относится ко второй половине XVIII в., когда возникло современное естествознание вообще. К этому времени относятся работы Ф. Зена, Борна и других, написанные на латинском и немецком языках. Поэтому они были известны лишь небольшому числу заинтересованных лиц и остались совершенно чуждыми чешскому народу. О собственно чехословацкой палеонтологии мы можем говорить лишь начиная с XIX в., когда наряду с развитием просвещения, в противовес централистским и германистским тенденциям австрийского правительства, возникают и укрепляются стремления к общественному и культурному возрождению чешского народа, выразившиеся в борьбе за восстановление политической и хозяй-

ственной независимости. В 1818 г. возникает Народный музей в Праге, который становится первым палеонтологическим центром вообще.

Основатель Народного музея Капар Штернберг был передовым палеонтологом своего времени. Его классические исследования чешской ископаемой флоры («Flora der Wormelt», 1821) послужила основой для работ француза А. Броньяра — основателя фитопалеонтологии как самостоятельной науки. В настоящее время К. Штернберг известен как один из классических систематиков в области фитопалеонтологии, однако его весьма передовые для того времени взгляды на эволюцию в палеонтологии совершенно забыты.

Исследовательские и палеонтологические традиции Штернберга были восприняты его сотрудниками и по существу сохраняются в научно-исследовательских работах Народного музея до сих пор. Из более молодых сотрудников Штернберга следует упомянуть А. Корда (Corda), который главным образом своей богатой и разнородной научной работой, в особенности своим трудом о чешских трилобитах (1846), основал чешскую зоопалеонтологию.

В конце первой половины XIX в. начинаются исследования палеозойских отложений Средней Чехии, которыми занимался И. Барранд — автор знаменитого труда «Système silurien du Centre de la Bohême». Француз И. Барранд приехал в Чехию в 1831 г. как политический эмигрант, для которого Чехия стала второй родиной. Этот исследователь как один из последних одиночек-ученых затихающей эпохи просвещения, работал самостоятельно, без близкого контакта с Народным музеем и остальными чешскими учеными.

Барранд стал образцом для последующих поколений чешских палеонтологов. Он, завещая все свое огромное собрание окаменелостей и библиотеку Народному музею, писал: «С чешской земли мои собрания происходят — чешскому государству пусть принадлежат». Барранд не был основателем какого-либо научного течения в чешской палеонтологии, но его авторитет признавался в течение ряда десятилетий. Наряду с положительными чертами чехословацкая палеонтология долгое время сохраняла унаследованный от Барранда описательный характер и мало воспринимала эволюционные идеи.

Единственный непосредственный ученик Барранда Отмар Новак, первый профессор палеонтологии Пражского университета, умер рано, не выполнив того, что обещал его необыкновенный талант. Тем не менее он, а позднее его ученик и преемник проф. Ярослав Пернер и последователь последнего Ян Колича явились продолжателями баррандовских традиций, которые они донесли до современности.

С 1847 г. в Народном музее начинается деятельность энергичного Антоника Фрича, педагогические заслуги которого заключаются в подготовке им первых многочисленных кадров чешских палеонтологов.

Глубокие зоологические исследования А. Фрича обогатили чешскую палеонтологию биологическими и прежде всего палеобиологическими и палеоэкологическими знаниями. Работы его для того времени являлись примером совершенного методического овладения материалом. Его известное исследование о чешской пермо-карбоновой фауне дало иное направление систематико-палеонтологической работе. Энергичная деятельность Фрича содействовала популяризации палеонтологии и возникновению интереса к ней. Образовался широкий круг любителей палеонтологии — коллекционеров и народных исследователей, которые впоследствии стали крупными учеными (художник-скульптор Ц. Клоучек, учитель К. Голуб, инженер-строитель Р. Ружичка и др.).

Палеонтологические работы до начала второй мировой войны проводились Народным музеем и высшими учебными заведениями. Количество палеонтологов-специалистов оставалось ограниченным, а условия существования их были весьма тяжелы. Так, проф. О. Новак рано умер от

туберкулеза легких вследствие тяжелых условий жизни, его преемник проф. Почта до назначения профессором работал стенографистом, д-р Ян Колича — музыкантом. Несмотря на тяжелые материальные условия, чешскими палеонтологами (И. Пернер, В. Винзетел и др.) публикуется ряд замечательных исследований.

После 1918 г. официальные круги, так же как и капиталисты-владельцы горных и металлургических предприятий, не проявляли никакого интереса к палеонтологии. Поэтому последняя оказалась оторванной от жизни и практики и потеряла связь со всеми отраслями геологических и биологических наук. Результатом этого явилось возвращение палеонтологии на устаревшие метафизические позиции и недооценка ее как самостоятельной науки вообще.

В 1945 г. уже в социалистической Чехословакии начали создаваться условия для развития палеонтологии. Новые экономика и общественные отношения поставили перед ней новые задачи. Прежде всего должны быть произведены пересмотр ее материалов в тесном контакте с другими биологическими и геологическими науками, что позволит опередить требования практики. Путь, который чехословацкая палеонтология прошла за последние 10 лет, дает нам право надеяться на то, что эти задачи будут выполнены.

Численность палеонтологических кадров Чехословакии за это время увеличилась во много раз. Кроме существующих в Народном музее и высших учебных заведениях палеонтологических кабинетов, возникли кабинеты в ведомственных геологических учреждениях. Так, например, ведет самостоятельную работу палеонтологический кабинет Центрального геологического института ЧНР и подготавливается организация палеонтологической лаборатории при Академии наук Чехословакии.

Чехословацкий народ приступает к планомерному решению основных задач, обеспечивающих построение социализма в стране. В связи с этим нашим палеонтологам необходимо стремиться прежде всего к решению практических задач и основных теоретических вопросов — в области систематики и эволюции, а также к критическому изучению истории отечественной палеонтологии. Оценка и критика прежних и современных работ наших палеонтологов должна быть сделана мировой палеонтологией и в первую очередь советской палеонтологией.

Мы, чехословацкие палеонтологи, стремимся поддержать традиции Барранда, сотрудничавшего с Эйхвальдом, Фольбортом, Пандером и Куторгой и пойти по следам Фрича, который был в самом тесном общении с Чернышевым, Ковалевским, Янишевским и др. Чехословацкие палеонтологи хотят укрепить связи с советскими палеонтологами на пользу развития своей науки и для укрепления дружбы между нашими народами.

Н. Н. ЯКОВЛЕВ

О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ В ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ И О ЕГО ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

О существовании прямого и кумулятивного влияния факторов окружающей среды убедительно высказывались Ламарк, Дарвин, Геккель, Коп, Генсолоу и многие другие. Вероятно, большинство геологов придерживается этого взгляда, часто не сформулированного ясно и в общем не подкрепленного удовлетворительным представлением о механизме воздействия факторов, обозначаемых в совокупности названием «среда».

В последнее время два видных британских палеонтолога Лэнг (Lang, 1937) и Трумен (Trueman, 1940) высказались, что лучше заменить несколько скомпрометированный термин «ортогенез» термином «тенденция развития» (trend), как не ассоциирующимся «с навязыванием причинности» и покрывающим широкое поле явлений, которые палеонтолог, с их точки зрения, не надеется разграничить. Последнее едва ли может служить аргументом для установления нового названия, так как только прикрывает наше незнание в какой-то части вопроса.

Тенденция для какой-либо особенности протекать сходным образом в различных линиях развития, несомненно, зависит как от изменений, связанных с действием внешней среды, так и от внутренних факторов. Что касается внутренних факторов, то нельзя пройти мимо данных генетики, основанных на изучении ныне живущих организмов. Палеонтология может признавать значение генетики, хотя сама не способна доставить для нее материала. Надо признать, однако, что данные генетики о сходных и повторных изменениях очень скудны, хотя некоторые авторы считают возможным такие изменения. Важно отметить, что различные генетики утверждали, что за единичной мутацией может последовать медленная эволюция (Форд, Хольдейн).

Палеонтологу затруднительно судить о химических возбудителях, но он располагает некоторыми данными о физических, в частности механических влияниях, как это следует из изучения формообразования у морских лилий, где механические влияния на скелет сказываются не менее, чем у позвоночных. Об этом говорится в ряде статей автора в сборнике «Организм и среда».

Но возвратимся к явлениям параллелизма в развитии организмов, которые показаны в работах Трумена о моллюсках и Лэнга о кораллах.

Трумен рассматривает эволюцию вида устриц *Gryphaea incurva*. В своей работе (Trueman, 1922) он доказал, что развитие этой формы из форм, подобных *Ostrea irregularis*, происходит весьма постепенно. Нельзя не заметить, что изменения в форме раковины связаны с изменением образа жизни. Образ жизни устриц, прирастающих к твердому субстрату каменной породы или других раковин, достаточно известен. Что касается *Gryphaea*, то существует мнение, что раковины этого рода приспособлены к лежанию на мягком илие выпуклой и сильно изогнутой

левой створкой. С этим согласуются наблюдаемые скопления *Gryphaea* в глинистых осадках. Подобное же заключение было сделано мной для выпуклых раковин брахиопод *Stringocephalus* и *Pentamerus* (Яковлев, 1908). Трумен считает, что в мезозое у устриц была тенденция производить повторно почти тождественные раковины *Gryphaea* по параллельным линиям происхождения.

Схема (рис. 1) Трумена иллюстрирует этот процесс параллелизма в отщеплении *Gryphaea* от *Ostrea*.

Перейдем теперь к рассмотрению результатов работ Лэнга по кораллам.

По наблюдениям этого автора (Lang, 1938), различные особенности кораллов, единичные или коррелятивные, проходят в разных случаях, в одних независимо от других, сходный путь в онтогении и филогении групп, имеющих более или менее отдаленные отношения между собой. Например, во многих полипниках кораллов *Rugosa* осевой скелет *или укорачиваются* с осевого конца; или в различных полипниках перегородки, наоборот, отступают от наружной стенки коралла и становятся отделенными от этой стенки зоной больших диссепиментов.

Считается, что каменноугольный коралл *Amplexus coralloides* произошел от *Zaphrentis*-подобной формы путем оттягивания перегородок от оси полипника и уплощения днщ, а также превращением конической формы полипника в цилиндрическую и червеобразную. Или *Caninia* (*Syphonophyllia*), *Lonsdaleia*, *Carruthersella* и *Lithostrotionella* — каменноугольные кораллы различных линий происхождения, все могут рассматриваться как возникшие независимо друг от друга от форм с вполне развитыми перегородками, причем у этих родов возникает обширная зона больших диссепиментов, которая располагается между стенкой и ближайшими к ней концами перегородок.

Д. Хилл (Hill, 1940) показала, что силурийские кораллы *Acanthocyclus*idae, у которых перегородки (менее специализированные формы) состоят из соприкасающихся шипов, имеют тенденцию производить формы с перегородками, состоящими из обособленных друг от друга шипов; следовательно виды рода *Tryplasma* возникали неоднократно от видов рода *Acanthocyclus*.

Таким образом, — пишет Лэнг, — стало очевидно, что данная структура в той или иной группе способна развиваться в одном или немногих направлениях, и это явление получило название «тенденции развития». Но возникает вопрос: «чем определяются такие тенденции?» Мы, пишет Лэнг, этого еще не знаем. Без сомнения, определяющий стимул доставляется окружающей средой, но причина того, почему организм дает подходящий ответ, лежит в природе самого организма.

Автор настоящей статьи (1952 а) неоднократно высказывался относительно дискоидальных кораллов семейства *Palaeocyclusidae*, что они не являются естественной систематической группой, что в *Palaeocyclusidae*, по-видимому, включены начальные стадии кораллов, в зрелом возрасте недискоидальных и принадлежащих к различным семействам. Их дискоидальная форма является приспособлением к жизни на рыхлом глинистом или морского дна, где коралл обычной для *Rugosa* конической формы легко мог бы погрузиться в ил. Коралл начинает развиваться с плоской дискоидальной формы и, достигнув достаточного поперечника, при котором он приобретает опору для дальнейшего, так сказать нор-

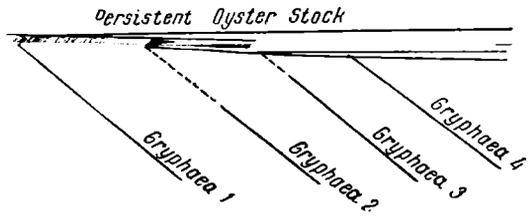


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая параллелизм развития видов *Gryphaea* от разных видов *Ostrea* (по Трумену, 1939)

мального роста, наращивает верхнюю часть в виде возвышающегося цилиндра. Так это было с девонским кораллом *Actinocystis versiformis* Markov (Марков, 1921). А объединение дискоидальных кораллов в одно семейство является аналогичным объединению производных от рода *Productus*, различные виды которого при жизни на рыхлом морском дне наращивали ара на брюшной створке, лежащей на дне, и превращались в *Strophalosia* или, при большой высоте ара, даже в *Aulosteges*.

Следовательно, в этих примерах «тенденция» Лэнга представляет собой обычное приспособление, простую реакцию животного на засыпание его илом, и в сущности этот термин «тенденция» является излишним.

«Таким образом, получается, — пишет Лэнг, — что последовательные ступени тенденции обыкновенно соответствуют видам различных родов, или являются ступенями в развитии различных особей одного и того же вида. Иначе говоря, ортодоксальные роды пересекают поперек различные, хотя и родственные, линии развития и охватывают те точки, в которых достигнута одна и та же степень развития. Или, иначе говоря, роды являются более структурными ступенями, чем категориями систематики».

Лэнг (1917, 1937) считает, что прекрасную иллюстрацию сказанному дают юрские *Hexacoralla*. Он дает таблицу (см. таблицу), из которой следует, что род *Microsolena* составляют последовательные по времени виды ааленский, байосский и батский; *Kobyia* составляют виды ааленский *K. terquemi*, байосский *Kobyia* sp. и батский *Kobyia* sp.; *Thecosmilia* представлена видами ааленским *T. rugosa*, байосским *T. gregaria*, батским *T. obtusa*; *Montlivaultia* — видами ааленским *M. painswicki*, байосским *M. smithi* и батским *M. slatteri*. Вся фауна — из нижнего оолита Англии.

Роды	Ярусы		
	Ааленский	Байосский	Батский
<i>Microsolena</i>		<i>Microsolena</i> sp.	<i>M. excelsa</i>
<i>Kobyia</i>	<i>K. terquemi</i>	<i>Kobyia</i> sp.	(<i>Kobyia</i> sp.)
<i>Thamnasteria</i>	<i>Thamnasteria</i> sp.	<i>T. wrighti</i>	<i>T. lyelli</i>
<i>Isastraea</i>	<i>I. flemingi</i>	(<i>Isastraea</i> sp.)	<i>I. limitata</i>
<i>Thecosmilia</i>	<i>T. rugosa</i>	<i>T. gregaria</i>	<i>T. obtusa</i>
<i>Montlivaultia</i>	<i>M. painswicki</i>	<i>M. smithi</i>	<i>M. slatteri</i>

Тенденция к образованию более компактных колоний проявляется как между *Rugosa*, так и среди *Hexacoralla*. У кустообразных производных простых кораллов кораллиты в дальнейшем плотно примыкают друг к другу (*Isastraea*), затем благодаря утрате соприкасающихся стенок между кораллитами получают филлипастреоидные и тамнастреоидные кораллы, причем перегородки становятся дырчатыми с малым количеством отверстий у *Kobyia* и ситовидно дырчатыми у *Microsolena* (рис. 2).

Опять-таки и здесь автору данной статьи кажется неуместным термин «тенденция», имеющий некоторый оттенок мистицизма. Смена *Isastraea* на *Thamnasteria* и на *Microsolena* может быть объяснена просто экономией строительного материала и энергии на постройку раковин.

Лэнг пишет: «Нет сомнения, что виды, включенные в вышеперечисленные роды в породах аалена, более близки друг к другу, чем к байосским или батским формам, и что байосские формы более близки друг к другу, чем к ааленским или батским формам. Употребляя термин линии развития в очень широком смысле, можно считать, что виды, найденные в разных зонах, а именно *Montlivaultia painswicki*, *Thecosmilia rugosa*, *Isastraea flemingi* и *Kobyia terquemi*, образуют одну линию, виды, указанные выше из байоса, — другую линию, а из бата — третью.

Роды пересекают линию развития поперек, и если линии верны, тогда роды полифилетичны, но на самом деле они являются только морфологическими ступенями. Я, — говорит Лэнг, рассмотрю далее практические выводы из вышеизложенного, но приведенный пример послужил для показа «тенденция», в данном случае тенденции к образованию компактных колоний, проявляющейся в пределах семейства, или даже более широкой систематической категории».

Еще в 1907 г. автор статьи приводил пример параллельного развития трех видов рода *Strophalosia*, каждый из которых развивался независимо от других отдельных видов рода *Productus*.



Рис. 2. Строение стенок кораллитов
а—*Isastraea*; б—*Thamnastraea* и в—*Microsolena*
(по Лэнгу, 1937)

<i>Strophalosia horrescens</i> Vern.	<i>Strophalosia</i> sp.
↑	↑
<i>Productus scabriculus</i> Mart.	<i>Productus tenuituberculatus</i> Barbot de Marni.
<i>Strophalosia poyangensis</i> Kayser	
↑	
<i>Productus lopingensis</i> Kayser	

Тогда автор тоже отмечал полифилетическое происхождение рода *Strophalosia*, но правильнее было бы говорить о параллельном развитии видов рода *Productus*, переходящих в стадию *Strophalosia*, подобно тому как это установил Лэнг в отношении кораллов.

В последнее время аналогичный пример был приведен автором для видов рода *Productus* с сифональным раструбом брюшного края — так называемые роды *Kutorginella* и *Proboscidella* (Яковлев, 19526). Приводя указанные выше примеры параллельного развития для рода *Productus*, автор указывал, что причиной такого развития можно считать необходимость образования арка на брюшной створке брахиопод и роста ее в высоту с углублением брюшной створки, во избежание засыпания ее илом при расположении на рыхлом илистом и быстро накапливаемом грунте морского дна. Подобные условия жизни вызывали и образование кораллов дискоидальной формы, которая сохраняется, если не на всю жизнь особи, то на начальных стадиях ее развития.

«Мы видели, — говорит далее Лэнг (стр. 156), — как тенденции проявляются в филогении семейств и родов и в отношении индивидуумов, которые слагают вид, и как они создают затруднения для систематики, когда он стремится создать действительно монофилетические роды. Может быть, — продолжает Лэнг, — в кораллах, более чем в большинстве групп ископаемых, давно установленные роды оказываются агрегатами далеких друг от друга видов, находящихся в одной и той же стадии развития, а потому трудно установить удовлетворительную классификацию».

Два вида рода *Diphyphyllum*: *D. concinnum* Lonsdale и *D. latiseptatum* McCoy соответствуют двум видам рода *Lithostrotion*: *L. affine* Martin и *L. martini* Edwards and Haime, найденным в том же горизонте, и отличаются от них только более короткими перегородками

и отсутствием столбика. Но столбик может отсутствовать, по крайней мере временно, у всякого коралла рода *Lithostrotion*. И чем больше материал исследуется, тем больше создается впечатление, что *Diphyphyllum concinnum* не может быть обособлен от *Lithostrotion martini*, а *Diphyphyllum latiseptatum* от *Lithostrotion martini* даже в видовом отношении. Поэтому *Diphyphyllum* следует рассматривать не как род отдельный от *Lithostrotion*, а лишь как синоним. У Лэнга возникает вопрос: должно название *Diphyphyllum* просто исчезнуть? Как единица систематики, — да. Но в то же время без этого названия трудно обойтись. В *Diphyphyllum concinnum* всякий видит форму, отличную от *Lithostrotion affine*. Отбрасывая *Diphyphyllum* как термин систематики, мы все-таки сохраняем его как морфологический термин.

Станлей Смес и я, — пишет Лэнг, — уже высказались по практическим соображениям, что отброшенное родовое название *Diphyphyllum* должно быть использовано, как морфологический термин, и назвали его геноморфой (производное от слова *genus* — род, а не от слова *gen*).

Оно должно писаться после родового названия, но в квадратных скобках для указания, что название не имеет места в систематике, и что это не подрод (тогда бы оно заключалось в круглых скобках). Так, *Diphyphyllum concinnum* должно писаться *Lithostrotion [Diphyphyllum] affine* (Martin)¹.

Опыт показал, — пишет далее Лэнг, — что термин геноморфа, как морфологический, применимый к соответствующим ступеням в параллельных линиях развития, является подходящим; он заменяет термин род (*genus*) в тех родах, которые оказываются агрегатами видов с более отдаленным родством, но достигли одной и той же морфологической ступени.

Лэнг указывает, что если данная структура в какой-либо группе способна развиваться в одном или немногих определенных направлениях, то это он и называет «тенденцией развития». Он отмечает, что термин «тенденция развития» точно соответствует тому, что Эймер подразумевал под «ортогенезом».

Теория ортогенеза возникла уже давно в связи с работами ботаника Негели и зоолога Эймера. Эта теория основана на принятии Негели принципа прогрессивного развития (принцип усовершенствования — *Vervollkomnungsprinzip*), как будто бы присущего органическому миру, который создает в каждом организме силу или фактор, действующий в направлении специализации, приспособления, т. е. прогрессивной эволюции.

По этому поводу Келлог в 1907 г. писал следующее (стр. 277—278): «Другие авторы, которые принимают такую теорию наследственно действующей силы в организмах, говорят об этом факторе различно, как о некоторой «внутренней направляющей силе», о «внутреннем законе развития», или «врожденной тенденции к прогрессу» и т. п. Негели считает, что организмы развивались бы так, как оно есть, если бы даже не было борьбы за существование и климатические и геологические условия и перемены были совершенно отличны от тех, которые существовали. Коржинский тоже считает, что органическая эволюция была управляема и теперь направляется неизвестной внутренней силой, существующей в самих организмах и независимой от влияния внешнего мира. Линии развития постоянны, неизменны и ведут к некоторой идеальной цели.

Бесполезно говорить, — пишет далее Келлог, — что лишь немногие геологи исповедуют такое верование. Как бы мы ни блуждали в потемках относительно всего великого секрета бионии, как бы ни было частично и фрагментарно наше знание процессов и механизма эволю-

¹ Нагляднее было бы ставить не скобки, а слово «genomorpha», как в соответствующих случаях для вида ставится слово «varietes» (Н. Н. Яковлев).

ЛИТЕРАТУРА

Марков К. В. К изучению кораллов кальцеолового горизонта Западного склона Урала. Ежегодн. Русск. палеонт. об-ва, т. 3, 1921.

Яковлев Н. Н. О прирастании раковины некоторых *Strophomenacea*. Изв. Геол. ком., т. 26, 1907, стр. 181.

Яковлев Н. Н. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. Тр. Геол. ком., вып. 48, 1908.

Яковлев Н. Н. О некоторых особенностях брахиопод пермских рифов и об изменении глубинного местообитания брахиопод в течение геологических периодов. Докл. АН СССР, т. 87, № 2, 1952а.

Яковлев Н. Н. Организм и среда. Журн. «О-ва биол.», т. 13, № 2, 1952б.

Яковлев Н. Н. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных 1913—1955 гг. Изд. Отд. биол. наук АН СССР, 1956.

Hill D. The Middle Devonian rugose corals of Queensland. II. Univ. of Queensland Papers, Depart. of geol., 1, No. 13—14, 1944.

Kellog V. L. Darwinism to-day. New-York — London, 1908.

Lang W. D. Some further considerations on trends in corals. Proc. geol. assoc., 49, p. 2, 1938.

Smith S. a. Lang D. W. Descriptions of the type-specimens of some Carboniferous corals of the genera «*Diphyphyllum*», «*Stylastrea*», «*Aulophyllum*» and «*Chaetetes*». Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 10, 5, 176, 1930.

Trueman A. E. The meaning of orthogenesis. Transactions of the geol. soc. of Glasgow, 20, p. 1, 77, 1940.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ В НЕДАВНЕМ И ОТДАЛЕННОМ ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ПРОШЛОМ (очерки по биогеографии минувших геологических периодов)

При изучении истории органического мира Земли, так же как и его современного состояния, мы неизбежно сталкиваемся с вопросом о закономерностях географического распределения организмов, о зависимости хода их развития от различных географических условий и тем самым о географических закономерностях эволюции.

Пытаясь разобраться в существовании биологических, в частности биогеографических, явлений прошлого Земли, мы исходим из основной предпосылки, что законы развития жизни, проявляющиеся в наше время, действовали и в прошлом. В связи с этим, пытаюсь установить конкретные закономерности развития растительного и животного мира Земли в минувшие периоды, мы опираемся прежде всего на результаты изучения жизни современной эпохи, учитывая современный характер отношений между различными организмами и условиями среды, связанность различных групп животных и растений с определенными условиями существования, и другие соотношения, устанавливаемые путем прямого наблюдения в природе над живыми существами или путем эксперимента на живом материале.

Такой актуалистический подход к изучению прошлого в принципе правилен. Отказ от него лишил бы нас возможности мысленно «оживлять» те жившие в далеком прошлом организмы, скудные остатки, а то и всего лишь следы жизни которых служат палеонтологу непосредственными объектами исследования. Но признание определенного общего принципа не должно приводить к механическому переносу на прошлое конкретных выводов, обосновываемых изучением современных жизненных явлений в современной, конкретной обстановке. В частности, это относится и к выводам, обосновываемым анализом современного географического распространения растений и животных. Мы всегда должны помнить, что все, даже самые общие законы развития проявляются в разные эпохи, при различных условиях, в форме различных конкретных закономерностей, не могущих оставаться неизменными и иметь одинаковое значение для всех эпох, для любых условий.

Действие определенных закономерностей развития органического мира в пространстве неотделимо прежде всего от состояния самого органического мира, от того, какой этап его эволюционного развития мы рассматриваем. Так, например, очевидно, что любые частные закономерности, отражающиеся в географическом распространении животных с постоянной температурой тела, могут прослеживаться лишь в пределах того времени, когда существовали обладающие этим свой-

ством группы животных; или, что любые закономерности распределения растений и животных на суше могут прослеживаться лишь в пределах того времени, к которому приурочено существование наземного растительного и животного мира; или, что закономерности развития растительности пустынь могут изучаться лишь в пределах времени, к которому приурочено существование так называемых эремофитов — растений, приспособленных к произрастанию на суше в условиях аридного климата, и т. д. Изменения состава, направленности и путей развития растений и животных, происходившие во времени и с течением веков приведшие к современному состоянию органического мира, должны обязательно учитываться нами при изучении любых биологических закономерностей, в частности закономерностей распределения организмов в пространстве и зависимости хода эволюции их от географических условий.

Но изменениям подвержен не только органический мир Земли. Изменяется распределение воды и суши на поверхности земного шара; меняется рельеф материков и морского дна; может изменяться интенсивность притока солнечного тепла к земной поверхности и неизбежно должны изменяться земные условия восприятия, отдачи и переноса тепла, а следовательно, климаты как конкретных областей, так и земного шара в целом. А это в свою очередь оказывает мощное давление на развитие растительного и животного мира, видоизменяет те частные закономерности, которыми регулируется географическое распределение растений и животных.

Строго говоря, каждой эпохе истории Земли свойственны свои частные закономерности эволюции организмов, отчасти совпадающие с проявляющимися и в другие эпохи, отчасти специфические для данной эпохи, или действующие в течение ее в таких сочетаниях с другими закономерностями, которые невозможны за пределами определенного отрезка времени.

Задачей данной статьи является рассмотрение на примере некоторых закономерностей географического распределения жизненных явлений и их развития в пространстве, того, как изменяется во времени конкретное проявление некоторых законов развития живой природы — какие конкретные биогеографические закономерности должны нами учитываться при реконструкции условий минувших геологических периодов.

Учитывая недостаточность своих знаний и связанность всех личных исследований автора с изучением органического мира суши, мы ограничиваемся рассмотрением материалов, непосредственно относящихся к истории развития наземного растительного и животного мира, не затрагивая конкретных вопросов развития жизни в морях и океанах. По соображениям методическим мы отказываемся от кажущегося с первого взгляда естественным рассмотрением явлений в их действительной исторической последовательности. Для достижения поставленной цели оказывается более рациональным идти от известного к неизвестному, принимая как отправную базу для рассмотрения явлений прошлого соотношения и закономерности развития органического мира, наблюдаемые в современную эпоху, и мысленно удаляясь от нее в глубь времен, пытаясь выяснить при этом условия и закономерности развития жизни все более и более отдаленного прошлого.

Рассматривая отдельные крупные проблемы биогеографии в их преломлении во времени, мы далеки от мысли о возможности охватить все вопросы. Но мы надеемся, что и выборочное освещение вопросов биогеографии прошлого будет способствовать углублению наших знаний о географических закономерностях эволюции, равно как и воссозданию возможно близкой к истине картины состояния органического мира Земли в прошедшие периоды ее истории.

I. О преимущественном значении суши северного полушария как места формирования прогрессивных элементов наземных флор и фаун

Одной из важнейших закономерностей, выявляющихся при изучении современного растительного и животного мира суши и истории развития систематических групп, занимающих в нем господствующее положение, является очевидное преобладание в ряду последних групп, связанных своим происхождением с сушей, расположенной в северном полушарии. В подавляющей массе случаев, когда представления об истории географического распространения той или иной группы высших животных или растений опираются не только на анализ их современного распространения, но и на данные палеонтологии — единственные достоверные свидетельства существования той или иной группы в определенной стране в определенную геологическую эпоху, вывод о северном происхождении соответствующей группы оказывается неизбежным. С другой стороны, сопоставление данных о былом и современном распространении различных групп живых существ часто показывает, что в странах южного полушария в наше время продолжают существовать (и отчасти процветают) представители групп, существовавших более или менее давно также и в северном полушарии. Там они уже вымерли параллельно с развитием других, более молодых, более прогрессивных групп, часть которых уже распространилась и в страны южного полушария, часть осталась чуждой ему. Флоры и фауны северного полушария проявляют в целом, как комплексы форм, большую насыщенность прогрессивными элементами, флоры и фауны южного. — относительное богатство элементами архаичными, пережиточными, как бы осколками флор и фаун минувших эпох истории Земли.

Наиболее показательны в этом отношении, пожалуй, примеры, относящиеся к фауне млекопитающих — объекту весьма удобному для историко-биогеографического анализа как вследствие ведущей роли млекопитающих в флоры современных наземных фаун, так и в силу достаточной многочисленности имеющих палеонтологических данных, при высокой степени достоверности определений обширного ископаемого материала.

Общеизвестно, что австралийская фауна характеризуется отсутствием плацентарных млекопитающих (за исключением единственного вида — *Canis dingo*, история возникновения которого неясна, но может быть так или иначе связана с историей заселения Австралии человеком) и интенсивным развитием многочисленных групп подкласса сумчатых. В Австралии же, вместе с ближайшими к ней островами, сосредоточены немногочисленные современные *Monotremata* — специализированные реликтовые формы млекопитающих мезозойского типа. Развитие сумчатых на австралийской суше представляет яркий пример прогрессивного развития вообще архаичной группы в условиях географической изоляции от областей, в которых происходило развитие более высоко стоящих групп млекопитающих. Местное (австралийское) происхождение современных родов австралийских сумчатых сомнений не вызывает. Развитие более прогрессивной и молодой по происхождению (третичной) группы *Diprotodontia*, по-видимому, всецело связано со странами южного полушария (Австралия и Южная Америка). Но история сумчатых в целом более сложна. Более архаичные по своему строению *Polyprotodontia* известны в ископаемом состоянии из третичных отложений Южной и Северной Америки и Европы, из верхнего мела Северной Америки и из юрских отложений Северной Америки и Европы; указания на поздне меловой возраст отдельных южноамериканских находок не вполне точны.

С учетом совокупности палеонтологических данных кажется вероятным, что примитивные сумчатые возникли в северном полушарии, где и продолжали свое развитие — в Европе не позднее эоцена, в Северной Америке — вплоть до наших дней (в лице одного рода). Проникновение сумчатых в южное полушарие относится, вероятно, к поздне меловому времени, а основное развитие их в его пределах целиком падает на третичный период. Расцвет сумчатых в Австралии был обусловлен, вероятно, тем, что они не только не встретили там препятствий для расселения и расширения своих связей с окружающей природой (в частности, растительностью, как источником пищи) и со стороны более древних элементов местной фауны, но, главное, за их проникновением в Австралию не последовало проникновения позднее расселявшихся плацентарных млекопитающих, для которых путь в Австралию оказался закрытым (очевидно, происшедшим изменением в очертаниях суши). В результате — экогенетическая экспансия и связанное с нею интенсивное формообразование, разнообразие адаптаций сумчатых именно на австралийской суше.

Подобное во многих отношениях положение занимает в другой части южного полушария также, несомненно, древняя группа полуобезьян, основной областью развития которых в современную эпоху является о-в Мадагаскар. В Индии группа представлена небольшим количеством современных видов, а на большей части земной поверхности отсутствует совершенно. Но, как известно, многочисленные представители группы полуобезьян существовали в эоцене в северном полушарии (Европа, Северная Америка), и происхождение ее где-либо в северном полушарии более вероятно, чем в южном, где (на Мадагаскаре) мы имеем лишь своеобразный вторичный очаг развития группы, представляющей в целом реликтовой.

Северное (в широком смысле) происхождение ряда более прогрессивных групп млекопитающих не вызывает сомнений. Изучение истории фаун Южной Америки и Африки позволяет уверенно говорить о повторных «инвазиях» с севера, обогащавших их фауны прогрессивными элементами. Проникновение их на каждую из этих двух частей суши происходило, очевидно, независимо друг от друга: Южная Америка получила пополнение своей фауны из Северной Америки, Африка — из Евразии. Неудивительно поэтому, что некоторые группы, проникнув в Южную Америку, не попали в тропическую и южную Африку (например, олени, медведи), другие (например, полорогие), распространившись в Африку и, развившись здесь, остались чужды Южной Америке.

Назвать целые группы млекопитающих, имеющих достоверное южное происхождение, очень трудно. Вероятным представляется вообще неотропическое происхождение неполнозубых американского типа (*Xenarthra*). Но эта группа, получившая в Неотропической области столь самобытное и многообразное развитие, не вышла в своем распространении как современном, так и прошлом, за пределы американской суши, т. е. не проявила на севере земного шара способности к более широкому расселению¹. По-видимому, лишь африканская по происхождению группа хоботных (*Proboscidea*), проникнув из северной Африки в Евразию, получила в северном полушарии значительное развитие и широко распространилась в его пределах, но в геологически новейшее время быстро пришла в упадок.

¹ Собственно наиболее древние остатки *Xenarthra* известны из северного полушария (эоцен Северной Америки), что указывает на возможность и северного происхождения группы в целом. Против этого говорит, однако, отсутствие признаков существования *Xenarthra* в других странах северного полушария. Недостаточная изученность третичных отложений Южной Америки делает вероятность находок остатков *Xenarthra* в более древних слоях значительной.

В составе современного растительного мира, большая часть семейств и родов которого имеет историю более длительную, чем история групп высших животных соответствующего таксономического ранга, группы северного происхождения, по-видимому, также преобладают во флорах как северного, так и южного полушария. Из не очень многочисленных вообще семейств покрытосеменных особенно характерных для флор последнего, пожалуй, лишь семейство *Proteaceae* может быть с достаточно вескими основаниями быть признано южным по происхождению, а не только по характеру своего современного распространения. Вполне возможно возникновение в южном полушарии такого почти чисто тропического семейства как *Mopimiacae*. Многие же другие роды и семейства, имеющие в южном полушарии ярко выраженный современный «центр развития», имеют либо неясное происхождение, либо более вероятно их возникновение в северном полушарии и последующее распространение в южное.

Ярким примером последнего типа является наиболее характерный для современной австралийской флоры род *Eucalyptus*. Современный ареал его является одновременно очагом бурного развития рецентного прогрессивного эндемизма и реликтовым ареалом древнего рода, прежде более широко распространенного (в частности, в северном полушарии).

Связь ближайших в систематическом отношении родов семейства *Fagaceae* — северного *Fagus* и южного *Notofagus* — дает основание выдвинуть вопрос об общности их происхождения. Оба рода уже существовали в меловое время, первый — в северном, второй — в южном полушарии. Но в отношении *Notofagus* имеются указания и на нахождение его остатков в северном полушарии. Учитывая это, как и общий характер распространения семейства *Fagaceae* не только в наше время, но и в ископаемом состоянии, возникновение группы *Fagus* — *Notofagus* в северном полушарии следует считать более вероятным.

В древнем (известном уже по остаткам из меловых отложений) семействе *Vitaceae* наиболее архаичные современные формы из рода *Cissus* распространены в аридной части южной Африки. Но учет палеоботанических данных, отражающих широкое распространение в северном полушарии в меловое время рода *Cissites* (совмещающего в себе черты современных *Cissus* и *Vitis*), заставляет думать, что южные *Cissus*, хотя и являются, несомненно, древними видами, не представляют исходной группы для своего рода и произрастают не на его родине, а возникли после того, как их предки проникли на юг Африки из северного полушария. Маловероятным оказывается и южноафриканское происхождение рода *Erica*, вместе с группой близких родов, несмотря на приуроченность к Капской флористической области ясно выраженного «центра распространения» этой группы. Своеобразная «эмблема» южноафриканской флоры — вельвичия (*Welwitschia* или *Tumboa*) — вследствие своего сугубо изолированного положения в системе и узости ареала представляет вообще малоудобный объект для обоснования каких-либо флорогенетических построений. Но нельзя пройти мимо указаний о нахождении пыльцы вельвичии в палеогеновых отложениях северного Казахстана. И дело собственно даже не в том, принадлежит ли пыльца растению из рода *Welwitschia* или из другого близкого родственного рода, не дожившего до наших дней. Важно то, что с возможным наличием северных связей у рода *Welwitschia* теперь уже нельзя не считаться. Северно-субтропическое (средиземноморское в широком смысле) происхождение другого ксерофитного рода *Gnetales* — *Ephedra*, представленного ныне во флоре обоих полушарий (в южном на юге Южной Америки), является очевидным.

Родом очень древним, суждение о месте возникновения которого затрудняется большой отдаленностью времени первоначального появ-

ления его на Земле, является *Araucaria*. При учете только современного распространения *Araucaria*, приуроченного к умеренным и почти тропическим областям двух весьма отдаленных друг от друга частей южного полушария, предположение о южном происхождении рода кажется единственно возможным. Оно подкрепляется как будто и находками ископаемых остатков *Araucaria* в странах южного полушария. Но положение усложняется наличием более древних и более многочисленных остатков *Araucaria* во внетропических областях северного полушария, где этот род обладал значительным распространением в юрское и меловое время. Известны из северного полушария остатки и другого близкого рода — *Agathis (Dammara)*, ныне распространенного в пределах от Филиппинских островов до Новой Зеландии. В пределах СССР этот род еще «доживал свой век» в эоцене-олигоцене. В различных по возрасту мезозойских отложениях северного полушария встречаются и остатки других хвойных, описываемые под особыми родовыми названиями, принадлежность которых к группе, представленной в современном растительном мире родами *Araucaria* и *Agathis*, вероятна.

Учитывая сказанное, мы обязаны считаться с возможностью северного происхождения *Araucaria*. Но, пожалуй, наиболее показательным то, что род давно пережил эпоху своего расцвета, а на севере земного шара давно уже вымер. В противоположность этому, в странах южного полушария он сохранился до наших дней, и там, где виды его существуют, они при всей незначительности их отличий от мезозойских *Araucaria* не производят впечатления растений вымирающих, но по-прежнему процветают. Переживание представителей *Araucaria*, безусловно, является одним из наиболее ярких проявлений «архаизма облика» флор южного полушария, особенно внетропических его областей.

Развитие прогрессивных групп высших растений и животных в геологически новейшее время (эра господства покрытосеменных растений и млекопитающих животных) преимущественно в странах северного полушария, с последующим проникновением значительной части их южнее экватора, и известное отставание в развитии флор и фаун южного полушария, с сохранением (и дальнейшим развитием!) в их составе представителей архаичных групп, в прошлом представленных и на севере земного шара, должно приниматься нами во внимание во всех случаях, когда ставятся на разрешение вопросы филогении и истории географического распространения конкретных групп растений и животных, равно как и при сопоставлении различных слоев земной коры, заключающих их ископаемые остатки.

Применительно к последним вопросам это особенно важно тогда, когда оценка возраста отложений делается (большей частью вынужденно — за отсутствием других данных) на основании фрагментарных находок остатков небольшого количества видов. Так, нахождение в том или ином слое земной коры побега или шишки *Araucaria*, если находка сделана в северном полушарии, может послужить указанием, вероятно, на мезозойский (юрский или меловой) возраст соответствующих отложений. Однако такая же находка, сделанная где-либо в Австралии или Южной Америке, при отсутствии других (палеонтологических, литологических и т. п.) данных, будет почти лишена стратиграфического значения. Но это легко сказать, когда мы имеем дело с родом, еще существующим в настоящее время. Однако положение гораздо затруднительнее, если остатки принадлежат растениям из родов, совершенно вымерших. Свидетельством какого возраста осадков, например, могло бы быть нахождение где-либо в южном полушарии остатков одного из родов, сближаемых с *Araucaria* или *Agathis*, описанных из юрских или меловых отложений северного полушария? Естественно предположение, что мы будем иметь дело с отложениями того возраста, к которому приурочены уже известные нам ископаемые находки. Но нельзя отрицать и

возможности, что мы можем иметь дело со случаем, подобным истории родов *Araucaria* и *Agathis*, сохранившихся на юге в течение ряда десятков миллионов лет после того, как они вымерли на севере земного шара.

Нахождение в любых осадках остатков растений из группы *Bennettitales* уверенно принимается нами как показатель мезозойского возраста соответствующих слоев. Если речь идет о слоях относительно молодого, то оценка возраста дается (в другой форме) «не моложе позднего мела». Однако, зная о том, что значительное большинство характерных для современного и третичного растительного мира групп покрытосеменных растений развивалось первоначально в странах северного полушария, проникновение же их (а тем более массовое развитие) в южное полушарие произошло несколько позже, не вправе ли мы допустить (как возможность! — для большего у нас сейчас нет оснований), что процесс вытеснения беннетитовых покрытосеменными¹ мог в южном полушарии несколько затянуться и что нахождение их остатков там возможно и в несколько более молодых отложениях, чем на севере.

Параллельные вопросы возникают и при стратиграфической интерпретации остатков вымерших животных, хотя (поскольку речь идет о млекопитающих) быстрота морфологических преобразований, находящая отражение в достаточно быстрой смене одних родов другими, существенно ограничивает возможность ошибок в оценке возраста ископаемых остатков. Нам хотелось бы, однако, обратить внимание на один вопрос палеофаунистики прошлого, связанный с проведением границы между мезозоем и кайнозоем. Вопрос этот затрагивает одно из самых общепризнанных, не вызывающих сомнений ни у палеобиологов, ни у стратиграфов положений, что кайнозой — эра млекопитающих, мезозой — эра пресмыкающихся, или — эра динозавров.

Интенсивное развитие динозавров (представляющих в своей совокупности, по-видимому, сборную, дифилетическую группу) характерно для мезозоя в целом. Существенно, в частности, что многие группы достигают расцвета в позднем мезозое, а некоторые целиком связаны своим развитием с меловым периодом, иногда даже целиком с его второй половиной. Особенного внимания заслуживают в этом отношении такие группы, как типично наземные «рогатые динозавры» — *Ceratopsia* и ведшие, очевидно, земноводный образ жизни «утконосые динозавры» — *Trachodontidae*, развитие которых приурочено почти полностью к позднему мелу, т. е. к концу «века пресмыкающихся». Целые группы крупных рептилий, возникшие не раньше начала мелового периода, успевают значительно развиться в течение второй его половины, но к концу его полностью угасают. Век процветания динозавров быстро сменяется веком их отсутствия: с началом третичного периода на Земле нет ни одного динозавра.

Быстрое (при оценке времени привычными для геолога нормами), почти внезапное вымирание динозавров в конце мела представляет явление в равной мере хорошо известное и трудно объяснимое. История многих других групп растений и животных, обитавших на суше, говорит о том, что полное вымирание группы наступает большей частью

¹ Вопрос о филогенетических взаимоотношениях *Bennettitales* и *Angiospermae* еще не выяснен окончательно. Более вероятно, что беннетитовые не были прямыми предками покрытосеменных, но связаны относительно близким родством с группой растений, давшей начало последним. Но сопоставление общего хода развития обеих групп (*Bennettitales* и *Angiospermae*) не оставляет сомнений в наличии прямой связи между расцветом покрытосеменных и угасанием беннетитовых. Преобразование флор мезозойского типа во флору кайнозойского, происшедшее, грубо говоря, на грани между ранним и поздним мелом (правильнее — в течение мелового периода), сводится в первую очередь к замещению (очевидно, вытеснению) одной господствующей группы растений (*Gymnosphyta* s. l. incl. *Bennettitales*) другой, более мощной группой (*Angiospermae*). Остальные преобразования растительного мира не носят такого резкого «принципиального» характера.

значительно позже того момента, когда заканчивается ее процветание. Правда, переживание представителей архаичных, вымирающих групп констатируется обычно как явление неповсеместное, регионально ограниченное: вымирание происходит неодновременно в различных частях поверхности Земли. Динозавры представляют, вероятно, исключение и в этом отношении. Несмотря на то, что не все их группы успели распространиться особенно широко, что «фауны динозавров» различных частей света проявляли определенное своеобразие состава, вымирание динозавров вообще происходит везде примерно одновременно: они нигде не переходят через грань между мезозоем и кайнозоем. Но... так ли это на самом деле?

Разграничить поздне меловые и раннетретичные континентальные отложения труднее, чем отложения морского палеогена от морского мела. Затруднением является небольшое различие между поздне меловыми и раннетретичными флорами: флоры позднего мела, как известно, имеют уже в значительной степени третичный облик. Поэтому отнесение конкретной свиты, содержащей растительные остатки, к верхам верхнего мела или к низам палеогена основывается часто на косвенных данных. Наиболее благоприятны, конечно, те случаи, когда изучаемая толща подстилается или покрывается охарактеризованными фаунистически морскими осадками; но это случай не слишком частый. Бывает и так, что «приходят на помощь» остатки динозавров. Достаточно одной кости любого динозавра, чтобы все сомнения в датировке отложений исчезли: возраст определяется уверенно — не моложе позднего мела.

Таким образом, наше убеждение в том, что динозавры нигде не пережили конца мелового периода, подкрепляется тем, что любое нахождение остатков любого из поздних представителей этой группы животных толкуется как неоспоримое доказательство мелового возраста заключающей их толщи. При этих условиях, разумеется, нахождение остатков палеогеновых динозавров исключено даже в том случае, если бы такие существовали в природе.

Мы не берем на себя смелости утверждать, что переживание какими-либо представителями динозавров грани мел — палеоген более вероятно, чем то, что к концу позднего мела последние представители этой группы действительно вымерли. Ограничимся высказыванием мысли, что считаем это не невозможным, но, конечно, только как регионально ограниченное явление. Мы не беремся отрицать возможности более длительного, чем сейчас допускается, сохранения отдельных видов динозавров в качестве реликтов меловой фауны, в окружении фауны уже приобретающей в основном третичный облик. Но вопрос еще в том, где такие соотношения наиболее вероятны?

Исходя из принципа, что при прочих равных условиях лучше искать материал для проверки своих соображений в местах наиболее доступных, хочется поставить вопрос о возможности соответствующих находок на территории СССР и сопредельных стран. В частности, опираясь на наличие дружественных отношений с Китайской Народной Республикой, позволяющих организовать параллельные исследования на обоих берегах Амура, стоило бы тщательно переисследовать стратиграфию, флору и фауну континентального верхнего мела и палеогена в бассейне Амура, где уже найдены и довольно богатые разновозрастные флоры, дальнейшее изучение которых представит, несомненно, большой интерес для наших палеоботаников, и остатки динозавров одной из самых поздних по времени своего развития групп «утконосых» динозавров. Если исходить преимущественно из палеофлористических данных, то некоторое «смещение вниз» нижней границы третичной системы в бассейне Амура не кажется исключенным безоговорочно. Однако вообще прогрессивный характер развития флор умеренного пояса северного полушария в конце мезозоя и в кайнозое склоняет к мысли, что оценка воз-

раста некоторых близких по составу к палеогеновым флор Приамурья, как позднемелового, не является завышенной.

Впрочем, нет правил без исключения. В частности, сохранение на востоке Азии до наших дней такого реликта, как *Ginkgo biloba*, говорит об относительной благоприятности условий данной области для переживания форм, «уходящих своими корнями» в очень далекое прошлое. Стоит также обратить внимание и на возможность некоторой задержки исчезновения мезозойских элементов флор и фаун на островах у восточной окраины Азии, на что может указывать повышено консервативный облик некоторых меловых и третичных флор Сахалина.

Нам кажется, однако, что более длительное переживание некоторых элементов мезозойской фауны суши наиболее вероятно там, где имелась некоторая обособленность областей, где происходило наиболее активное формирование прогрессивных элементов наземных фаун, образовавших ядро фаун третичного типа. Сохранение мезозойских реликтов в окружении молодой раннетретичной фауны наиболее вероятно за пределами северной суши — в странах южного полушария или вообще в странах, не связанных более тесно с евразийской или североамериканской сушей.

В связи с этим заслуживает внимания, что уже на более раннем этапе истории Земли отчасти наметилось параллельно с возникновением на севере земного шара таких «молодых» групп динозавров, как *Segatorpsia* (которые так и остались «эндемиками» Азии и запада Северной Америки), возможно, *Trachodontidae* — сохранение в южном полушарии более древних форм, постепенно вымиравших на севере. В частности, это относится к наиболее крупным динозаврам *Sauropoda*, «центр распространения» которых в меловом периоде (после почти универсального, Впрочем отнюдь не высокоширотного распространения в юре) смещается в области к югу от экватора, где и расцвет и вымирание этой группы завершаются позднее, чем в северном полушарии.

Теоретически более длительное переживание динозавров в конце эры пресмыкающихся кажется примерно одинаково вероятным в Южной Америке, Африке и Австралии. Пытаться наметить соотношения в ходе развития их фаун на заре кайнозоя пока невозможно. Но именно на этих материках к стратиграфической оценке остатков динозавров, которые могут быть обнаружены в отложениях сомнительного — в смысле принадлежности к позднему мелу или к палеогену — возраста, следовало бы подходить с особенной осторожностью.

Фактических данных, подкрепляющих наши теоретические мнения, пока почти нет. Но стоит упомянуть, что Ф. Нопча — один из лучших знатоков динозавров — в 1925 г. описал позвонки траходонтов из эоцена Нигерии. Правда, под давлением критики он в дальнейшем отказался от своего определения и признал описанные им кости принадлежащими крокодилу. Но не сыграло ли в данном случае известную роль всеобщее убеждение исследователей в том, что нахождение остатков динозавра в третичных отложениях — вещь слишком невероятная? Все же остается фактом, что позвонки крупного пресмыкающегося из нигерийского эоцена не показались весьма изощренному исследователю сразу же позвонками крокодила, хотя существование крокодила в эоцене в пределах Африки едва ли могло считаться сомнительным. Во всяком случае дальнейшее изучение нижнепалеогеновых (эоценовых и палеоценовых) континентальных отложений экваториальной и южной Африки в свете развивавшихся выше соображений кажется крайне интересным. И я не удивился бы, если бы результаты их изучения заставили вновь пересмотреть и вопрос об определении упоминавшейся нигерийской находки.

* *
*

Выше мы попытались выяснить существование определенных географических закономерностей в развитии флор и фаун суши, характеризующих новейшее геологическое время. Было отмечено, в частности, что развитие большинства прогрессивных групп растений и животных, характерных для современной эпохи, приурочено первоначально к странам северного полушария; распространение их в южное полушарие произошло значительно позднее, сохранение представителей древних, архаичных групп в составе современных флор и фаун чаще отмечается в странах южного полушария; поэтому флоры и фауны южного полушария выглядят в общем несколько отстающими в своем развитии по сравнению с флорами и фаунами северного.

Наметив наличие некоторых закономерностей, мы должны теперь попытаться выяснить: 1) каковы причины констатированных соотношений, 2) в пределах какого времени действовали силы, их определяющие, и, следовательно, применительно к каким эпохам и периодам истории Земли констатированные закономерности должны сохранять свое значение.

При современных соотношениях между сушей и морем суша северного полушария более благоприятна для широкого прогрессивного развития флор и фаун. Из общей площади земной суши, достигающей почти 150 млн. км², примерно две трети приходится на долю северного полушария; северная суша, следовательно, гораздо обширнее южной. На долю суши в северном полушарии приходится около 40% его поверхности, а в пределах пояса от 40 до 70° с. ш. площадь суши значительно преобладает над площадью водных пространств. Отдельные материк и острова на севере земного шара сближены друг с другом и представляют в своей совокупности почти единое целое. Поэтому флоры и фауны стран северного полушария развиваются в условиях более или менее обеспеченного контакта между ними. Условия северной суши весьма разнообразны в отношении климатов, рельефа и т. п., причем области со своеобразными сочетаниями условий среды часто имеют значительное протяжение. Напротив, на юге земного шара общая площадь суши гораздо меньше (примерно одна треть от общей площади земной суши; почти треть площади суши южного полушария приходится при этом на почти непригодную для развития флоры и фауны Антарктиду); отдельные крупные участки суши (юг Африки, Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия) разобщены обширными водными пространствами, что обрекает их флоры и фауны на изолированное развитие; условия жизни хотя и многообразны, но в меньшей степени, чем в северном полушарии, причем своеобразные по условиям участки суши имеют нередко ограниченную площадь.

Если мы проследим, как изменялись в геологическом прошлом соотношения между отдельными частями суши, и между сушей и морем вообще, то убедимся, что в течение всего третичного периода соотношения между отдельными частями суши заметно изменялись. Но связи между отдельными частями суши в северном полушарии, хотя и меняли свою форму, всегда оставались относительно близкими: ни один северный материк не переживал длительной полной изоляции от других. Площадь суши в северном полушарии была неизменно значительно больше, чем в южном. Существующие ныне южные материк тоже меняли свои очертания, но существовали в общем обособленно друг от друга. Таким образом, общий характер соотношений между сушей и морем в обоих полушариях в течение всего неогена и палеогена был в принципе сходен с современным. То же можно сказать и об условиях второй половины мелового периода.

Связи между «северной сушей» и «южной сушей» выглядели в раннем палеогене и в конце мезозоя несколько иначе, чем теперь: Африка была гораздо более обособлена от Евразии, а Индостан, по крайней

мере в течение некоторого времени, был более связан с сушей к югу от экватора (Мадагаскар?), чем с Евразией.

Важное обстоятельство, которое должно учитываться при анализе биогеографических явлений прошедших эпох, это, очевидно, иная, чем теперь, картина распределения климатов на поверхности земного шара в палеогене (в меньшей степени в миоцене и еще меньше в плиоцене) и в позднем мезозое; благодаря относительной мягкости климатов высокоширотных областей контакт между отдельными материками даже под очень высокими широтами имел большее значение для взаимопроникновения элементов их флор и фаун, чем в современную эпоху. Что касается крайнего юга земного шара, то мы должны считаться с тем, что при менее суровых климатических условиях высокоширотных областей обширная Антарктическая суша наравне с другими материками могла обладать развитым наземным растительным и животным миром.

Таким образом, условия развития флор и фаун в палеогене и в меловом периоде были существенно отличны от современных. Но в общем условия северного полушария в течение всего кайнозоя и ближайшей к нам части мезозойской эры неизменно были более благоприятны для прогрессивного развития флор и фаун.

Можем ли мы утверждать, однако, что так было и в более отдаленные эпохи истории Земли? По-видимому, нет. Соотношения между сушей и морем в более далеком геологическом прошлом были настолько отличны от современных, что переносить на это прошлое выводы, напрашивающиеся при анализе условий кайнозойской эры, было бы неправильно. Напротив, в конце палеозоя и в течение большей части мезозойской эры условия экваториального пояса и пространств к югу от него были, по-видимому, наиболее благоприятны для развития прогрессивных новообразований в органическом мире суши.

Данные палеонтологии как будто подкрепляют эти соображения, обосновываемые в первую очередь палеогеографическими данными. Так, бурное развитие формаций, характеризовавшихся массовым произрастанием видов *Noeggerathiopsis* (которые мы не склонны, так же как А. Н. Криштофович, слишком сближать с хвойными лесами типа тайги), в позднем палеозое происходило в пределах Гондваны (крупнейшего материка тех времен) не позже, а вероятно и несколько раньше, чем в северной (Ангарской) суше. Несомненно, прогрессивный характер имело появление и быстрое распространение так называемой глоссоптерисовой флоры. Примерно одновременное массовое появление ее представителей в разных частях Гондванской суши (Индостан, южная Африка, Южная Америка, Австралия) практически везде, где поверхность ее не погружена на дно океана и где сохранились континентальные верхнепалеозойские отложения, как и отсутствие каких-либо «предвестников» этой флоры в более древних отложениях других материков, определенно указывают на автохтонное развитие глоссоптерисовой флоры в пределах Гондваны. Развившиеся первоначально в южном полушарии элементы глоссоптерисовой флоры проникли и в северное, очевидно, из северной части Гондваны (Индостан) на западную окраину Ангарского материка. Об этом свидетельствует нахождение представителей глоссоптерисовой флоры и вероятных их производных в составе ископаемых пермских флор Кузнецкого бассейна, северного Приуралья (бассейн Печоры), севера Русской платформы (бассейн Северной Двины).

Смена глоссоптерисовой флоры более прогрессивными флорами мезозойского типа происходила на Гондване, очевидно, также вследствие автохтонного развития их элементов, а не под влиянием вторжения каких-либо «переселенцев» извне. Косвенным подтверждением активного развития флор Гондваны в мезозое является то, что более длительное

сохранение элементов глоссоптерисовой флоры в качестве реликтов имело место не в пределах Гондванской суши, а в областях, куда они могли проникнуть лишь относительно поздно. Наличие остатков *Glossopteris* и *Noeggerathiopsis* (?) в рэтских отложениях северного Вьетнама и Мексики трудно расценивать иначе как показатель некоторого отставания в развитии флор соответствующих частей суши от хода развития их на Гондванском материке.

В истории животного мира суши роль стран южного полушария как места развития прогрессивных новообразований выявляется, по-видимому, в истории появления динозавров. Если существовавшая в начале триаса группа *Pseudosuchia* — вероятные предшественники обеих филогенетических линий динозавров *Saurischia* и *Ornithischia*, — обладала широким распространением в обоих полушариях, то более древние *Eosuchia* известны пока только из верхнепермских отложений южной Африки. Отсутствие таких же находок в странах северного полушария, несмотря на большую их изученность, весьма показательны. Существенно и то, что формы, переходные от *Pseudosuchia* к примитивным *Saurischia* — древнейшим динозаврам, — известны также из южного полушария, из триасовых отложений юга Бразилии. Таким образом, совокупность имеющихся данных заставляет считать первоначальное развитие динозавров в южном полушарии более вероятным, чем в северном.

В целом кажется вероятным, что в конце палеозойской эры и в раннем мезозое не только не наблюдалось характерного для кайнозоя отставания в развитии наземных флор и фаун южного полушария по сравнению с северным, но скорее могли иметь место противоположные соотношения. Сообразно с этим и любые поправки на отставание в развитии, на повышенный консерватизм тех или иных фаунистических и флористических комплексов, или, напротив, на их сугубо прогрессивный характер, могущие понадобиться при синхронизации континентальных отложений северного и южного полушарий, не должны делаться по какой-то единой схеме для всех периодов. То, что верно для кайнозоя, неверно для триаса или юры, и наоборот.

* * *

В связи с изложенным до сих пор естествен вопрос: а как обстояло дело в еще более отдаленном прошлом? «Нормы» какого из рассмотренных нами этапов истории Земли более приложимы к еще более отдаленным от нашего времени ее этапам?

С первого взгляда кажется, что такое обстоятельство, как расположение наиболее обширных континентальных масс в южном полушарии, выраженное в карбоне и девоне весьма отчетливо, оправдывает применение при анализе условий указанных периодов тех положений, которые обосновываются изучением условий пермского и триасового периодов.

Однако учет особенностей развития, в частности, самого растительного мира карбона и более ранних периодов заставляет проявить большую осторожность при оценке размеров суши как обособленности, имеющего первостепенное значение. Именно степень «освоенности» суши растениями коренным образом изменилась как раз в позднем палеозое (карбон-пермь). Резкое изменение преобладающего типа угленакопления от карбона к перми отражает, несомненно, изменение не только собственно геологических условий, ставших менее благоприятными для развития бассейнов паралического типа, но также и возросшую роль собственно наземной — континентальной в современном смысле — растительности в общем комплексе жизненных явлений. Пермский период

был периодом резкой экспансии жизни на суше, широкого «завоевания» континентальных пространств растительным и животным миром. Соответственно этому, начиная с пермского периода, обширность типичных континентальных пространств приобретает значение биогеографического фактора первостепенной важности. До этого времени гораздо большее значение имеет расчлененность суши, известная мобильность отношений между сушей и морем, развитие прибрежных ландшафтов, легко подтопляемых пространств низкого уровня, расположенных топографически близко к океанам — источникам той влаги, которая выпадает на поверхность суши в результате непосредственного переноса на нее испарений океанических бассейнов.

В этих условиях обширные, малорасчлененные пространства платформенного типа не могли еще играть той роли в развитии растительного (а тем самым и связанного с ним животного) мира, которую они приобрели в дальнейшем, после того как повышение уровня организации самих растений обеспечило возможность их широкого распространения и мощного развития растительного покрова за пределами близких к океану низин, где растительная жизнь в более интенсивных проявлениях сосредоточивалась первоначально.

В связи с этим представляется вполне возможным, что сильная расчлененность хотя и не очень обширной по площади суши северного полушария в девоне и карбоне обеспечивала в те времена более благоприятные условия для развития растительности (а следовательно, и для эволюционного прогресса растительного мира), чем обширность малорасчлененных континентальных масс южного полушария. Было бы ошибкой поэтому предполагать, что развитие наземного растительного и животного мира в северном полушарии должно было и в те отдаленные времена отставать от развития их на южной суше, т. е. распространять на карбон и девон те выводы, которые напрашиваются при изучении условий более близкого к нам времени — перми, триаса и юры.

II. Закон зональности и его отражение в развитии органического мира Земли в различные геологические периоды

То, что развитие органического мира протекает в тесной зависимости от окружающей живые существа среды, и что изменения этих условий в пространстве и во времени не могут не влиять как на географическое распределение животных и растений, так и на ход эволюции организмов, общепризнанно. Не вызывает разногласий и то, что эти положения сохраняют одинаковое значение при изучении развития органического мира Земли на любом этапе его истории. Но за этим общим признанием нередко скрывается недооценка на практике экологических и эколого-географических проблем, как составной части проблемы истории жизни на Земле, а равно некоторая «легкость» оперирования с данными, которые должны характеризовать условия прошлого, воздействовавшие на развитие живых существ в свое время.

Слабым местом многих реконструкций условий прошлого является упрощенный, механический перенос на это прошлое представлений о современных условиях и современном характере связей организмов со средой. При этом часто недоучитывается, что само развитие органического мира не только зависит от условий среды, но и преобразует эту среду. Восприятие воздействий среды организмами по мере их развития (т. е. эволюции) также изменяется. Иногда допускается и игнорирование геофизических, в частности метеорологических, закономерностей, без учета которых невозможно правильное воссоздание особенностей климатов прошлого и характера их распределения по

поверхности земного шара. На этот источник ошибок многих геологов уже три четверти века назад указывал крупнейший климатолог, А. И. Воейков. Но его призывы не были должным образом оценены его современниками, а практика палеоклиматологических допущений некоторых крупных геологов нашего времени доказывает, что значение их недооценивается и теперь.

Один из важнейших законов природы, регулирующих распределение по поверхности Земли физико-географических условий и связанных с ними биотических явлений, представляет закон зональности, намеченный в своих самых общих чертах А. Гумбольдтом и широко раскрытый в трудах В. В. Докучаева и его последователей (Л. С. Берг, А. А. Григорьев и др.).

То, что закон зональности определяет в наше время самые основные закономерности распределения жизненных явлений по земной поверхности, как и то, что «ведущее звено» в комплексе зональных явлений представляет соляная зональность климатов, очевидно. Но вопрос о том, как проявлялся закон зональности в минувшие геологические периоды, как и в какой степени воздействовал он на характер распределения жизненных явлений на поверхности Земли, в какой степени условия прошлого были не только в отношении их конкретной формы, но и в целом, подобны современным или отличны от них, — принадлежит к числу наиболее неясных, запутанных вопросов палеоклиматологии и палеогеографии в целом.

В трудах геологов и палеонтологов мы находим многочисленные и достаточно разноречивые суждения о том, в пределах какого геологического времени существует природная зональность, т. е. обнаруживаются признаки зонального распределения климатических и связанных с ними геохимических и биотических явлений. То, что зональное распределение растительности, в той или иной конкретной форме, может быть прослежено в течение всего третичного периода, в настоящее время уже не вызывает сомнений. Разногласия сводятся теперь к тому, каковы были конкретное распределение и характер природных зон в ту или иную эпоху, какими причинами обуславливалось то или иное проявление закона зональности.

Наряду с этим, и в современной литературе можно встретить соображения о том, что изменение условий на грани между мезозоем и кайнозоем сводилось, собственно, к смене «равномерного» мезозойского климата «зонально дифференцированным» климатом палеогена. Другие авторы, напротив, находят доказательства зонального характера распределения растительности в меловом периоде. Имеются и указания такого рода, что зональные закономерности в развитии растительного мира Земли начинают проявляться в юрском периоде, до него же их проявление якобы не улавливается. И, как бы в противовес этому, именно флоры юрского периода (в отличие не только от более молодых, но и от более древних!) выдвигаются как пример наиболее однообразного, «общеземного» характера флоры, которому должно было соответствовать и большое однообразие условий развития растительной жизни по всей поверхности Земли.

В качестве примера однородности условий развития жизни на Земле нередко указываются условия первой половины каменноугольного периода. Напротив, поздний карбон и пермь служат объектом палеогеографических реконструкций, доказывающих существование в соответствующее время отчетливо выраженной зональной дифференциации климатических условий и зонального распределения растительности.

Таким образом, и в отношении весьма отдаленных времен, при современном состоянии наших знаний, оказываются возможными суждения диаметрально противоположного характера.

Мысль о практически универсальной приложимости закона зональности к анализу условий всех периодов проводится в теоретических работах А. Вегенера, Кёппена и их последователей. В их построениях она увязывается с представлениями о подвижности континентов и о перемещении полюсов, т. е. о подвижности всей системы климатических поясов и связанных с ними природных явлений. Представление о самих природных зонах оказывается при этом до известной степени «модернистским»: природные зоны минувших периодов рассматриваются как более сходные с современными, чем то представляется исследователям, исходящим в своих построениях из допущения постоянства положения земной оси. Приверженцы взглядов Вегенера за основу берут не изменение характера зон, а изменения пространственных соотношений между ними, вызываемые как общим смещением градусной сетки, так и изменениями в позиции отдельных континентов¹.

Пытаясь выяснить — как проявляется закон зональности в различные геологические периоды, мы должны напомнить, что в своей основе закон этот определяется не какими-либо узко временными соотношениями, а самыми основными особенностями нашей планеты и ее положения во Вселенной. Солярная зональность климатов — основное звено комплекса явлений, охватываемых законом зональности — является функцией: а) шарообразной формы Земли и ее вращения вокруг собственной оси; б) зависимости термических условий на поверхности Земли от притока тепла, излучаемого Солнцем; в) наклона эклиптики, определяющего в связи с вращением Земли вокруг Солнца изменения условий отдельных частей земной поверхности в течение года.

Учитывая сказанное, на вопрос о времени, в течение которого проявляется закон зональности, можно дать общий ответ, что он должен проявляться в течение всего времени, пока сочетаются указанные условия. Практически же это означает, что проявление закона зональности в течение всей геологической истории Земли неизбежно. Поэтому, внимание наше должно быть целиком сосредоточено на том — как проявлялся закон зональности в различные периоды, в какой степени были зонально дифференцированы условия земной поверхности в то или иное время, какие конкретные формы принимали в разное время комплексы явлений, подчиняющихся закону зональности.

Анализируя условия прошлого с учетом как указанных общетеоретических положений, так и фактических данных геологии и палеонтологии, приходится сделать вывод, что силы, определяющие ход физико-географических процессов на поверхности Земли, представляют величины в количественном отношении непостоянные. В частности и прежде всего это относится к величинам, характеризующим тепловой режим нижних слоев атмосферы. Независимо от характера общих причин, обуславливавших специфику климатов некоторых минувших эпох, признаем, что в ряду их были такие, когда на Земле в целом было значительно теплее, чем теперь, неизбежно. Наличие относительно теплого климата даже в высокоширотных областях не может быть объяснено всковыми изменениями условий только переноса тепла на поверхности земного шара в связи с изменениями соотношений между сушей и морем. Наряду с этим, перманентное существование экваториальных областей устойчиво жаркого климата, по-видимому, не вызывает сомнений. Необходимо отметить, что уверенность суждений распространяется лишь на оценку общего характера климата, но никак не на количественные показатели, которые могли и не совпадать с соответствующими

¹ Наряду с вегенеровскими представлениями о перемещаемости природных зон в связи с перемещением полюсов, существует и другая гипотеза перемещения зон. Исходя из тезиса о стабильности положения земной оси, она допускает смещаемость зон из одних широт в другие, т. е. сдвигание всей системы зон в экваториальном или полярном направлении.

величинами, констатируемыми в странах с определенным типом климата в наше время¹.

При попытках реконструирования условий прошлого необходимо учитывать, что определенные соотношения между различными метеорологическими явлениями, в своей совокупности характеризующими климат, как и между климатами различных широтных поясов, представляют нечто гораздо более устойчивое, чем те абсолютные величины, которыми характеризуются условия любой страны или широтного пояса в ту или иную эпоху. К таким устойчивым соотношениям принадлежит существование значительных различий между термическими условиями низкоширотных и высокоширотных областей, неизбежное при любых собственно земных условиях, имеющих значение климатообразующих факторов, и при любой интенсивности солнечной радиации. Перенос тепла водными и воздушными течениями может в известной степени смягчить эти различия, но уравновесить их не может. При наличии (хотя бы и не вполне постоянного) наклона эклиптики неизбежно существование в некотором отдалении от экватора сезонного непостоянства термических условий, чему отнюдь не противоречит, что при определенном, достаточно высоком уровне температур более холодного времени года весь год в целом может быть вполне благоприятен для развития жизненных явлений.

В определенных широтных поясах должны быть относительно устойчивы соотношения между температурами и влажностью, определяющие большую или меньшую аридность или гумидность климата. В частности, нельзя забывать о существовании системы пассатов, определяющей преобладание испарения над выпадением осадков в притропических широтах и способствующей развитию противоположных черт климата в собственно экваториальном поясе. Не могут быть устранены никакими специфическими особенностями отдельных эпох и обусловленные самими основными закономерностями циркуляции атмосферы различия между условиями западных и восточных окраин материков.

Все указанные обстоятельства необходимо учитывать при сопоставлении условий прошедших эпох с современными условиями. Главное — надо помнить, что, допуская те или иные изменения условий в определенной области, мы не можем игнорировать неизбежные последствия делаемых допущений в отношении условий областей, нами непосредственно не изучаемых.

* *
*

Одним из наиболее интересных и благодарных объектов изучения в связи с обсуждаемыми здесь вопросами являются палеогеновые флоры высокоширотных областей северного полушария. Очевидное несоответ-

¹ Говоря о неизбежности допущения общеземных изменений климатов мы не вдаемся здесь в обсуждение вопроса о причинах таких изменений. Причины эти могут быть троякого рода: а) изменения интенсивности солнечной радиации, обуславливающие увеличение или уменьшение притока солнечного тепла к поверхности Земли; б) изменения теплоемкости земной атмосферы, связанные с возможными изменениями ее состава (в частности, изменениями количества CO_2); в) изменения условий теплоотдачи в межпланетное пространство, связанные с выровненностью или контрастностью рельефа земной поверхности. По-видимому, все указанные предпосылки изменения климатов реализовались в той или иной степени и в той или иной форме в течение истории Земли. Следует отметить, что несмотря на понимание стремлений многих геологов обойтись в истолковании климатов прошлого без привлечения «внешних сил», мы не можем согласиться с их точкой зрения. Ибо мы твердо знаем, что основным климатогенным фактором на Земле является внешнее тело — Солнце. Пытаться так или иначе абстрагироваться от его влияний на колебания климатов бессмысленно. Тем более, что гипотезам, постулирующим наличие вековых колебаний интенсивности солнечной радиации, противостоят лишь гипотеза об относительном постоянстве ее интенсивности.

ствии природы растений, произраставших в раннетретичное время в Гренландии, на Шпицбергене и в других районах Арктики, современным условиям тех же областей давно уже вызвало создание гипотез, представлявших, в свете той или иной общепалеоклиматологической концепции, условия того времени, когда богатые широколиственные и смешанные леса существовали в названных странах. Попервоначалу, пока третичные флоры «тепло-умеренного» типа были известны только из приатлантических частей Арктики, допущение иного, чем современное, расположения соответствующих стран по отношению к северному полюсу в эпоху процветания изучавшихся флор казалось простейшим из возможных объяснений. Но позднейшие открытия флор того же типа на Новосибирских островах, в Анадырском крае, на Аляске и т. д. показали, что местонахождения древнетретичных флор определенного типа охватывают полюс как бы кольцом и что любое смещение полюса, давая кажущееся объяснение природы древних флор какого-либо отдельно взятого сектора Арктики, одновременно исключает возможность объяснения для флор противоположного сектора, который оказывался бы смещенным под еще более высокие широты. В итоге всех дискуссий большинство современных исследователей соглашается с тем, что гипотеза перемещения полюсов непригодна для объяснения природы древнетретичных флор Арктики: флоры эти существовали под теми же высокими широтами, под которыми погребены их остатки¹.

Анализ вероятных условий существования палеогеновых флор Арктики приводит к выводу, что они (флоры) характеризуют определенный зональный тип растительности. Развитие ее было приурочено к суше, располагавшейся вокруг существовавшего с очень отдаленных времен Полярного бассейна, гидрологические условия которого исключали возможность его ледовитости как затяжного, круглогодичного явления, хотя зимою образование льда и могло происходить в большем или меньшем количестве.

Сопоставление вероятных климатических условий и характера растительности палеогеновой Арктики с современными климатами и современной растительностью приводит к выводу, что в некоторых частях восточной Азии и востока Северной Америки существуют и в наше время сходные сочетания условий и растительности. Но говорить о совпадении их с условиями третичной Арктики не приходится. Важно и то, что сходство намечается не с общезональными условиями того или иного широтного пояса, а с условиями областей, занимающих особое положение — у восточных окраин материков, по соседству с обширными, расположенными к востоку от них океаническими бассейнами. Целостной ландшафтной (растительной) зоны того типа, которая существовала на крайнем севере земного шара в палеогене, в настоящее время не существует нигде.

На значительных пространствах к югу от приполярных областей в эоцене и олигоцене развивалась растительность во многом сходная с палеогеновой растительностью Арктики. В Азии область распространения широколиственных и смешанных лесов «тепло-умеренного» типа занимала, очевидно, все пространство современной таежной зоны, а отчасти и примыкающую к ней с юга полосу (Тургайская провинция Криштофовича, в широком понимании). Тайга не могла существовать

¹ Напомним, что к этому выводу пришел после долгих сомнений А. Г. Натгорст, первым высказавший мысль о возможности объяснения природы третичных флор Арктики при помощи гипотезы перемещения полюсов. К этому же выводу пришел в конечном счете и А. Н. Криштофович, долгое время выступавший как ревностный сторонник палеоклиматологических и палеогеографических построений Кёппена и Вегенера. Наша точка зрения по этому вопросу была изложена в докладе на Общем собрании Всесоюзного ботанического общества в январе 1941 г., опубликованном в «Ботаническом журнале» в 1944 г.

в то время как зональный тип растительности¹. Элементы растительности, явившейся прообразом современных горно-тундровых формаций, могли развиваться только в высокогорных условиях.

В более южных частях области своего распространения смешанные и широколиственные леса были, очевидно, в какой-то степени обогащены вечнозелеными лиственными формами, но последние едва ли участвовали в образовании первого яруса лесных древостоев. В пределах той части современного умеренного пояса, где в эоцене и олигоцене господствовал наиболее мягкий климат (главное здесь — в уровне средних и, особенно, минимальных зимних температур!), растительность приобретала почти тропический облик. Господствующее положение в ней занимали вечнозеленые деревья, относящиеся к родам, ныне специфичным для тропических и субтропических флор. На суше Старого света такая растительность занимала значительную часть современной Европы (Полтавская провинция Криштофовича), несколько продвигалась к северу и на крайнем востоке Азии. В Северной Америке предел распространения вечнозеленых лесов также лежал значительно севернее, чем в наше время, а отдельные их элементы прослеживаются даже в эоценовых флорах Аляски. На юге Средней Азии развивалась растительность, компоненты которой были приспособлены к условиям теплого и отчетливо засушливого климата. Имеются и палеоботанические свидетельства развития растительности сухих открытых ландшафтов.

Одной из важнейших черт распределения растительности на севере земного шара в палеогене является отсутствие «разрыва» между областями развития лесов умеренного типа и лесов в нашем теперешнем представлении почти тропических. Зон степей, полупустынь и пустынь, почти повсеместно разграничивающих аналогичные ландшафты в наше время, тогда между ними не было. Но это не дает права для утверждения об отсутствии аридных областей вообще. Так, при переходе к югу от пространств, занимавшихся лесами различного зонального типа (от собственно аркто-третичных до почти тропических), мы попадаем в область почти лишенную следов растительной жизни соответствующих эпох. Эти отрицательные свидетельства, характеризующие значительную часть современной зоны пустынь, наряду с такими данным как, очевидно, тугайный характер лесов, остатки флоры которых сохранились в олигоценовых отложениях Синьцзяна, говорят об отсутствии древесной растительности зонального типа на обширных пространствах современной аридной зоны.

Таким образом, аридная зона с ее скудной растительностью существовала в палеогене. И она была расположена в общем там же, где существует в настоящее время. Можно говорить о большем или меньшем развитии ее (как в отношении занимаемого пространства, так и степени аридности) в различные эпохи. Но ни о каком общем сдвиге аридной зоны в более северные или более южные широты говорить не приходится. И это является одним из наиболее веских доводов против предположений, связывающих существование теплолюбивых палеогеновых флор Европы и других стран с возможными изменениями широтного положения северной суши.

Восстановление характера растительных зон палеогена на севере земного шара имеет двоякое значение. Во-первых, с учетом его результатов приходится определенно говорить об условиях палеогена, как об условиях господства более теплых климатов на земном шаре в целом.

¹ По убеждению автора, хвойные леса типа тайги могли в это время существовать в горных районах умеренного пояса северного полушария, занимая более высокое положение по профилю горных склонов, чем образованные теплолюбивыми древесными породами леса «тургайского» типа. Подобные соотношения повторяются в общей форме и теперь на востоке Азии.

Отличие тогдашних условий высокоширотных областей от современных было очень велико. Различия между экваториальными климатами могли быть менее значительны, но едва ли вообще отсутствовали. Во-вторых, сопоставление условий палеогена с современными показывает неприменимость для объяснения происшедших с тех пор изменений широко распространенного среди географов представления, что общеземные изменения климатов могут отражаться общим смещением зон.

По этому представлению, общеземное изменение климатов в сторону потепления сопровождается смещением природных зон в направлении полюсов, в сторону похолодания — в направлении экватора. В качестве доказательств этого указываются и повторные смещения полярного предела лесов в голоцене, и более северное в далеком прошлом произрастание лесов «тепло-умеренного» и тропического типа. Довольно распространены суждения, что в эпохи оледенений вся система северных внетропических зон «сдвигалась» к югу, в межледниковые эпохи — к северу. Некоторые ученые полагают, что в связи с общим похолоданием климатов после эоцена или после олигоцена в северном полушарии происходило общее постепенное смещение природных зон в южном направлении, причем зональные комплексы, первоначально сложившиеся где-либо на дальнем севере, последовательно сдвигались к югу, замещая ранее существовавшие ландшафты более «южного» типа, уступая свое место еще более «северным», которые вслед за ними тоже подвергались перемещению на юг. В конечном счете, этот процесс и привел якобы к современному размещению зон.

При более внимательном рассмотрении фактов, свидетельствующих об ином, чем в настоящее время, подразделении земной поверхности на природные зоны в геологическом прошлом, мы убеждаемся, что гипотеза смещения зон неверна в своей основе. Мы располагаем доказательствами лишь мобильности отдельных зональных рубежей, но возможность их смещения к северу и к югу не означает еще возможности перемещения зон в целом. Разные зональные рубежи обусловлены различными сочетаниями условий, вследствие чего изменения их положения вовсе не обязательно должны быть единообразными для всей системы зональных границ.

Сдвиги зональных рубежей, обусловленные общеземными изменениями климатов (регионально ограниченных сдвигов их, обусловленных изменениями чисто местных условий, мы здесь не затрагиваем), могут носить как согласный, так и несогласный характер. Так, если граница между лесами и тундрой обусловлена в основном общим недостатком тепла к северу от некоторой (различной в разных секторах) широты, то это ставит ее положение в прямую зависимость от колебаний термических условий в Субарктике. В зависимости от их изменений, эта граница будет смещаться к северу или к югу. Но означает ли это, что северная лесная зона в целом также будет менять свое положение? — По-видимому, нет. Ибо у южной окраины лесной зоны замещение лесов степями происходит не потому, что для лесной растительности становится слишком тепло, а вследствие неблагоприятного для нее изменения соотношений между температурами и количеством осадков, приводящего к смене положительного баланса влаги отрицательным. Поэтому потепление, сопровождающееся пропорциональным увеличением количества осадков (что в случае потепления, вызванного не узко местными причинами, более вероятно, чем сохранение осадков на неизменном уровне), должно будет сопровождаться не «отступанием» к северу южного предела лесов, а сохранением, в общих чертах, неизменного его положения. Если же количество осадков увеличилось бы относительно больше, чем температура, общее повышение уровня последней может сопровождаться даже надвиганием леса на степь. В таком случае, при одновременном сдвиге к северу полярного предела

лесов, мы будем иметь экспансию лесной зоны за счет смежных безлесных зон, но отнюдь не смещение ее в ту или иную сторону.

Но главное то, что изменение климатов должно сопровождаться не столь изменениями пространственных соотношений между зонами, сколь изменением природы самих зон, их внутреннего содержания. Очевидно, в частности, что леса у южной окраины лесной зоны в условиях ставшего более теплым климата не могут быть копией тех лесов, которые существовали у границы со степью до предполагаемого потепления. Условия роста деревьев в них изменятся, как изменится и состав лесов. Не смогут не измениться и степи у окраины лесов. В случае, если южный предел лесов сместится к югу (при общей экспансии лесной зоны), граничащие с лесами степи не будут тождественны ни тем, которые до изменения условий существовали на данной широте, ни тем, которые тогда существовали у окраины лесов, лежавшей севернее. Изменившие свое положение зональные рубяжи будут, следовательно, разграничивать изменившиеся природные зоны.

Сходные в принципе явления должны происходить и при возможном расширении пределов распространения элементов тропической растительности. Возможность их экспансии к северу (в северном полушарии) и к югу (в южном) вовсе не означает возможности распространения в более высокоширотные области всего комплекса условий тропических областей. Говоря, например, об условиях развития растительности Полтавской флористической провинции олигоцена, нам не следует представлять их себе как копирующие условия современных тропических областей. Очевидно, в эпоху процветания растительности «полтавского» типа на юге Европы существовала особая, специфичная для своего времени и места развития, зона вечнозеленых лесов, условия которой были благоприятны для произрастания многих растений, близких к компонентам современной тропической растительности. Но этой зоне были свойственны, очевидно, и некоторые условия, не повторяющиеся в собственно тропических областях: существенность термических различий между временами года (хотя более холодный сезон и не исключал возможности продолжения вегетации), иной характер распределения осадков, иной режим ветров и т. д. В частях зоны, субтропических по своему широтному положению, должны были, например, преобладать зимние осадки и могла быть выражена летняя засуха — на подобие современных климатов средиземноморского типа. И следует отметить, что некоторые особенности палеогеновых флор южной половины Европы хорошо согласуются с этими теоретическими допущениями, что указывает на неполноту сходства условий их развития с современными тропическими условиями.

Что касается до притропических аридных зон, расположение которых определяется самыми основными закономерностями общей циркуляции атмосферы, то их «смещение» является практически невероятным. В зависимости от различных соотношений между водой и суши, рельефа последней, общего характера климатов эпохи степень аридности этих зон может, безусловно, изменяться. Не может оставаться постоянным и пространство суши, занимаемое аридными зонами. В зависимости от общего уровня температур, могут существенно изменяться формы воздействия аридного климата на жизненные явления (зимний оптимум в условиях жаркого аридного климата, зимняя пауза — в условиях зимне-холодного). Но само существование областей с более или менее выраженными аридными условиями под определенными широтами неустранимо. Именно поэтому фиксация расположения аридных зон в ту или иную эпоху имеет особенно важное значение для ориентировки в общей картине зональных явлений соответствующего времени.

Изучение данных, характеризующих условия третичного периода, в частности палеогена, убедительно показывают, что: 1) зональное рас-

пределение растительности было выражено вполне отчетливо; 2) «простираение» зон в течение всего третичного периода соответствовало их теперешнему «простираению», т. е. подчинялось тому же расположению экватора и полюсов, которое существует теперь; 3) природные зоны прошедших эпох обладали ярко выраженной своей спецификой, не представляя простого повторения, хотя бы и в иных соотношениях, природных зон современной эпохи; в частности, в течение палеогена внетропические пространства были заняты зонами, в современную эпоху не существующими; 4) что, следовательно, происшедшие в неогене и после него преобразования природных зон заключались прежде всего в изменении природы каждой из них, в смене одних зональных условий другими, новыми условиями, а не в простом изменении пространственных соотношений между однажды сложившимися зональными природными комплексами или в смещениях всей системы зон в каком-либо направлении.

* * *

Как уже отмечалось, единства взглядов по вопросу о существовании в мезозое зональной дифференциации климатов и растительности пока не достигнуто. Но по мере накопления фактических данных и особенно в связи с углублением их анализа, все более выявляется, что в принципе вероятная для всех периодов подчиненность распределения природных явлений закону зональности может быть прослежена и в мезозое. Достаточно убедительны, в частности, приводимые В. А. Вахрамеевым данные о вероятном распределении растительности на севере Старого света в меловом периоде. Важное место в построениях Вахрамеева занимает утверждение, что аридная зона была ясно выражена в меловое время и располагалась в общем согласно с современным расположением аридной зоны в Евразии и Африке. Этого не могло бы быть, если бы положение северного тропика сколько-нибудь существенно не совпадало с современным. К северу от аридной зоны, по Вахрамееву, существовала относительно аридизированная лесная зона (к которой, в связи с ее аридизацией, было — как считает Вахрамеев — приурочено быстрое развитие и распространение покрытосеменных растений), а еще севернее — более прохладная и влажная лесная зона, условия которой благоприятствовали переживанию более архаичных компонентов флоры.

Естественно, что ни на одну из намеченных лесных зон нельзя перенести представлений о каких-либо природных зонах современности. Этих природных зон в наше время не существует. Зоны мелового времени никуда не сдвинулись. Растительность их, вместе с изменением физико-географических условий и, в неменьшей мере, в связи с массовым развитием прогрессивных форм растений, коренным образом изменилась. В связи с этим зоны позднейших эпох, представляя по своему генезису нечто подобное зонам мелового периода, по самому своему содержанию явились новообразованиями. Вместе с тем, как уже отмечалось, и эти зоны, существовавшие в палеогене, не сохранились в более поздние эпохи «века покрытосеменных» и в современную эпоху.

Некоторые палеозоологи считают, что в мезозое отсутствует зональная дифференциация климатических и растительных условий. Так, существует мнение, что переход к зонально дифференцированным условиям на рубеже мелового периода и палеогена мог быть причиной полного вымирания динозавров. Слабым местом этой концепции является прежде всего то, что она призвана объяснить вымирание динозавров, как общеземное явление, связывая его с преобразованием условий во внетропических областях (поскольку тропики должны были сохранить ранее господствовавший якобы повсюду «равномерный» жаркий климат). Если бы в вымирании динозавров в умеренном поясе было

повинно установление в нем климата умеренного типа, то объяснить этим исчезновение их и в экваториальном поясе едва ли возможно.

Но против указанной гипотезы говорит и само распространение динозавров в позднем мезозое. Так, если бы мы нанесли на карту все местонахождения верхнемеловых динозавров, известные в странах относительно северных, мы увидели бы, что все находки приурочены не к крайнему северу, а сосредоточены в относительно южных местах. Наиболее северные местонахождения верхнемеловых динозавров образуют прерывистую линию, проходящую в общем недалеко от 50-й параллели северной широты. Местами (Западная Европа, запад Северной Америки) линия эта несколько сдвигается к северу, но не достигает нигде 60-й параллели. В общем ее можно принять, по-видимому, как близкую к реальной северной границе ареала данной группы животных. Но граница эта имеет характер чисто зональный. И положение ее должно быть поставлено в связь с тем, что к северу от 50—55° с. ш. в позднемеловое время природные условия (климат, характер и состав растительности) изменялись, очевидно, таким образом, что более северные пространства были неблагоприятны для обитания динозавров. Что касается распространения «рогатых динозавров» (*Ceratopsia*), то исследователи этой группы сами пришли к выводу, что отсутствие представителей группы на хорошо изученном востоке Северной Америки, при их широком развитии на западе этого материка, может быть поставлено в связь с очертаниями американского «средиземного» моря соответствующего времени. Оно простиралось далеко на север от современного Мексиканского залива, покрывая широкой полосой равнинные пространства, лежащие восточнее Скалистых гор. Северный край данного бассейна располагался в разные эпохи на широте от 50 до 57—58°. Предполагается, что этот бассейн мог служить препятствием для миграций «рогатых динозавров», обитавших западнее его, на восток. Путь же в обход северной части моря исключался зональными условиями более северных пространств. Объяснение это выглядит весьма правдоподобным. Но косвенно оно служит опровержением гипотез других исследователей динозавров, считающих, что зональная дифференциация климатов и растительности на северной суше не была выражена в позднем мезозое.

Суждения об условиях развития жизни в юрский период очень разноречивы. Однообразие состава юрских флор, исключительно широкое распространение не только отдельных родов, но и видов растений, часто приводятся как свидетельство якобы однородных условий произрастания растений чуть ли не на всей поверхности земной суши. В противовес этому, другие исследователи указывают, что именно начиная с юрского периода в строении древесины деревьев все чаще выявляется наличие так называемых годовичных колец — показателей сезонно дифференцированных климатов. А признание существования таковых равносильно утверждению, что условия внетропических и экваториальных областей соответствующего времени не могли совпадать.

В освещении условий юрского и более ранних периодов истории Земли, по-видимому, сильно сказалась необоснованно широкая трактовка условий прошедших эпох как сходных с современными тропическими условиями. По существу, те фактические данные, которые взяты за основу суждений о климате некоторой области прошлого, как о климате тропическом, часто указывают лишь на то, что климат этот в течение круглого года был достаточно благоприятен для жизнедеятельности растений и животных. Но это вовсе не означает, что соответствующий климат — непрерывно достаточно теплый — был также равномерно жарким или равномерно умеренно теплым. Другим источником ошибок является упрощенно актуалистическое представление об условиях существования вымерших растений и животных, как примерно

совпадающих с условиями существования их ближайших сородичей из состава современных флор и фаун. Ибо то, что верно по отношению к виду, не могущему значительно изменять своей экологии, оставаясь самим собой, т. е. — не превращаясь в другой вид, то неверно по отношению к группам высшего ранга, могущим объединять виды, приспособленные к достаточно разнообразным условиям, но сохраняющие при этом большое единообразие в отношении своих морфологических признаков. В отношении систематических групп, расцвет которых давно уже сменился периодом угасания, часто недоучитывается положение, что современные климатические условия вовсе не обязательно должны оцениваться как в основном неблагоприятные для развития соответствующих групп. Ибо, как правило, угасание любой крупной систематической группы связано с появлением у ее представителей новых конкурентов, более приспособленных к данным условиям существования и постепенно вытесняющих представителей первой. Это вытеснение совершается рано или поздно и там, где собственно внешние условия могут даже приближаться к оптимальным для вытесняемой группы. Места же, где представители ее сохраняются более долго, не обязательно наиболее благоприятны для их существования вообще, и подавно не могут рассматриваться как единственно сохраняющие условия, допускающие их развитие. При анализе условий существования юрских флор, в составе которых были особенно богато представлены саговники (в наше время «доживающие свой век» в лице ограниченного числа представителей) и беннеттитовые (к настоящему времени вымершие полностью), мы безусловно не можем распространять на условия произрастания всех многочисленных видов этих групп представления об условиях существования ограниченного количества реликтовых представителей одной из них. В прошлом, разные виды этих групп могли, очевидно, произрастать при весьма различных условиях, и не исключено, что среди юрских видов их могли быть и приспособленные к условиям относительно сурового климата. Ведь приспособились же к условиям продолжительной и холодной зимы вечнозеленые хвойные, да и целый ряд (правда, относительно малорослых) вечнозеленых же форм из различных групп покрытосеменных!

Быть может, наиболее веским доказательством относительной равномерности климатов юрского периода является очень широкое распространение отдельных видов растений того времени. Но при оценке этих фактов не должно забываться, что и в наше время распространение некоторых видов растений охватывает страны с весьма различными климатическими условиями¹. Таковы, например, некоторые плауны (*Lycopodium clavatum*, *L. complanatum*), произрастающие и под пологом горных тропических лесов крайнего юга Азии, на высотах, где морозов никогда не бывает, и под пологом сибирской тайги с ее суровой зимой, и даже у южной окраины тундры. Общеизвестный папоротник—орляк (*Pteridium aquilinum*) обладает почти космополитическим распространением и может играть видную роль в травяном ярусе разреженных лесов как в северном умеренном поясе (например, в окрестностях Ленинграда, или на нашем Дальнем Востоке), так и в типично субтропической Юго-Западной Австралии, с ее абсолютно безморозным климатом. Почти космополитическим распространением обладают некоторые виды рдестов (*Potamogeton*). Очень обширен ареал такого массово произрастающего вида как обыкновенный тростник (*Phragmites communis*). Правда, очень широко распространенные виды играют в современных флорах меньшую роль, чем в юрское время. Но объяс-

¹ На возможное возражение, что приводимые для примера виды являются так называемыми сборными видами, не монолитными в морфологическом (и, очевидно, в физиологическом) отношении, следует ответить, что именно «сборные виды» современной ботанической систематики соответствуют понятию о виде, принятому в палеоботанической практике.

няется ли это целиком большей дифференцированностью современных условий среды, или также и большей эволюционной мобильностью тех групп растений, которые занимают господствующее положение в современном растительном мире?

Наряду со всем сказанным, понимание условий юрского периода отчасти затрудняется и тем преувеличенным вниманием, которое уделяется при изучении юрских флор признакам, объединяющим флоры различных частей земной суши, т. е. признакам сугубо важным со стратиграфической точки зрения, но имеющим более ограниченное ботанико-географическое значение. Между тем, признаки значительной географической дифференциации юрских флор также известны. Исследователи мезозойских флор Азии, в особенности А. Н. Криштофович, уже обратили внимание на неравномерность распространения саговников по азиатской суши в юрское время. Различия в той роли, которую они играли в сложении юрских флор разных частей Азии, подчиняются различиям их широтного положения: в более южных частях Азии саговников было много, они господствовали в составе флор; на севере Азии, напротив, им принадлежало лишь второстепенное место во флоре, образованной в своей основе хвойными и отчасти гинкговыми. Весьма вероятно, что самобытные условия климатов более северных частей суши способствовали первоначальному развитию в ее пределах наиболее прогрессивной группы хвойных — *Abietineae*, древние представители которой уже существовали в юре. Генетическая связь *Abietineae* с условиями умеренного, сезонно дифференцированного климата подчеркивается не только современным распространением этой процветающей группы и определенными морфологическими особенностями ее представителей, но и тем, что несмотря на приспособление отдельных видов (в частности — из рода *Pinus*) к почти тропическим условиям, группа в целом ни в прошлом, ни в современную эпоху не смогла распространиться на юг дальше северной окраины тропического пояса: экваториальный пояс оказался для ее представителей «непроходимым», и путь в страны умеренного пояса южного полушария был закрыт для их миграций.

Исследование древних флор крайнего юга земного шара, как это показал Р. Флорин, выявляет наличие особой флористической области и во внетропических широтах южного полушария. Отличия ее флоры — отчасти сходной с флорой северной внетропической области по облику и по негативным признакам состава (обедненность саговниками) — могут быть поняты как отражение зональных различий между крайним югом и более низкоширотными областями южного полушария.

В целом, таким образом, имеются достаточно убедительные ботанические свидетельства существования растительных зон в юрское время. В развитии наземного животного мира юры показатели зональной дифференциации прослеживаются труднее. Но, по-видимому, приуроченность всех находок гигантских динозавров, ведущих земноводный образ жизни (группа *Sauropoda*), к странам либо экваториальным, либо расположенным в современных субтропических или умеренных широтах, говорит о том, что представители этой группы действительно отсутствовали в странах более северных, обладавших более суровыми климатическими условиями и растительностью с господством хвойных и гинкговых, при слабом развитии представителей более теплолюбивых групп (саговников и беннеттитовых).

Напомним в связи со сказанным об условиях юры, что исследователи морских фаун юры и позднего триаса (Неймайр, Улиг и др.) рисуют хорошо обоснованную картину региональной зоогеографической дифференциации Мирового океана, причем сущность различий между фаунами ряда областей, как различий, подчиненных принципу зональности, не вызывает сомнений.

Все то, что известно до сих пор о природных зонах юры и триаса, говорит о расположении зональных рубежей в общем соответствующем современному положению экватора и полюсов.

* * *

В отношении позднего палеозоя, или, по меньшей мере, позднего карбона и перми, почти все палеоботаники утверждают наличие зональной дифференциации растительного покрова. Но в оценке конкретных данных, обосновывающих представления о характере природных зон, и в палеоклиматологической интерпретации древних флор мнения исследователей существенно расходятся.

Источником больших затруднений при реконструкции условий столь отдаленного времени является невозможность уверенных суждений об экологической природе растений палеозоя на основе сопоставления их с современными растениями. Поэтому, одни и те же вымершие растения трактуются разными авторами как связанные с глубоко различными условиями произрастания. Сопоставление же этих (гипотетических) условий с условиями той или иной современной области делается в немалой степени произвольно. Достаточно напомнить для примера, что условия развития карбоновых угольных бассейнов параличского типа в Европе сопоставляются как с условиями прибрежных низменностей о. Суматры, так и с условиями юго-восточного побережья Балтийского моря.

Более или менее общепризнанно, что после развития относительно однообразной по своему составу в разных частях земной поверхности растительности начала каменноугольного периода, в позднем карбоне и перми развивается растительность отчетливо дифференцированная географически, при чем определенные признаки растительности различных областей могут рассматриваться как показатели наличия между ними различий зонального характера.

Наиболее известная попытка реконструкции природных зон позднего палеозоя была сделана Кёппеном и Вегенером в увязке с их представлениями о перемещении полюсов и движении материков. В дальнейшем, схема Кёппена—Вегенера, с теми или иными видоизменениями или с различными оговорками, использовалась при реконструкции условий позднего палеозоя многими другими авторами¹.

Значительные трудности, возникающие при попытках приноровления фактических данных к заранее принятой палеогеографической схеме, не ускользали от внимания и наиболее ревностных приверженцев вегенеровской теории. И это порождало различные дополнительные допущения, призванные устранить или смягчить противоречия между схемой и фактами.

Так, например, высказывались предположения, что несходные по своим вероятным связям с условиями существования разновозрастные флоры различных областей быть может лишь кажутся разновозрастными вследствие различий их систематического состава, могущих быть обусловленными географическими причинами (А. Н. Криштофович). Но естественно, что противоречия с выводами стратиграфов, опираю-

¹ Не вдаваясь в обсуждение основных положений теории перемещения полюсов и гипотезы Пангеи, отметим, что предложенная Кёппеном и Вегенером схема расположения климатических поясов в позднем палеозое не выдерживает критики. Самым уязвимым местом ее является то, что при постулированном расположении экватора к нему с обеих сторон примыкают широкие пространства суши, простирающиеся в северном полушарии вплоть до умеренных, в южном — вплоть до полярных широт. При этих условиях экваториальная зона не могла бы быть влажной, на подобие современной, так как пассаты, возникая и проходя над сушей, не могли бы приносить в экваториальные широты те массы влаги, выпадение которой в форме дождей обеспечивает развитие под экватором богатейшей влаголюбивой растительности. Между тем, схема Кёппена—Вегенера размещает вдоль экватора местонахождения богатых флор мезо-гигрофильного облика.

щимися не только на палеоботаническую основу, этим не устранялись. С другой стороны, попытки строго придерживаться установленной датировки отложений (в частности, угленосных свит) и дифференцированно подойти к решению вопроса о положении экватора в отдельные эпохи палеозоя, исходя из допущения приуроченности определенных узлов угленакопления к экваториальному поясу, приводили к маловероятным выводам о резких смещениях к югу или к северу отдельных фрагментов «пояса тропических дождей», при почти стабильном положении других частей того же пояса в течение всего позднего карбона и перми (М. Д. Залесский) ¹.

Несмотря на все различия во взглядах исследователей, изучавших позднепалеозойские флоры, на сущность их как показателей конкретных климатических условий той или иной зоны, бесспорным представляется то, что в течение позднего карбона и перми существовали различные, относительно устойчивые по своему характеру, региональные флористические комплексы. И представляется вероятным, что различия между ними в той или иной степени были обусловлены зональной дифференциацией условий.

Одним из убедительных палеоботанических доказательств наличия именно зональной дифференциации условий развития растительности в позднем палеозое являются различия в структуре ископаемой древесины, находимой в различных областях. Правда, по этому вопросу палеоботаники и палеоклиматологи высказывали весьма разноречивые суждения, вплоть до почти полного отрицания значения наличия или отсутствия «годовых колец» в древесине как палеоклиматологических показателей (Антевс). Однако, учитывая как определенные связи строения растений с условиями среды, так и некоторые моменты хода филогенетического развития растительного мира, мы вынуждены признать, что если отсутствие годовых колец в древесине ² не может безоговорочно приниматься за доказательство «равномерности» климата, то наличие этих колец свидетельствует либо о том, что сезонная дифференциация климата существовала в данное время и в данном месте, либо — что ритм развития соответствующих форм растений когда-то сложился под влиянием сезонно «неравномерного» климата. Но и те и другие факты приобретают большее значение, когда устанавливаются определенные географические закономерности распределения растений, обладавших тем или иным типом строения древесины.

Большое значение имеет, в частности, наличие годовых колец в древесине растений, находимых в верхнепалеозойских отложениях ряда стран как северного, так и южного полушария. Так, она наблюдается как нечто обычное у представителей пермских флор Ангарского материка, равно как у некоторых растений Гондваны. Прослеживая такое строение древесины у множества растений на обширном пространстве северной суши и сопоставляя его с иным (без годовых колец)

¹ Так, М. Д. Залесский допускал, что «пояс тропических дождей» в вестфальский век охватывал очаги углеобразования, расположенные от Англии на западе до северного Китая (провинция Шаньси) на востоке; в стефанский век положение этого пояса фиксируется в Европе по угольным бассейнам, лежащим между 45 и 50° с. ш., в Средней Азии — немного южнее, а затем на Суматре — вблизи экватора. Таким образом, получается, что между нулевым меридианом и 70° в. д. направление (не расположение!) экватора было в общем согласным с направлением современных параллелей, а затем резко изменялось, и в пределах между 70 и 100° в. д. экватор смещался на 40° к югу. Для пермского периода Залесский принимает примерно прежнее расположение экватора в пределах современной Европы, но для пространства между 60-м и 105-м меридианами допускает его смещение на 15—20° к северу.

Противоречивость этих построений подсказывает мысль, что автор исходил в своих построениях из анализа данных, не подчиненных тем зональным связям, которые он им приписывал.

² Особенно это относится к древесине представителей давно вымерших групп, о нормах реакции которых на определенные воздействия среды нам ничего определенного неизвестно.

строением растений, произраставших к югу и юго-западу от этих пространств, трудно не сделать вывода, что между областями, где развивались растения с различным типом строения древесины, должны были существовать климатические различия. Очевидно, флоры «тунгусского» типа развивались в условиях умеренного («тепло-умеренного?») климата с отчетливыми различиями между временами года. На это же указывает и листопадность кордаитов Ангарского материка, в то время как образование из массы опавших листьев оторфовывающейся лесной подстилки (на что указывает М. Д. Залесский) исключает предположение о возможной связи листопадности с сезонными засухами, указывая, что мы имеем дело с отражением чередования теплого и холодного сезонов (т. е. зимы и лета), свойственного климатам внетропических областей¹.

По-видимому ряд данных указывает на существование климатов умеренного типа также и в странах южного полушария в пределах области развития глоссоптерисовых флор. Но допущение существования на поверхности земного шара двух широтных поясов, характеризовавшихся в той или иной степени выраженными условиями умеренного климата, неизбежно выдвигает вопрос о природе и расположении промежуточного между ними тропического (в широком понимании) пояса.

В отличие от М. Д. Залесского, считавшего (быть может, не без влияния взглядов Потонье) палеозойское угленакопление вообще связанным с условиями «пояса тропических дождей», А. Н. Криштофович и другие видят отражение тропических условий соответствующего времени в развитии флор «вестфальского» или (что, пожалуй, правильнее) «евро-американского» типа. Ряд особенностей растений европейско-североамериканской области карбонового угленакопления, в частности — отсутствие явственных годовичных колец в древесине их, очевидное богатство растительного покрова вообще, иногда и особенности систематического состава флоры, истолковываются как показатели развития растительности в условиях влажного тропического климата. Не принимается как аргумент против этого и образование обширных лесных массивов весьма немногочисленными видами деревьев, хотя в других случаях это и рассматривается (теми же авторами!) как доказательство развития лесов в нетропических условиях².

¹ Заметим, что если фактические данные о строении пермских растений Ангарского материка, заключающиеся в работах М. Д. Залесского, имеют огромное палеоклиматологическое значение, то некоторые высказывания о зонах соответствующих времен, сделанные им самим, не выдерживают критики. Так, Залесский считал, что пермское углеобразование на севере Евразии было приурочено к экваториальной зоне («зоне тропических дождей») своего времени, но что эта зона, как и поверхность земного шара в целом, испытала при переходе от карбона к перми значительное охлаждение. Возможность последнего вообще нельзя исключать. Но допущение его не объясняет тех фактов, которые констатируются при изучении пермских флор Ангариды. Основной чертой термики экваториального климата является не тот или иной средний уровень температуры, а равномерность температур, отсутствие ощутимых термических различий между временами года. Данные же, указывающие на умеренность климата пермской Ангариды, свидетельствуют о сезонной неравномерности термических условий (листопадность кордаитов; чередование ускоренного и замедленного формирования древесины, находящее выражение в образовании годовичных колец), а не о понижении среднего уровня температур равномерного экваториального климата. Они указывают на господство умеренного климата внетропического типа, существование которого в экваториальных широтах невозможно ни при каком общеземном понижении уровня температур.

² Нам кажется, что однородность состава лесов того или иного типа, существовавших в палеозое, ничего не доказывает в смысле выявления их зональной природы. Нельзя переносить на столь далекое прошлое наши сегодняшние представления о структуре состава тропических лесов (неотделимой от многообразия форм их лесообразователей — покрытосеменных растений) или о простой структуре древостоев определенных лесов умеренного пояса. Палеозойские леса были образованы совершенно иными растениями, и сообщества, в которые группировались эти растения, были совершенно иными, чем современные растительные сообщества.

Очевидно, леса того типа, который был характерен для европейских районов интенсивного угленакопления в вестфальский и стефанский века, произрастали в условиях достаточно теплого (но отнюдь не обязательно жаркого!) и достаточно равномерного (в отношении годичного хода температур) климата. Температуры не падали, видимо, ниже предела, переход которого парализует активную жизнедеятельность растений. Климат был, очевидно, значительно и равномерно влажным. Сказать о климате вестфальского и стефанского времени нечто большее и утверждать, что он был более подобен, скажем, современному экваториальному климату влажных районов Индонезии, чем современному же климату южночилийского побережья или Юго-Западной Ирландии, мы на основании имеющихся палеоботанических данных не можем.

Следует отметить, что на крайнем юго-востоке Азии в верхнекаменноугольных отложениях обнаружены остатки флоры, близкой к западноевропейским флорам того же возраста¹. Это указывает, что резкой грани между растительностью «евро-американского» типа и растительностью экваториального пояса в то время, по-видимому, не существовало. В этой связи, нельзя не обратить внимания на возможность некоторой аналогии в распределении растительности собственно тропического и тепло-умеренного типа в конце карбона и в палеогене. Но как в том, так и в другом случае, речь идет лишь об определенной степени сходства флор, а не о единстве их типа.

Более или менее целостная область распространения позднекарбоновых флор евро-американского типа (расчлененная ныне водным пространством Атлантического океана) располагалась так, что говорить о «кольце», опоясывавшем земной шар, нельзя. А это должно было бы быть, если бы растительность евро-американского типа занимала в растительном покрове своего времени то положение, которое присуще растительности экваториального пояса. Региональная же ограниченность сферы ее распространения говорит скорее о зависимости ее развития не только от зональных, но и от каких-то дополнявших их региональных условий. Приуроченность определенных типов растительности к некоторым фаціальным условиям, специфичным для геосинклинальных областей, сомнений не вызывает.

Теоретически, наиболее важен спорный вопрос — представляют ли «теплолюбивые» карбоновые флоры европейского и североамериканского типа свидетельство глубокого различия условий соответствующего времени от современных условий тех же широт северного полушария, или они указывают на иное положение экватора в карбоне, а тем самым — на совершенно отличное от современного распределения всех природных явлений, подчиненных закону зональности.

Более веские основания для решения этого вопроса дает, по-видимому, изучение закономерностей угленакопления на поверхности земного шара. Первой из них следует считать географическое распределение узлов угленакопления в различные эпохи и расположение поясов угленакопления, как выразителей основных закономерностей этого распределения. Работы геологов — угольщиков, особенно П. И. Степанова, дающие в этом отношении важнейшие руководящие указания, еще должным образом не оценены ни палеоботаниками, ни биогеографами; и выводы их еще не подверглись необходимой палеобиогеографической интерпретации.

Изучение поясов угленакопления различных времен в широком географическом плане показывает, прежде всего, что, несмотря на значительные различия в расположении конкретных узлов угленакопления в разные эпохи истории Земли, расположение поясов угленакопления

¹ Угленакопление позднего карбона на крайнем юго-востоке Азии значительно уступало по масштабам европейскому.

в целом достаточно устойчиво. При этом, широтное расположение основных узлов угленакопления трех главнейших периодов углеобразования (карбон-пермского, юрского и третичного) в основном повторяет друг друга. В соответствии с этим, если только угленакопление вообще представляет процесс, подчиненный зональным условиям (что вероятно), напрашивается вывод, что закономерности зонального распределения климатов и растительности земного шара в позднем палеозое, в юре и в третичном периоде были в общих чертах подобны.

Вторая существенная географическая закономерность, выявляемая изучением распределения узлов угленакопления, — что «простираение» основных поясов угленакопления, в общем, согласно с современным направлением параллелей, ширина же этих поясов значительна.

Третья географическая закономерность — существование на поверхности земного шара двух зон интенсивного угленакопления (далеко не равноценных по масштабам угленакопления), приуроченных в основном к внетропическим областям обоих полушарий, разделенных широким поясом суши, в пределах которого угленакопление имеет место в гораздо меньших размерах.

Из выводов П. И. Степанова, относящихся к развитию процессов угленакопления во времени, важнейшим для нас является тот, что угленакопление как биогеохимический процесс представляет процесс не затухающий по мере приближения из глубины веков к нашему времени. В свете этого положения следует считать особенно важными проводимые некоторыми исследователями (В. Готан и др.) параллели между расположением основных поясов угленакопления прошедших периодов и положением современной зоны интенсивного торфообразования. Образование торфяников, хотя и не исключается условиями экваториального климата, не характерно в наше время для областей, расположенных в сфере его господства. Оно специфично, в основном, для широтного пояса с климатом и растительностью умеренного типа и протекает наиболее интенсивно там, где относительная умеренность тепла сочетается со значительной и устойчивой влажностью и с умеренными различиями между условиями теплого и холодного времени года. Области с мягкой зимой и прохладным влажным летом оказываются наиболее благоприятными для интенсивного торфообразования. Наличие же некоторого холодного сезона вообще, по-видимому, не только не препятствует торфообразованию, но даже благоприятно для него, обуславливая сезонное охлаждение грунтовых вод, а на некоторой глубине от земной поверхности приводя к устойчивому снижению средних температур, тормозящему разложению погребенных растительных остатков.

Наряду с этим, слабое развитие процессов торфообразования в низкоширотных областях легко объясняется основными особенностями их климата и связанных с ними биогеохимических явлений. Именно, условия устойчиво жаркого климата, весьма благоприятные (при наличии достаточной влажности) для быстрого образования живого вещества, в меньшей степени благоприятны для разложения мертвого органического вещества как на поверхности почвы, так и в неглубоких водоемах. В связи с этим в экваториальных условиях, которые способствуют интенсивнейшему образованию растительных тканей, могут лишь в исключительных случаях происходить массовое накопление растительных остатков и их оторфовывание — необходимые предпосылки для углеобразования. Оптимум для развития растительной жизни и оптимум для консервации продуктов жизнедеятельности растений — явления, подчиняющиеся разным движущим силам, а потому — вовсе не обязательно приуроченные к одним и тем же географическим условиям.

Приведенные данные предостерегают нас от трактовки условий угленакопления прошедших эпох как условий преимущественно (или пол-

ностью) тропических и заставляют рассматривать самый факт бедности проявлений угленакопления в современном экваториальном поясе как нечто не только не противоречащее его природе, но, напротив, закономерно вытекающее из обусловленных экваториальным типом климата особенностей биогеохимических процессов.

Наряду с этим большая интенсивность третичного угленакопления подсказывает мысль, что при изучении климатических и растительных условий угольных бассейнов прошлого нам выгоднее обращаться не непосредственно к воссозданию условий существования растительности, дававшей материал для палеозойского углеобразования, но прежде всего выяснить условия, в которых осуществлялось углеобразование более близкого к нашему времени.

Основным преимуществом этого пути является то, что третичные флоры, поставившие материал для углеобразования, состояли из растений настолько близких к современным, что об условиях их произрастания можно говорить с относительной уверенностью. Из флор районов угленакопления третичного периода лишь меньшинство обладало чертами почти тропического типа (в основном — палеогеновые флоры европейского типа). Флоры запада Северной Америки — области наиболее мощного третичного угленакопления — имели либо ясно выраженный «тепло-умеренный» характер, либо, при наличии в их составе близких к современным тропическим форм, содержали также и виды, неоспоримо свидетельствующие о развитии растительности не в условиях устойчиво жаркого климата (листопадные деревья мезофильного типа). В Азии умеренный климат способствовал повсеместному распространению третичной «угольной» флоры. Наконец, условия, благоприятные для интенсивного угленакопления, имели место в палеогене и на крайнем севере (Шпицберген), вывод об умеренном характере климата в соответствующее время является общепризнанным.

В противовес этому, страны собственно тропические, пользовавшиеся, очевидно, и в течение всего третичного периода устойчиво жарким климатом, представляют своего рода «пустыню» в смысле бедности их третичными углями. Мы не имеем оснований для сомнений в том, что в течение всего третичного периода значительные пространства в низкоширотных областях были заняты растительностью типа влажных тропических лесов нашего времени. Но, очевидно, условия влажного и устойчиво жаркого климата были и тогда более благоприятны для быстрого разложения растительных остатков, чем для их накопления и превращения, с течением времени, в пласты каменного угля.

Исходя из того, что можно считать установленным в отношении условий третичного углеобразования, и что представляется весьма вероятным применительно к условиям пермского углеобразования на Ангарской суше, нам кажется, что пора решительно отказаться от не опирающейся на прямые доказательства параллелизации условий позднекаменноугольных и пермских угольных бассейнов Европы и Северной Америки с условиями экваториального пояса. Вместе с тем, было бы неправильно распространять на эти бассейны конкретные представления о современных умеренных климатах, равно как и особенно сближать их условия с условиями более выраженных континентальных областей позднего палеозоя (Ангарида).

По-видимому, углеобразование на территории теперешней Европы и востока теперешней Северной Америки протекало в карбоне и перми в условиях в общем мягкого, влажного, с умеренными термическими различиями между сезонами, климата, допускавшего круглогодичную активную жизнедеятельность относительно теплолюбивых и, вероятно, очень влаголюбивых растений. Судить об этом климате на основе сравнений с современными климатами стран северного полушария очень трудно.

Приходится считаться и с изменениями общего баланса тепла на земной поверхности, и с тем, что соотношения между водой и сушей в позднем палеозое были слишком существенно отличны от современных. Во всяком случае, углеобразование в паралических бассейнах евро-американского типа протекало на суше сильно расчлененной и подверженной устойчивому влиянию со стороны обширных, океанического типа водных поверхностей. Условия этих бассейнов были одинаково благоприятны и для интенсивного нарастания массы растительного вещества на относительно ограниченных, низменных, близких к побережьям пространствах, к которым было приурочено в основном развитие богатой растительности, и для сохранения растительных остатков в полуразложившемся состоянии, что исключает предположение, что мы имеем дело с проявлениями процессов, протекавших в условиях устойчиво жаркого, экваториального климата.

Более вероятно, что различия в условиях, существовавшие в позднем палеозое между различными областями северного полушария, представляли различия не строго зонального типа. Это — в большей степени различия между областями преобладания океанических и континентальных черт климата в рамках одной — умеренной по своему широтному положению — зоны. Что же касается до условий растительной жизни экваториального пояса соответствующих времен, то они, по-видимому, не отображаются условиями областей интенсивного угленакпления. Очевидно, и применительно к позднему палеозою более правилен будет вывод, что условия экваториального пояса отражаются бедностью собственно экваториальных пространств проявлениями угленакпления.

Но, если это так, то неизбежен и другой вывод, — что и в то отдаленное время жизнь на Земле, подчиняясь в распределении конкретных своих проявлений по ее поверхности закону зональности, развивалась при расположении полюсов и экватора в общем совпадающем с современным. Иными словами, вывод о неприложимости основных палеогеографических построений Кёппена и Вегенера как средства восстановления картины природных зон прошлого должен быть распространен и на пермский и каменноугольный периоды.

Л. С. ГЛИКМАН

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ГРУПП МЕЛОВЫХ ЭЛАСМОБРАНХИЙ

От древних мезозойских и третичных эласмобранхий сохраняются, как правило, лишь отдельные зубы, реже тела позвонков и ихтиодорулиты. Остатки скелетов попадают весьма редко, однако в палеозое они встречаются значительно чаще. Ньюберри (Newberry, 1889) указывал, что скелеты палеозойских эласмобранхий обывествляются лучше, чем мезозойских и кайнозойских. Это, а также ряд других показателей, например наличие орбитальных костных (?) пластинок у *Cladodolache*, возможно, говорят о вторичном отсутствии у эласмобранхий костной ткани. Однако Вудворд (Woodward, 1940) отмечает, что у некоторых видов Xipacanthidae на крыше черепа были покровные кости. С другой стороны, действительно ли так важен костный скелет в водной среде? Так или иначе, но акулы развивают в морях наибольшую скорость в сравнении с другими организмами. На это указывает А. Маньян (Manjan, 1929—1930); по его данным средняя скорость голубой акулы равна 36 км в час. Мы знаем также, что хищные акулы, начиная с палеозоя, нападают на любых обитателей моря, и в настоящее время господствуют в морях, что никак не вяжется с утверждением, что эта группа сохранилась только благодаря ценогенезам. Как ни одна другая группа, акулы являются прямым доказательством выдвинутой Северцевым теории ароморфозов. Основная часть современных акул появилась лишь в кайнозое и ныне развивается в море столь же успешно, как плацентарные млекопитающие на суше. Нервная система, органы передвижения и размножения, наконец, зубной аппарат этих акул развиты необычайно прогрессивно. В отношении этих систем органов среди акул наблюдаются резкие отличия, которые наряду с несомненной прогрессивностью группы в целом указывают на бурное развитие акул. Из сказанного следует, что нерационально искать и якобы находить почти все роды и семейства ныне живущих акул в меловом и даже юрском периодах и приписывать отдельным видам существование в течение целых эпох.

В настоящее время автор имеет около 200 000 отдельных зубов акул главным образом меловых и третичных. Из них более половины собрано в различных пунктах Русской платформы и примерно столько же из Средней Азии.

Как известно, зубы у позвоночных являются одним из важнейших органов пищеварительной системы. Очень часто эволюция организмов зависит от эволюции зубного аппарата. Безусловно, в характере озубления и, в частности, в строении отдельного зуба заключены признаки различного таксономического значения.

На основе изучения современных и древних акул автор пришел к выводу, что большое систематическое значение имеют величины основных пропорций зубов. Они определяют форму зуба, точно отражая такие показатели зуба, как ширину его коронки, ее толщину и высоту, а также массивность корня. Эти величины определяют прочность зуба, расшифровывают его функциональное значение, дают возможность приблизительно реконструировать взаимное положение зубов в челюстях. Многие детали морфологии зуба (исчерченность коронки, добавочные зубчики и т. п.), имеют второстепенное значение по сравнению с его общей формой. Основные пропорции зубов — признак рода, иногда семейства. Изменение основных пропорций ведет в одних случаях к адаптивному, в других к инадаптивному развитию группы.

Если взять эволюцию зубного аппарата акул в целом, то легко заметить, что в какие бы стороны ни шло филогенетическое развитие акул, в каждой более или менее крупной группе их наблюдается строгая закономерность в выработке определенных конструкций зубов, принадлежащих к четырем основным типам. Именно: 1) ударный конус — «клык», 2) шило, 3) плоский дробящий зуб, 4) режущая пластинка — нож. Наиболее простой и примитивной формой зуба, от которой возможно произвести все другие типы зубов, является ударно-хватательный конус — первичное образование у кладодонтид, стегоцефалов, рептилий, а также многих других групп позвоночных животных, включая некоторых млекопитающих. Ударно-хватательный конус, будучи исходным типом общей конфигурации любого зуба, обладает в то же время наибольшими возможностями и наибольшей лабильностью. Уже при беглом знакомстве с зубами различных ктенакантов нетрудно заметить, что общая форма коронок зубов различается у них весьма значительно. Здесь можно встретить зубы, имеющие тонкие шиловидные коронки, и режущие пластинки типа зубов *Pristicladodus*. Так называемый «кладодусный» тип зубов, т. е. тип с зубами конусовидной формы у этой группы преобладает. Из палеозоя нам известны зубы другой крупной группы акул — плевранкантов. Некоторые ее представители (*Xenacanthus*) имеют также конусовидные коронки зубов, другие шиловидные, наконец, здесь же мы встречаем зубы с ножевидными коронками (*Orthacanthus*). В позднем палеозое и в мезозое широким распространением пользуется группа гиботонтид, среди которой встречаются роды с конусовидными коронками (большинство видов *Hybodus*), с плоскими дробящими зубами (*Acrodus*), с шиловидными зубами (*Synechodus*, некоторые виды *Hybodus*) и ножевидными (отдельные виды *Hybodus*). Меловые и современные ламниды имеют зубы с конусовидными (*Odontaspis*), шиловидными (*Scapanorhynchus*) и режущими (*Lamna*, *Carcharodon* и др.) коронками.

Четыре основных типа зуба отвечают четырем основным типам питания. Клыкообразный конус хватает, пробивает и рвет. При одностороннем развитии функции захвата он превращается в колющий зуб. В случае, когда односторонне развивается функция удара или разрывания, зуб становится дробящим или соответственно режущим. Развитие каждой из перечисленных функций ведет к резкой перестройке организма, приводя к появлению новых, часто крупных, групп организмов.

По сравнению с функцией захвата и удержания (функцией колющего зуба) функция резанья является более прогрессивной. Режущие зубы позволяют отрезать куски мяса от жертвы, в то время как шиловидные зубы обеспечивают лишь задержание добычи, которая затем проглатывается целиком. Таким образом, у акул с режущими зубами повышается обмен веществ. Акулы с режущими зубами могут нападать на самых крупных обитателей моря, что ставит этих акул в исключительно благоприятные условия. Ножезубые акулы являются прогрес-

сивным типом по сравнению с шилозубыми, а также без сомнения, дробящежубыми, которые, как известно, прежде всего теряют активность движений, что отрицательно отражается, например, на развитии нервной системы, органов кровообращения и дыхания. Однако ножевидность сама по себе не является еще признаком прогресса. Ножевидную коронку можно производить не только от конусовидного зуба, но и от шиловидного. Массивный толстый конус не может образоваться на слабо развитом фундаменте, т. е. клыкообразный зуб развивается только на базе толстого массивного корня. Что касается шила, то оно, наоборот, закреплено на слабо развитом корне, так как в процессе естественного отбора у организма всегда устраняются неоправданно массивные образования. Вполне понятно, что нож, закрепленный на мощном фундаменте, будет значительно прочнее ножа, имеющего слабо развитый корень. Мало того, развитие ножевидности ограничено шириной корня, а у шиловидных зубов корень крайне узок. Развитие ножевидных коронок на базе конусовидного зуба, имеющего, как правило, достаточно широкий корень, приводит, таким образом, к появлению более прогрессивных форм. Однако сочетание ножевидности коронки и массивности корня является только показателем приспособленности зубов данной формы к выполнению функции резанья. В противоположность этому, ножевидность коронки, связанная со слабо развитым тонким основанием, указывает на инадаптивный характер строения зуба.

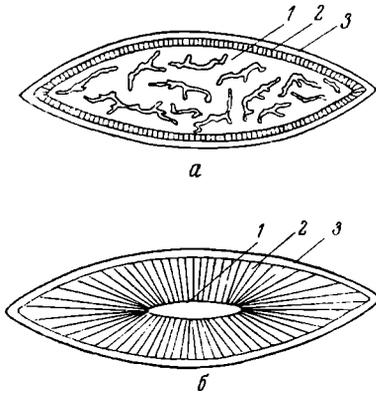


Рис. 1 а—схематическое строение остеодентинового зуба (поперечный разрез):

1—остеодентин; 2—ортодентин; 3—эмаль; б—схематическое строение ортодентинового зуба (поперечный разрез):

1—пульпа; 2—ортодентин; 3—эмаль

Надо полагать, что этот род, несомненно, близок к ламнидам. Основным показателем близости рода *Orthacodus* к ламнидам является однотипное микростроение их зубов. *Orthacodus* сближают также с кладодонтидами (Woodward, 1889; Хабаков, 1935). Общий характер микроскопического строения зубов *Cladodus* (*Ctenacanthus*), *Orthacodus*, *Lamna*, *Isurus*, *Odontaspis*, *Carcharodon*, *Anacorax* и *Scapanorhynchus* подтверждает это предположение. Общность эта заключается в том, что основная часть зуба у представителей перечисленных родов выполнена остеодентином, в то время как у плевракантодий, нотиданид, сквалид, кархаринид, скатов, у семейств Squatinidae, Pristiophoridae, Orectolobidae, Scylliorhinidae основная часть зуба сложена более компактным, по-видимому, более вязким (волокнистым) и, следовательно, более прочным ортодентином. Внешне ортодентин весьма напоминает дентин высших позвоночных. Отдельные волокна ортодентина расположены в правильном порядке (в общем параллельно друг другу). Такая структура, вероятно, более благоприятна для образования в ней пульпы, чем структура остеодентина (рис. 1).

Из района с. Мячково (Московская область) автор имеет несколько зубов *Cladodus* (*Ctenacanthus*), переданных ему Д. В. Обручевым. Зубы

эти характеризуются тем, что при конусовидной коронке и недостаточно сильно развитом корне они обладают деталями строения корня, а также частично коронки, имеющими большое эволюционное значение.

При взгляде на зуб сверху легко обнаружить на корне два небольших бугорка, стоящих обособленно от добавочных зубцов и смещенных от линии, на которой размещаются основания главного и добавочных конусов зуба, ближе к внутреннему краю корня (рис. 2). С нижней стороны корня примерно на том же месте, где находятся с верхней стороны бугорки, расположены аналогичные бугорки (рис. 3). При наложении двух зубов одинакового размера друг на друга легко убедиться, что бугорки нижней стороны верхнего зуба попадают непосредственно в углубления за бугорками верхней стороны нижнего и ограничиваются этими бугорками, подобно тому как это происходит в замке створок пластинчатожаберных. Коронки при этом тесно подходят друг к другу, причем выпуклая наружная сторона коронки верхнего зуба прилегает к вогнутой внутренней стороне коронки нижнего

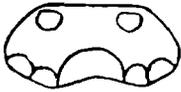


Рис. 2. *Cladodus occidentalis*, вид сверху



Рис. 3. *Cladodus occidentalis*, вид снизу

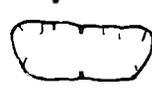


Рис. 4. *Orthacodus longidens*, вид снизу

зуба. Легко представить, что подобное сочленение корней у зубов приводит к созданию прочной конструкции переднезаднего зубного ряда. Можно предполагать, что подобная конструкция могла привести к созданию покровных челюстных костей с акродонтными зубами. Описываемые зубы по всем своим признакам аналогичны зубам одного из видов рода *Cladodus*, описанным Leidy (1873) под названием *C. occidentalis*. Однако Leidy не придает никакого значения признакам, о которых говорилось выше. Признаки эти тем не менее настолько важны с морфологической и функциональной точки зрения, что, по-видимому, характерны для акул одной из основных эволюционных ветвей кладодонтов (для решения этого вопроса автор материалом не располагает). Расположение зубов, наблюдаемое у *Cladodus* и их взаимосочленение, приводит к тому, что отдельный конус у него является функциональным целым с остальными зубами переднезаднего ряда. Таким образом, функции зубов *Cladodus* приближаются к функции дробящих зубов значительно больше, чем у акул с редко расположенными конусовидными коронками зубов. Это, во-первых, ведет к эволюции конусовидного зуба в сторону развития дробящего; во-вторых, затрудняет создание арочной конструкции корня.

Сравнивая между собой зубы *Cladodus occidentalis*, *Paraorthacodus recurvus* и *Orthacodus longidens*, мы убеждаемся в том, что у первых двух видов благодаря прочнейшему сочленению отдельных зубов друг с другом, во-первых, не может быть выработана арочная конструкция корня ввиду того, что каждый отдельный зуб тесно связан со следующим задним зубом переднезаднего ряда; во-вторых, благодаря такой связи отдельные зубы не могут перемещаться в бок от центральной оси переднезаднего ряда. У рода *Orthacodus* благодаря отсутствию сочленения зубов эволюция в сторону образования арочной конструкции корня возможна, что подтверждается зубами ламнид.

Однако не успела еще образоваться арочная конструкция у ламнид, как происходит охват корней одного зуба корнями другого, что стоит в связи с упрочнением всего переднезаднего ряда. Благодаря этому мозаичное расположение зубов у ламнид не наблюдается.

У рода *Orthacodus* зубы имеют такое строение, что ни о каком налегании их друг на друга говорить не приходится. Корни зубов у *Orthacodus* не имеют никаких пазов и выпуклостей (рис. 4), а коронки с внутренней стороны имеют не вогнутую форму, а выпуклую. Расположить зубы здесь возможно только рядом друг с другом, а не друг на друге. Близкий к роду *Orthacodus*, с одной стороны, и к *Odontaspis* — с другой, род *Paraorthacodus* Glüс. (тип *Synechodus recurvus*) обладает небольшими выемками с внутренней нижней стороны корня, верхняя сторона корня выпуклая. Выемки нижней стороны пересечены глубокими бороздами. Такие же борозды имеются на наружной верхней стороне корня. Часть борозд заканчивается отверстиями для сосудов (рис. 5, 6). Надо полагать, что основная роль борозд сводилась к прочнейшему сочленению верхнего зуба с нижним: выступы верхнего зуба заходили в пазы нижнего, и наоборот. При движениях челюстей в бок, в момент отрывания кусков мяса, такой тип сочленения зубов был очень выгоден. О том, что зубы у *Paraorthacodus* были рвущими, свидетельствует заострение краев их коронок.

Арочная конструкция корня привела к решительному повороту в эволюции акул; она упрочила зубы и обеспечила возможность более



Рис. 5. *Paraorthacodus recurvus*, вид сверху



Рис. 6. *Paraorthacodus recurvus*, вид снизу

тесного их расположения. Зубы типа *Orthacodus*, мало связанные друг с другом, обладали большими возможностями с точки зрения свободного передвижения (смещения) относительно друг друга по сравнению с зубами типа *Cladodus* и *Paraorthacodus*. Однако прочность зуба *Orthacodus* благодаря его независимому положению, по сравнению с *Cladodus* была значительно меньше. Арочная конструкция корня сделала зуб более прочным и в то же время облегчила создание независимых друг от друга (несочлененных) или весьма подвижно сочлененных зубов. Эту конструкцию корня надо считать одним из многочисленных ароморфозов в эволюции эласмобранхий. Группа ламнид поэтому может рассматриваться особым отрядом, противостоящим акулам типа *Orthacodus* и *Paraorthacodus* с их характерными плоскими корнями зубов. Выше уже отмечалось различие между акулами с четырьмя разными типами зубов, но как ни велико значение разницы в форме и пропорциях лабильной коронки, изменение конструкции значительно более консервативного образования — корня, является более существенным с точки зрения его значимости при оценке размеров группы (в таксономическом смысле). Однако характер сочленения зубов друг с другом и особенно структура зуба являются еще более важными признаками.

Заключение

1. Особенности строения зубов акул оказывают во многих случаях влияние на общий ход эволюции эласмобранхий. Эти особенности заключаются в следующем:

во-первых, насколько морфология зубов той или иной формы отвечает выполняемой зубами функции;

во-вторых, насколько зубы, выполняющие определенную работу, конструктивно приспособлены к ее выполнению. Прочность зубов до-

стигается: а) пропорциональным развитием зубов, б) прочной связью зубов в поперечных или в переднезадних рядах, в) характером микро-структуры;

в-третьих, насколько зубы, приспособленные к осуществлению той или иной функциональной роли, способны к изменениям в других направлениях.

2. Выше мы видели, что из четырех основных типов зубов только зубы конусовидного типа являются прогрессивными, хотя и примитивными, так как они могут дать и дают все другие функциональные типы зубов в отличие от других зубов, которые лишь при исключительных обстоятельствах могут менять свою функцию.

3. Во многих случаях наблюдается непропорциональное развитие зубов в связи с выполнением определенной функции (узкая специализация); то же следует отнести к способам закрепления зубов и микро-структурам. Например, у *Scapanorhynchus* наблюдается непропорциональное развитие колющих зубов: у *Anacorax* — режущих. У многих акул корень отстает в своем развитии от коронок.

Сочленение отдельных зубов друг с другом наблюдается у многих акул, но такое сочленение тормозит, а иногда препятствует развитию зубов. С другой стороны, обособление зубов друг от друга в ряде случаев ведет к потере прочности зубного аппарата (ламниды).

В отношении микроструктуры зубы ламнид характеризуются остео-дентином, который у них заполняет всю коронку. Балочки остеодентина у зубов расположены во многих случаях параллельно краям зуба. Это благоприятствует деформирующему действию силы, прилагаемой к зубу. Ортодентиновые волокна кархаринид расположены перпендикулярно к краям зуба, что является положительной адаптацией конструкции зубов.

4. В восходящем стратиграфическом разрезе, от горизонта к горизонту, в большинстве групп акул наблюдается постепенное увеличение зубов акул одного вида. Подобное увеличение размеров протекает с различной интенсивностью на разных этапах развития и различно у разных видов и родов.

5. Уменьшение числа зубов в челюстях (явление олигомеризации) наблюдается у разных групп и стоит в связи с увеличением общих размеров зубов. Нагрузка на отдельный зуб в этом случае всегда возрастает.

6. Таким образом, увеличение размеров зубов, как частный случай увеличения размеров тела (гигантизм), влечет за собой ряд инадаптаций. Организм развивается в таком случае идиоадаптивно, но до тех пор, пока зачаточные инадаптации не поставят организм в резкое несоответствие с окружающей средой. Выход из этого только ароморфозный (реконструкция органов), в противном случае происходит вымирание, так как идиоадаптация (специализация) возможна только до известного предела. Зубы развиваются уже инадаптивно, когда функция резанья, укола или удара получает резкий перевес над другими функциями.

7. Надо полагать, что одной из причин гигантизма является усиление функции одного органа, что приводит к увеличению его массы. Другие органы, будучи связанными с разрастающимся органом, также увеличиваются. Если темпы развития других органов согласованы с темпами развития органа обостренной функции, эволюция группы носит адаптивный характер, в противном случае — инадаптивный.

8. Малое число зубов в челюсти, непропорционально увеличенные зубы, прочное сочленение зубов друг с другом или отсутствие сочленений, примитивная внутренняя структура и т. п. — все это может рассматриваться во взаимной связи, при учете компенсации недостатков признаками адаптивного значения.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы. Т. 1. СПб., 1911.
- Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. ин-та. АН СССР, т. XX, 1955.
- Зонов Н. Г. и Хабарков А. В. Акулы Подмосквонной юры. Тр. Центр. геолого-разведочн. ин-та, № 34, 1955.
- Bigelow H. and Schroeder W. Fishes of the Western North Atlantic. P. 1. 1948.
- Dean B. Studies on fossil fishes. Mem. Amer. Mus. of Natural Hist., vol. IX, part. V, 1909.
- Leidy I. Contributions to the Extinct vertebrate Fauna of the Western Territories. Report of the US Geol. Surv., vol. I, pt. 1, 1873.
- Magnan A. Les caracteristiques geometriques et physiques des poissons. Ann. Sc. natur. (10) Zool., 12, 13, 1929—1930.
- Newberry I. S. The Paleozoic Fishes of North America. US Geol. Surv., vol. XVI, 1889.
- White E. I. Vertebrate Faunas of the English Eocene, 1931.
- Woodward A. S. Catalogue of fossil fishes. Part. I. British Museum of Natural History, 1889.
- Woodward A. S. The Affinities of the Paleozoic Pleurocanth sharks. Ann. Mag. Nat. Hist. (11), V, 1940.
-

Н. К. БЫКОВА

К ВОПРОСУ О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ФОРАМИНИФЕР В УСЛОВИЯХ ПЕРИОДИЧЕСКИ ИЗМЕНЯЮЩЕЙСЯ СРЕДЫ¹

Материал, изложенный в настоящей статье, является результатом многолетних наблюдений над стратиграфическим распределением фораминифер в палеогеновых отложениях СССР (главным образом Юго-Востока), над их распределением в пространстве, над анализом палеоэкологической обстановки и наблюдений над изменчивостью и развитием форм во времени, так же как и результатом анализа имеющегося фактического материала других исследователей.

Все поднимаемые автором вопросы о закономерности развития фораминифер встали для него очень остро при составлении сводки по булиминидам, а в последнее время — соответствующей главы в «Основах палеонтологии».

В процессе этой работы автор остановился перед фактом невозможности построения филогенетической схемы развития на прежних теоретических основах в силу целого ряда фактов, противоречащих существующим взглядам. Он, например, прослеживает, как возникают в эоценовых отложениях ребристые *Uvigerina*, как зарождается и развивается тонкоробристая группа форм и как под влиянием изменяющихся условий эта группа, по-видимому, вымирает, дав начало гладким раковинам, а между тем в среднем миоцене появляется тонкоробристый вид — *U. rugosa*, чрезвычайно близкий к эоценовой форме, но, очевидно, непосредственно генетически с ней не связанный. В позднем эоцене вымирает удлинённая *Bolivina* со своеобразной скульптурой, дав начало другим формам, а наряду с этим из плиоцена Албании известны очень сходные формы, которые в плиоцене же проходят цикл своего развития.

Мы видим быструю изменчивость видов и переход от одного рода в другой, а вместе с тем у нас создается впечатление, что очень многие роды существуют с палеозоя до настоящего времени, хотя имеются значительные интервалы во времени, когда эти роды неизвестны. А вот другая группа фактов. Мы строим филогенетические схемы данной генетической группы или семейства на основании анализа последовательного изменения признаков и данных онтогенеза и вдруг оказывается, что род, который был известен только с конца третичного времени, где его появление обусловлено всем последовательным ходом развития, оказывается найденным в значительно более древних отложениях, где его появление совершенно необъяснимо с точки зрения традиционного подхода к эволюционной теории.

¹ Редакционная коллегия ВПО считает необходимым отметить спорность и недостаточную обоснованность некоторых положений доклада Н. К. Быковой, текст которого публикуется в порядке обсуждения.

Так обстоит по существу дело с родами *Siphogenerina*, *Globigerinoides* и многими другими. Таких фактов становится слишком много, чтобы можно было проходить мимо, не замечая их и не стараясь найти им объяснение.

После того как автором была написана работа на данную тему, оказалось, что наблюдения того же порядка преимущественно над планктонными фораминиферами мелового возраста были сделаны французским исследователем Ж. Сигалем — автором главы о фораминиферах в курсе палеонтологии Пивто. Статья Сигалья, напечатанная в Трудях Конгресса за 1952 г., является предварительной. Там излагаются в основном стратиграфические данные, наряду со сведениями об изменчивости видов и филогенетическом развитии. Выводы, к которым приходит автор, не сформулированы отчетливо. Однако для автора данной статьи важно то обстоятельство, что Сигаль пришел к заключению о многократности возникновения родов или по крайней мере одного рода — *Globigerinoides*. Поэтому выступление на эту же тему автору данной статьи представляется своевременным, особенно в связи с тем, что наблюдаемые явления нашли диалектическое объяснение в условиях периодически развивающейся среды. Во всяком случае автор надеется, что его сообщение заострит внимание исследователей на поднятых здесь вопросах, что скорее приведет к установлению истины.

Следует сделать еще одну оговорку — в настоящей статье употребляются до известной степени опороченные термины — «тенденция», «направленность», но автор не смог найти более удачных выражений; во всяком случае в эти термины он вкладывает другой смысл, чем сторонники ортогенеза.

На основании многолетних работ по изучению фораминифер палеогеновых отложений юго-восточных районов СССР автором было обращено внимание на то, что в стратиграфическом распределении фораминифер улавливается известная периодичность в смене комплексов. Эта периодичность проявляется в двух основных и противоположных по своему характеру направлениях в изменении комплексов фораминифер. Первое направление выражается в увеличении числа форм, обладающих песчанистыми раковинами. Особенно характерно появление и развитие раковин с известковистым цементом и кварцевыми зернами, принадлежащих к тем видам, которые обычно относятся к группе примитивных песчанистых форм. Параллельно с этим в группе известковистых форм наблюдаются изменения в сторону уменьшения их количественного и видового разнообразия, в сторону развития тонкостенных стекловатых раковин, характеризующихся отсутствием или слабым проявлением поверхностной орнаментации.

Второе, противоположное, направление проявляется в исчезновении группы песчанистых раковин с известковистым цементом и увеличении количества и видового разнообразия известковистых форм с преобладанием крупных толстостенных раковин с хорошо развитой скульптурой.

В результате чередования то одного, то другого направления наблюдается периодическое возвращение комплексов, сближающихся общими морфологическими чертами основных групп фораминифер, возвращение родственных групп — генетически близких и сходных родов, и нередко сходных или тех же видов. Смена одного направления другим осуществляется либо с известной последовательностью, проявляясь в постепенном изменении комплексов, либо с относительной внезапностью. Изменение как в ту, так и в другую сторону сказывается на комплексах различного батиметрического уровня и проявляется даже тогда, когда солонность бассейна обнаруживает заметное отклонение от нормально морских условий (как, например, в среднеазиатских бассейнах). Оче-

видно, в силу вышеизложенного, несмотря на все разнообразие фациальных условий бассейна в каждый данный отрезок времени, обуславливающих различие комплексов в разных, нередко даже близко расположенных районах, для значительной части территории южных и юго-восточных областей Союза (Северного Кавказа, Прикаспийской низменности, Западной Туркмении, отчасти Юго-Востока Средней Азии), а также для районов Северных Карпат, можно выделить периоды, характеризующиеся преобладанием то одного, то другого направления в развитии комплексов. Для разных районов сила и отчетливость проявления этих направлений различны.

На основании данных по распределению фораминифер в современных морях и применения метода актуализма, анализа пространственного распространения комплексов того и другого типа в разные моменты палеогеновой эпохи и распространения отдельных видов, автор пришел к заключению, что в основе отмеченной периодичности лежит смена экологических условий, обусловленная прежде всего изменением температурного режима бассейна. При этом под температурным изменением здесь подразумевается вся сумма физико-химических изменений, которые вызываются изменением температуры.

Развитие комплексов в первом направлении связано с понижением температур и для отдельных периодов во всяком случае с холодноводными трансгрессиями; развитие комплексов во втором направлении обусловлено повышением температуры бассейна, по-видимому, за счет распространения тепловодных трансгрессий, течений. В пользу такой трактовки говорит, прежде всего, географическое распространение отложений, охарактеризованных холодноводными и тепловодными комплексами. Так, в районах Кавказа, Эмбы, Ю. Туркмении отложения палеогена характеризуются смешанными комплексами, в которых, однако, в целом преобладают известковистые скульптурированные, теплолюбивые формы, а к северу и северо-востоку, в районах Западно-Сибирской низменности и на Урале, развиты отложения со спорадическим распределением комплексов, нередко состоящих преимущественно из песчанистых фораминифер; смешанные комплексы и комплексы с преобладанием известковых раковин носят бореальный характер.

В нижнем палеогене Карпат все комплексы носят также более холодноводный характер. Принятая трактовка находит подтверждение в том, что в отрезки времени проявления первого направления в комплексе появляются виды и роды общие с фауной северных провинций, при втором — общие с фаунами южных районов.

Таким образом, в качестве периодов относительного понижения температурных условий можно выделить палеоценовое и в целом датско-палеоценовое время, затем начало позднего эоцена и ранний олигоцен. В качестве наиболее высокотемпературных отрезков времени считают средний эоцен (преимущественно начало) и конец позднего эоцена (табл. 1).

Сходные выводы были получены Н. Н. Субботиной на основании анализа стратиграфической смены планктонных фораминифер. Кроме того, для палеоцена и раннего олигоцена намеченные относительные температурные условия нашли подтверждение в данных И. А. Коробкова по пеллециподам и А. Н. Гладковой по пыльце и спорам. Относительно среднего эоцена сходятся, кажется, все данные.

Косвенные пока указания дают результаты литологических исследований и распространение других групп организмов.

В настоящее время эта периодичность изменений экологических условий находит объяснение в данных астрогеологии и гелиогеофизики. Из хроники конференции по этим проблемам, состоявшейся в январе 1955 г., видно, что ученые все более и более склоняются к заключению о том, что периодические изменения, которые происходят на поверхности Земли

Стратиграфическая схема палеогена Южно-Эмбенского района и температурные изменения бассейна этого времени

Геологический возраст		Северный Кавказ		Южно-Эмбинский район	Относительные температурные условия
		Горизонты	Микрофаунистические зоны	Стратиграфические зоны (с фораминиферами)	
Нижний олигоцен		Хадумский		И	Понижение
Верхний эоцен	верхняя часть	Белоглинский	Зона <i>Bolivina</i>	З	Относительно высокотемпературные
			Зона <i>Globigerinoides conglobatus</i>	Ж	Повышение
	нижняя часть	Кумский (свита с <i>Lyrolepis caucasica</i>)	Зона тонкостенных пелагических фораминифер	Е	Относительно низкотемпературные
		Хадыженский	Подзона с <i>Acarinina rotundimarginata</i>	Д	
Средний эоцен		Калужский	Подзона с <i>Acarinina crassaformis</i>	Г ₂ Г ₁	Понижение
Нижний эоцен		Кутаисский	Зона конических глобороталий Зона с <i>Globorotalia subbotinae</i> ? (или <i>Globorotalia marginodentata</i>)	В Б	Высокотемпературные Повышение
Палеоцен		Горизонт Горячего Ключа	Слои с <i>Globig. subsphaerica</i>	А	Понижение
		Эльбурганский	Слои с <i>Globig. angulata</i>		
Датский				?	
В. маастрихт					
Н. маастрихт					Высокотемпературные

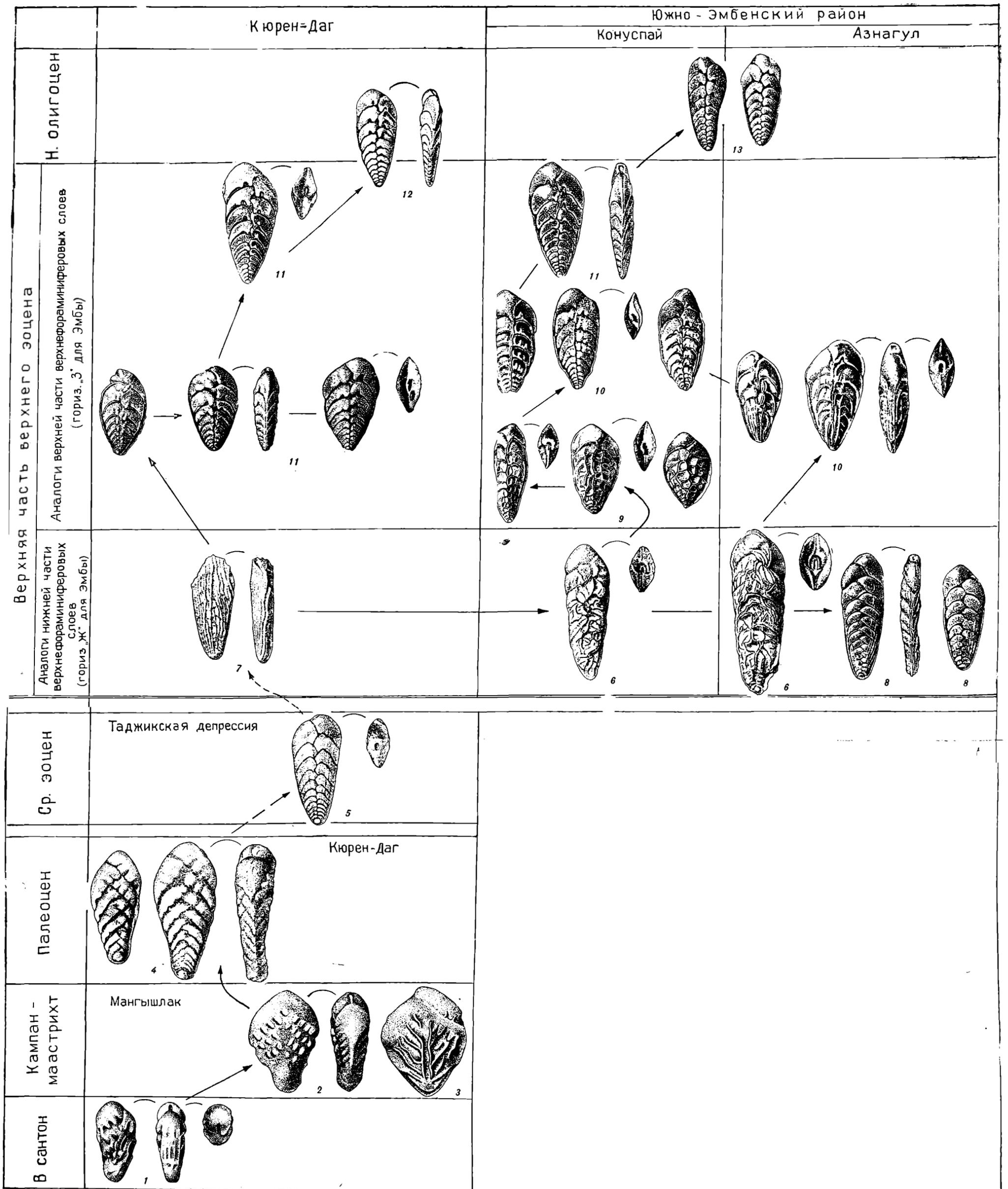


Рис. 1. Схема филогенетического развития группы *Bolivinoidea delicatulus* — *Bolovina mississippiensis*

- 1—*Bolivinoidea strigillatus* (Чармам)
- 2—*Bolivinoidea decoratus* var. *decorata* (Jones)
- 3—*Bolivinoidea draco* (Marsson)
- 4—*Bolivinoidea delicatulus* Cushman, var.
- 5—*Bolovina pseudonobilis* N. Bykova
- 6—*Bolovina longa* var. *longa* Balakhin
- 7—*Bolovina* Balakhin, var. 1
- 8—*Bolovina longa* Balakhin, var. 2
- 9—*Bolovina reticulaciformis* Chal
- 10—*Bolovina simplex* var. *simplex* Balakhin
- 11—*Bolovina simplex* Balakhin, var. 1
- 12—*Bolovina mississippiensis* Cushman, ssubsp. 1
- 13—*Bolovina mississippiensis* Cushman, ssubsp.

(в ее атмосфере и водной оболочке), определяются периодическими изменениями солнечной радиации.

В своем докладе М. С. Эйгенсон подчеркивает, что весьма существенным достижением гелиогеофизики является обнаружение аперiodичности и многоритмичности солнечной деятельности. Эйгенсон указывает, что солнечная радиация и ее колебательный режим имеют общепланетарное значение и изменения на солнце обуславливают также и тектонические движения.

Г. Н. Каттерфельд подчеркивает, что палеоклиматические перемены приходятся на определенные фазы солнечной активности.

После того как палеоэкологическая основа была намечена для Южно-Эмбенского и для некоторых более восточных районов, автору удалось проследить филогенетическое развитие нескольких групп фораминифер из числа спирально-винтовых форм. Для некоторых групп это сделано на широкой площади и прослежена непрерывность их развития в течение относительно длительных отрезков времени. Полное монографическое описание было сделано только для группы *Bolivina*. Ее изучение было основано на анализе материала из разрезов Южно-Эмбенского района, Кюрен-Дага и, отчасти, Кызылкумов (данные В. Т. Балахматовой).

На основании наблюдения над изменением признаков автор предполагает, что рассматриваемая группа *Bolovina* (рис. 1) берет начало от последнего представителя меловых *Bolivinoides*.

Первой обнаруженной в палеогене *Bolovina* этой группы является *B. pseudonobilis*, присутствующая в среднем эоцене Таджикской депрессии. Значительного развития непосредственные потомки этого вида достигают в аналогах верхнефораминиферовых слоев. Было установлено, что удлиненные раковины со слабой, неправильно сетчатой или радиальной скульптурой *B. longa* Valakhm. с варьетами (фиг. 6—8) горизонта «Ж» верхнего эоцена Южно-Эмбенского района выше, в горизонте «З», сменяются генетически связанными с ними широкими, ромбоидальными формами с сетчатой скульптурой (*B. reticulataformis* Chal., фиг. 9), переходящей затем в ребристость швов *Bolovina simplex* Valakhm. (фиг. 10).

В верхах горизонта «З» раковины удлиняются, скульптура сглаживается — возникает разновидность *Bolovina simplex* Valakhm. var. 1. В раннем олигоцене последняя порождает вид *B. mississippiensis* Cushman (фиг. 12, 13), сближающийся некоторыми морфологическими признаками (соотношением длины к ширине, ослаблением до исчезновения скульптуры) с видом горизонта «Ж» и со своими более отдаленными предками *Bolivinoides delicatulus* и *Bolovina pseudonobilis*. Вид *Bolovina mississippiensis* Cushman имеет широкое распространение в Южно-Эмбенском районе, Кюрен-Даге и других районах, но его возникновение констатировано только в Кюрен-Даге, где эти формы генетически непосредственно связаны с *B. simplex* Valakhm. var. 1.

Таким образом, было обнаружено, что в процессе развития данной филогенетической группы наблюдается периодическое возвращение некоторых признаков. Это возвращение признаков совпало с намечающимся изменением относительных температурных условий бассейна: от более пониженных температур в горизонте «Ж» до высокотемпературных в горизонте «З», сменившихся в верхах горизонта «З» и в горизонте «И» (нижний олигоцен) вновь более пониженными температурами. Возникло простое, логически понятное и диалектически оправданное объяснение изменения и циклического возвращения в филогенетических линиях определенных признаков, обусловленное периодическим изменением экологических условий.

Осуществляется такое направленное развитие, несомненно, при помощи биотических факторов — естественного отбора и борьбы за существо-

вание, так как выживают и получают дальнейшее развитие те формы, которые обладают признаками, в наибольшей степени адекватными меняющимся условиям среды, т. е. наиболее приспособленные.

Явление аналогичной цикличности в изменении признаков на основании анализа данных немецких палеонтологов Вихера, Хильтермана и Коха улавливается при рассмотрении филогенетического развития группы меловых *Bolivinoidea* в интервале поздний сантон-палеоцен. Группа эта является предковой для рассмотренных *Bolivina* (рис. 1, фиг. 1—4). Удлиненные формы позднего сантона и раннего кампана *Bolivinoidea strigillatus* С h a r t a n в позднем кампане — раннем маастрихте сменились генетически связанными с ними более широкими и ромбоидальными формами группы *B. decoratus* (J o n e s), *B. draco* M a g s s. и др. Общая тенденция к расширению раковин в интервале от позднего сантона до маастрихта, проявляющаяся независимо от фациальных условий их местонахождения, была подчеркнута Хильтерманом и Кохом. Однако не отмечена другая сторона развития. В маастрихте наряду с *B. decoratus*, как его варьетет, появляется более удлиненная форма *B. decoratus* var. *delicatula* С u s h t a n, сближающаяся по ряду признаков со своим более отдаленным предком *B. strigillatus*. В то время как группа широко ромбоидальных вздутых форм достигает в позднем кампане и раннем маастрихте большого развития, а в позднем маастрихте вымирает, формы с удлиненной раковиной *B. delicatulus* или (*B. decoratus* var. *delicatula*) переходят в датский век и вымирают в позднем палеоцене.

Так же, как и палеогеновые *Bolivina*, изменения *Bolivinoidea* и периодическое развитие то одних, то других форм определяются, по-видимому, периодической сменой экологических условий и в первую очередь температурных условий.

Очень сходное изменение признаков наблюдалось у представителей песчанистых раковин из группы *Spiroplectamina* в интервале палеоцен — начало позднего эоцена. Однако у этих представителей, обладающих в отличие от *Bolivina* спирально-плоскостной начальной частью, параллельно с расширением раковины и ее утолщением под влиянием повышения температуры обнаруживалось уменьшение начальной спирально-плоскостной части и увеличение числа оборотов двурядного отдела. При этом более теплолюбивые виды среднего эоцена благодаря отсутствию у многих форм спирально-плоскостной части могут скорее рассматриваться как представители рода *Textularia*, которые по данным всех систематиков происходят от *Spiroplectamina*.

Появляющиеся в конце среднего эоцена, т. е. при понижении температуры, формы *Spiroplectamina carinatiformis* M o g o z. сближаются со своим непосредственным предком формой раковины и двуктурным характером швов, отличаясь более развитым спирально-плоскостным отделом и большей сжатостью раковины. От *S. carinatiformis* происходят более вытянутые формы с более параллельными сторонами и более развитой спирально-плоскостной частью, обычно относимые к виду *S. carinata* (O r b.). Формы эти сближаются с палеоценовым предком группы *S. elongata* N i k i t i n a.

Однако филогенетическая схема, построенная для этой группы, была основана на анализе сравнительно ограниченного материала и поэтому требует проверки.

Можно привести очень много примеров «возвращения» признаков и для других групп. Остановимся еще на двух широко известных фактах. Позднемеловой род *Stensioina* с резкой скульптурой ребер, несомненно, произошел от *Gyroidina*. В конце маастрихта от *S. exculpta* (R e u s s) возникает *S. caucasica* S u b b. уже со сглаженной скульптурой ребер и более сходный с *Gyroidina*. Другой пример: из маастрихта известен вид *Reussella minuta* M a g s s. Трехгранно-пирамидальные раковины представителей рода *Reussella*, несомненно (по данным всех систематиков),

произошли от *Bulimina*, — округлых в поперечном сечении. От *R. minuta* в позднем маастрихте возникает переходная форма с более округленными ребрами, которая дает начало *Bulimina* (?) *paleocenica* Gotz., распространенной в палеоцене, но возникающей еще в датское время. По родовым признакам *B.* (?) *paleocenica* более сходна с *Bulimina*, чем с *Reussella* (но, очевидно, принадлежит к другому роду).

Все эти примеры по представлению автора вскрывают действие ведущего температурного фактора на раковины фораминифер, которое может быть сведено в табл. 2.

Таблица 2

Понижение температуры	Повышение температуры
Воздействие на строение раковин	
Навивание камер становится более компактным, спираль как бы сжимается — закручивается	Навивание камер делается менее компактным. Спираль разворачивается
Воздействие на форму раковины	
Раковина вытягивается по длинной оси, делается более удлиненной. С боковых сторон раковина сжимается	Раковина сжимается по длинной оси, расширяется и утолщается
Воздействие на скульптуру	
Скульптура сглаживается, стенки становятся гладкими, часто развивается стекловатость	Скульптура усиливается, развиваются ребра, шиповатость, утолщения, стенка и швы утолщаются. Поры становятся крупнее

Аналогичное изменение признаков прослеживается под влиянием соответствующего изменения температурных условий не только во времени, но и в пространстве. В связи с этим следует подчеркнуть, что роды (*Verneuilina*, *Buliminella*, *Globobulimina*, *Robertina*, *Robertinoides* и др.) и некоторые специфические семейства (*Cassidulinidae*, *Polymorphinidae*), характеризующиеся наиболее компактно свернутыми раковинами, распространены преимущественно в бореальных и арктических областях.

Кроме того, следует отметить, что из числа представителей двух близких и генетически связанных родов более компактно свернутые формы распространены в более холодноводных провинциях, а более развернутые преобладают в более тепловодных районах. Так, *Verneuilina* распространена преимущественно в бореальных областях, а генетически связанная с ней *Gaudriyna* — южнее. Род *Virgulina* будет иметь большее распространение на севере, чем генетически связанный с ним *Grammostomum* (прежде определялся как *Bolivina*), *Turrilina* распространена севернее, чем *Bulimina*, и т. д.

Анализ филогенетического развития рассмотренных групп фораминифер позволил, кроме того, вскрыть явление цикличности в процессе этого развития.

Под цикличностью автор понимает в данном случае повторение во времени на более высоком уровне развития определенных признаков и морфологических форм, обусловленное повторением экологических условий.

Рассмотренные примеры позволяют говорить о том, что фораминиферы, находясь в периодически развивающейся среде, испытывают в своем филогенетическом развитии циклические изменения и возвращение сходных условий вызывает возвращение в филогенетических линиях определенных признаков.

Каждый определенный тип раковин, отвечающий, очевидно, тому или иному комплексу экологических условий, автор выделяет под наз-

ванием «эколого-морфологических форм», а возникающие в процессе филогенетического развития под влиянием повторяющихся условий сходные эколого-морфологические формы под названием «эколого-морфологических или циклических аналогов». Для большей наглядности вскрывающихся закономерностей филогенетического развития в условиях периодически развивающейся среды приведем такую схему (см. рис. 2).

Имеется группа скульптурированных *Uvigerina*. Есть основание предполагать, что шиповатые *Uvigerina* при изменении температурных усло-

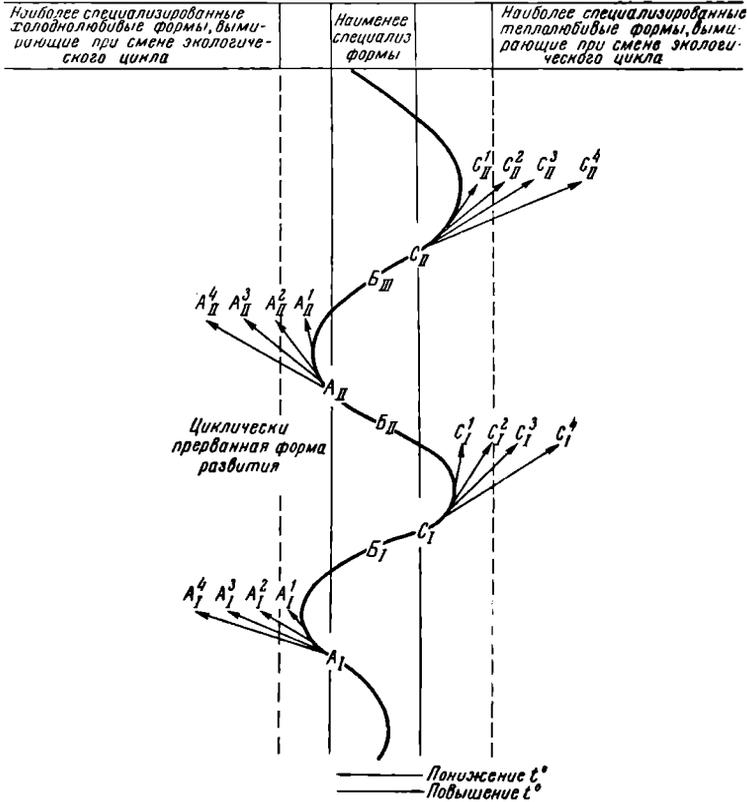


Рис. 2. Схема циклического развития форм и вымирания наиболее специализированных

вий в сторону потепления порождают ребристых *Uvigerina*, а при понижении температуры водной среды у ребристых *Uvigerina* швы становятся прерванными и переходят в шиповатость. Дальнейшее понижение температуры бассейна приводит к исчезновению шипов и ребер и возникновению гладких увигерин.

Индексом А — обозначены гладкие формы, Б — шиповатые и С — ребристые.

При повышении температуры бассейна А дают Б, а от Б возникают С.

При сохранении в течение относительно длительного времени тепловодных условий возникает многообразие ребристых форм, среди которых отдельные разновидности наиболее теплолюбивые (последние условно обозначены автором как C_1^4 , C_1^3), и наименее теплолюбивые — C_1^1 , C_1^2 .

Допустим, что начинается обратное изменение температурных условий (охлаждение). Наиболее специализированные теплолюбивые формы C_1^4 , очевидно, вымрут, каким-то формам со средними признаками удастся

мигрировать, а наименее специализированные дадут начало обратному изменению признаков в сторону развития шиповатости.

При дальнейшем понижении температуры шиповатые дадут гладкие формы, среди которых в свою очередь можно будет выделить наиболее холоднолюбивые и более теплолюбивые. При повышении температур стенотермные холоднолюбивые формы вымрут, а наименее специализированные могут являться формами, из которых разовьются представители, имеющие ребристые раковины. Из этого примера следует, что периодически изменяющаяся среда может определять закономерность филогенетического развития и вымирания, а также может объяснять направленность этого развития в определенных отрезках времени. Вместе с тем становится очевидным, что циклические аналоги различных циклов генетически непосредственно не связаны друг с другом. Они будут развиваться вновь — в данном случае от менее специализированных шиповатых раковин типа Б, которые в свою очередь могут возникнуть либо из ребристых форм, либо вообще в силу меньшей экологической специализации могут продолжать существование в условиях изменяющейся среды, успевая мигрировать в сравнительно недалекие районы, не выходя за пределы возможных для них фаций. Иначе говоря, здесь будет действовать закон Копа о неспециализированных предковых группах, каковыми явятся шиповатые *Uvigerina*.

Это подтверждается фактическим материалом, так как шиповатые *Uvigerina* типа *U. asperula* имеют наиболее широкое распространение, тогда как ребристые и гладкие формы приурочены только к определенным фациям.

Исходя из всего вышеизложенного, есть основание думать, что миоценовые *Uvigerina pygmaea* генетически непосредственно не связаны с очень сходными позднеоценовыми увигеринами, так же как плиоценовые *Bolivina* Албании не происходят от *B. longa* горизонта «Ж» Южно-Эмбенского района.

Обнаруженные факты позволяют наметить цикличность развития двух типов. Первый тип цикличности выражается изменением форм, происходящим вследствие одного полного и непрерывного цикла экологических изменений, т. е. он проявляется в двух направлениях. Второй тип цикличности развития связан только с одним направлением экологического цикла и определяется повторением во времени данного направления, благодаря чему он отражает направленность филогенетического развития только в одном направлении.

Для фораминифер одним из наиболее существенных систематических признаков является строение спирали, поэтому большое значение приобретает явление ее разворачивания и закручивания.

В общем плане филогенетического развития большинства семейств спирально-винтового строения отчетливо преобладает тенденция разворачивания над закручиванием (на чем основаны филогенетические схемы развития большинства семейств фораминифер). Это явление с точки зрения автора может объясняться общей направленностью температурных изменений земли в данный отрезок времени или направленностью температурных изменений бассейна тех широт, в которых происходит преобладающее развитие данных групп. Это основное направление может быть названо прямым, в отличие от противоположного ему обратного направления.

В непрерывности филогенетического развития обратное направление труднее уловимо, труднее доказуемо; оно требует дополнительного углубленного изучения материала. Значение обратного направления в плане филогенетического развития пока не ясно, но, по-видимому, его амплитуда (во всяком случае, у рассмотренных групп) гораздо меньше амплитуды прямого развития. В бореальных областях она, возможно, увеличивается.

Следует отметить, что первый тип цикличности развития, вероятно, находит отражение в цикличности онтогенеза, которая проявляется у очень многих групп организмов в том числе у фораминифер (чередование поколений). Поэтому рассмотренная цикличность не стоит в противоречии с одним из основных законов биологии — законом рекапитуляции.

Далее автор останавливается главным образом на «прямом» направлении развития, имеющем очень большое значение для систематики.

Явление разворачивания спирали под влиянием повышения температуры бассейна относительно легко улавливается. Например, переход трехрядной в основном раковины типа *Verneuilina* или *Eggerella* в *Gaudryina*, переход *Gaudryina* в двурядную раковину типа *Textularia* (которая должна получить новое название в отличие от истинной *Textularia*, происходящей от *Spiroplectammina*); переход *Vigularina* в *Grammostomum*, *Turrilina* в *Bulimina* и т. д.

Так, при изучении экологии фораминифер сузакского яруса Ферганы в составе комплекса втором была обнаружена песчанистая раковина *Verneuilina*, которая оказалась очень сходной с современной холоднолюбивой формой *V. arctica*.

Несколько позже в другом районе Ферганы им же найдены раковины, начальная часть которых оказалась очень сходной с отмеченной *Verneuilina*, а взрослая стадия — двурядна, т. е. эти формы отвечали роду *Gaudryina*. Тогда автор отказался от первоначального определения, решив, что все имеющиеся у него формы принадлежат гаудриинам. В настоящее время он пришел к заключению, что это было сделано ошибочно, так как в сузакских отложениях действительно имелись как *Verneuilina*, проникшие сюда, по-видимому, из Западно-Сибирского бассейна, так и возникшие от них вследствие повышения температур бассейна *Gaudryina*. В условиях Ферганы *Verneuilina* как род не мог существовать, он здесь вымер, дав, однако, начало циклически взаимосвязанному с ним роду *Gaudryina*. В то же время в Западной Сибири и севернее род *Verneuilina*, возможно, существовал длительное время и всякий раз во время бореальных трансгрессий в южные районы мог совершаться этот взаимопереход.

Переход к самостоятельному существованию вновь возникающего рода происходил, по-видимому, с помощью неотении, так как признаки рода *Gaudryina* вначале должны были возникнуть на стадии индивидуального развития *Verneuilina*.

Поскольку периодическое изменение экологических условий не есть движение по кругу, а является развитием по спирали, всякий раз на каком-то новом уровне, следовательно, и *Verneuilina*, породившая *Gaudryina* вторично, явилась уже не прежним родом, а каким-то новым родом, так же как и возникающая вновь *Gaudryina* будет фактически уже чем-то новым — циклическим аналогом предшествующей *Gaudryina*. Однако на уровне наших современных знаний циклические родовые аналоги у фораминифер, возникшие в течение определенного отрезка геологического времени, будут восприниматься нами как одни и те же роды, подроды. В этом нет ничего противоречащего диалектической логике. Так же как каждая вновь рождающаяся особь одного вида будет тоже чем-то новым, но тем не менее в течение длительного времени мы относим ее к тому же виду, так и в отношении возникновения родов — появление нового качества в течение определенного периода времени будет настолько незначительным, что возникающие новые роды мы будем считать одним и тем же родом.

С этих же позиций автором было проанализировано филогенетическое развитие гладких булиминид.

Ключ к пониманию процесса формообразования был найден при рассмотрении своеобразной популяции булиминид из сузакского яруса Фер-

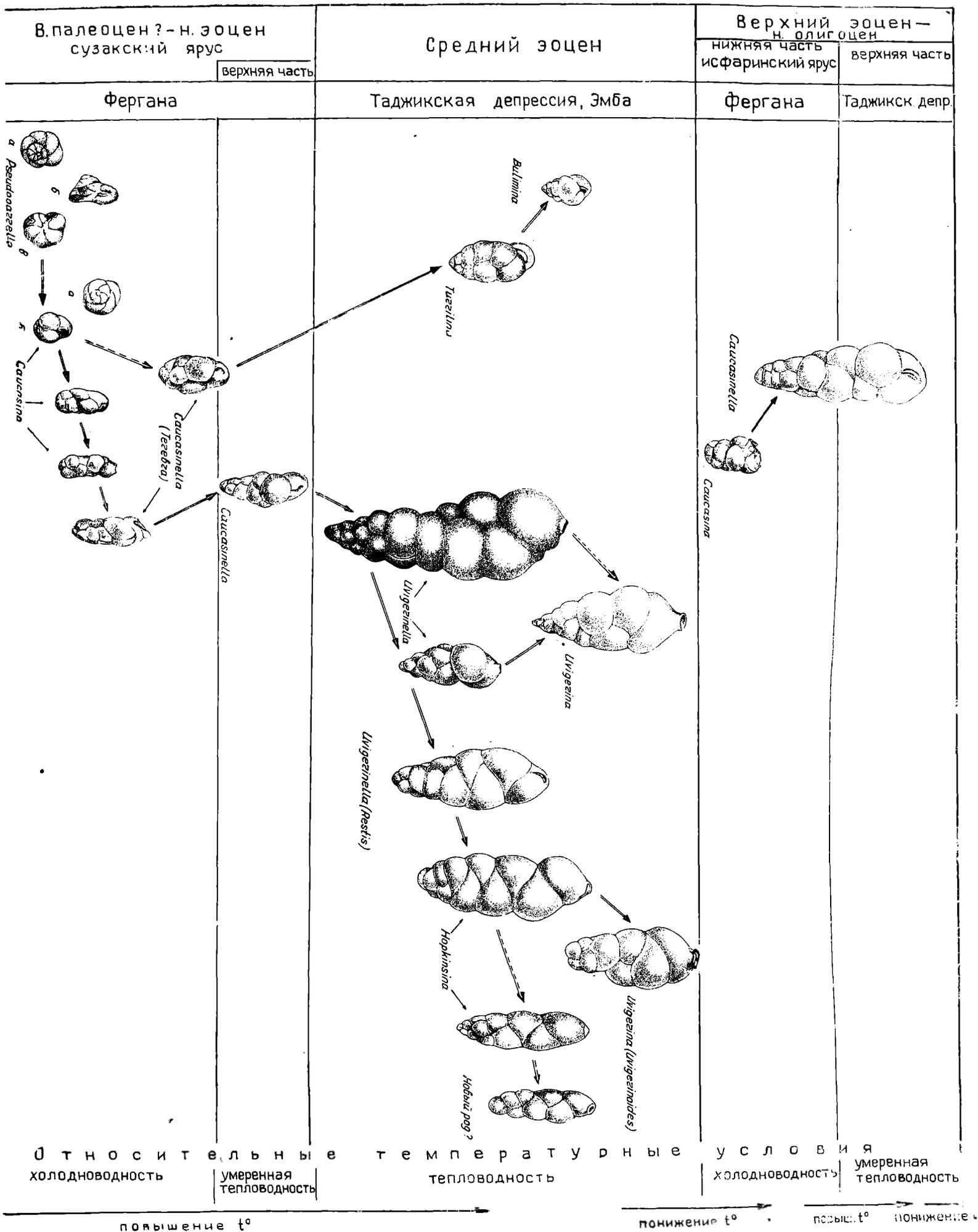


Рис. 3. Схема филогенетического развития в раннем палеогене группы гладких Viliptinidae

ганы (рис. 3). Эта популяция состоит из генетически тесно связанных друг с другом форм, в то же время довольно существенно друг от друга отличающихся не только по своим видовым, но и по родовым признакам. Наиболее распространенной здесь является раковина *Caucasina*, у которой начальная часть роталоидная, а поздняя, как у типических булиминид, типа *Neobulimina*. Среди этой популяции была обнаружена роталоидная раковина *Pseudoparella*, у которой спинная сторона паразитально напоминает начальный конец распространенной здесь же *Caucasina*, устье петлевидное, т. е. булиминидного типа, а последний оборот необычно для роталоид смещен, обнаруживая признаки разворачивания. Иначе говоря, есть все основания предполагать, что эта роталоидная раковина явилась исходной для группы встреченных здесь же булиминид. Эта форма, проникшая в Ферганский бассейн, по-видимому, с палеоценовой бореальной трансгрессией, испытывает здесь под влиянием прогрессирующего повышения температуры быстрое изменение. Построение ряда изменяющихся в пределах отдельных популяций форм в направлении раскручивания спирали и затем анализ развития признаков во времени позволил выявить два направления филогенетического развития. Одно из них идет в сторону большего вытягивания и раскручивания раковин (см. рис. 3), другое характеризуется образованием более компактно свернутых форм. По линии последнего направления образуется род *Turrilina* и возникающая от него *Bulimina*. По другому направлению в конце сузакского века (или в начале алайского) происходит образование *Caucasinella*. От последнего в среднем эоцене в Таджикской депрессии в результате дальнейшего раскручивания спирали под влиянием повышения температуры образуются почти двурядные раковины. Параллельно с этим идет вытягивание устья, отход его от периферии, появление отворотика.

В результате по линии этого направления от палеоцена (?) к среднему эоцену от исходной раковины типа *Pseudoparella* возникают следующие роды и подроды: *Pseudoparella* ? — *Caucasina* — *Caucasinella* (*Terebra*) — с конца сузакского века *Caucasinella*, со среднего эоцена *Uvigerinella* — *Hopkinsina* — новый род (?). От *Uvigerinella* путем вытягивания устья и образования шейки возникают типичные, но гладкие *Uvigerina*.

Как это видно из перечисления родов, почти все они (за исключением *Caucasinella*, типом которого является хорошо известная «*Neobulimina*» *elongata* Orb.) являются уже известными в ископаемом состоянии родами. Их выделение в качестве самостоятельных родов, несмотря на взаимосвязь с другими родами, диктуется тем, что, возникая и обособляясь с этого времени в пространстве, эти формы оказываются наделенными теми же характерными признаками, которые присущи указанным родам. И, по-видимому, с палеоцена — раннего эоцена как самостоятельные роды начинают существовать *Caucasina*, *Caucasinella*, а с раннего и среднего эоцена *Uvigerinella* — гладкая *Hopkinsina*, а по другой линии — гладкие *Turrilina* и *Bulimina*.

Весьма сходный процесс филогенетического развития сходных гладких булиминид, возникающих от роталоидных форм, намечается в начале позднего мела. Циклическими аналогами палеоценовой роталоидной формы являются описанные автором из сеномана Средней Азии два вида — так называемый *Discorbis aktagi* и *Rotaliatina asiatica*. Характер устья у этих форм необычен для роталоид и приближается к строению устья булиминид; второй же вид, по существу, более сходен уже с *Turrilina*. Имеющийся фактический материал позволяет предполагать возникновение в мелу почти всех эколого-морфологических аналогов палеоценовых родов. Однако развитие их в мелу не доходит, по-видимому, до вытягивания устья и образования шейки и отворотика, свойственных *Uvigerinella* и *Uvigerina*, и, может быть, некоторые мело-

вые аналоги не достигают самостоятельного развития и обособления в пространстве.

Наиболее примитивные роды семейств, характеризующиеся гладкой раковиной и наиболее простым внутренним устройством камер и стенки, возникающие в процессе филогенетического развития в данную геологическую эпоху как новые роды от более примитивной (или более примитивных) и в то же время наиболее холоднолюбивых для рассматриваемых групп форм, могут быть выделены под названием первичных родов или форм данного семейства.

Таким образом, в начале геологических эпох от предковых роталоидных холоднолюбивых форм возникает, вероятно, основное многообразие первичных родов данной эпохи — повторение цикла развития первичных форм на новом уровне.

В результате развития первичных родов в течение геологической эпохи, роды эти достигают определенного уровня внутреннего развития, при котором достигается возможность усложнения скелета (раковины). Эти усложнения в форме внешней скульптуры, изгибов швов и септальной поверхности, внутренних образований делают раковину более совершенной, более экологически устойчивой. Признаки эти настолько существенны, что должны явиться основанием для выделения новых родов, которые в отличие от первичных могут быть названы родами второго порядка. Таким образом, в новую геологическую эпоху первичные роды переходят в виде родов второго порядка. Более древние первичные роды, прошедшие в своем развитии две эпохи, будут, очевидно, родами третьего порядка и т. д.

Так же как и у первичных родов, у спирально-винтовых форм этого порядка в направлении общего развития наблюдается то же преобладание в сторону разворачивания спирали. Благодаря этой направленности в отдельных филогенетических линиях как первичных, так и вторичных групп наблюдается параллелизм развития, благодаря которому в этих ветвях возникают очень сходные родовые формы — гомологи. Например, раковины типа *Angulogerina* возникают непосредственно от *Uvigerina* и от *Reussella*¹ (?). Такие гомологи образуются нередко в различных семействах, например двурядная раковина типа *Textularia*, как указывалось, возникает от *Gaudryina* и *Spiroplectammina*; раковина типа *Bolivina* возникает в семействах *Buliminidae* и *Bolivinitidae*. Все эти гомологи не следует рассматривать как одни и те же роды.

В своем развитии возникающие эколого-морфологические аналоги вторичных групп относительно быстро воспроизводят (и в форме и в скульптуре) разнообразие их аналогов предшествующей эпохи, но на более высокой ступени развития. Так, основное многообразие представителей рода *Cibicides*, в раннем палеогене принадлежит немногим генетическим группам, из которых основные — *Cibicides eoceanus*, *C. pseudo-wuellerstorfi*, *C. mantaensis*; возникающие в процессе их развития эколого-морфологические формы воспроизводят эколого-морфологические аналоги предковых форм.

Подавляющая часть эоценовых *Cristellaria*, из которых очень многие сходны с меловыми, произошла от немногих предковых форм начала датско-палеоценового времени.

Большая группа вторичных булиминид связана с палеоценовой *Bulimina* (?) *paleocenica* V. G. et Z. Ту же картину по существу дают филогенетические схемы других исследователей (например, схема В. М. Халилова).

Отсюда следует, что родовое и видовое многообразие каждой новой геологической эпохи возникает не из многообразия форм предшествую-

¹ Или *Bulimina* (?). Речь идет об упомянутом виде *B. (?) paleocenica*, по-видимому, принадлежащем к новому роду.

щей эпохи, а, по-видимому, возникает вновь из сравнительно ограниченного числа центров формообразования.

Необходимо отметить, что представление о поступательном прямолинейно-дивергентном развитии в значительной мере основано не на анализе непрерывности филогенетического развития, а на развитии во времени циклических аналогов.

Исходя из признания цикличности филогенетического развития и закономерности вымирания, можно предполагать, что между циклическими аналогами различных групп животных не обнаруживаются промежуточные звенья не потому, что они еще не найдены, а потому, что их вообще не существует.

Филогенетическое развитие органического мира в целом отражает сущность взаимодействия между морем и сушей, сушей и воздухом, а также между основными экологическими факторами данной среды. Закономерное и периодическое развитие этих взаимодействующих сторон природы в общем масштабе связано, очевидно, с изменениями общепланетарного характера. Для рассматриваемой морской среды такими взаимодействующими противоположными экологическими факторами являются повышение и понижение температуры, обмеление и углубление бассейна, понижение и повышение солености.

Для типично морских организмов, имеющих большую батиметрическую амплитуду существования, каковыми являются рассмотренные группы фораминифер, ведущим и периодически изменяющимся фактором является изменение температуры. Однако для многих групп организмов, и в том числе для некоторых групп фораминифер, связанных с мелководьем и солоноватоводными фациями, цикличность филогенеза может быть подчинена в большей мере периодическим изменениям солености.

Опреснение — это путь перехода к наземному существованию и у многих организмов, преимущественно земноводных, цикличность развития может быть подчинена уже периодичности трансгрессий и регрессий.

И. А. АНТРОПОВ

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РАЗВИТИИ ФОРАМИНИФЕР В ДЕВОНСКОМ ПЕРИОДЕ

Неполнота охарактеризованности керновым материалом разреза девона центральных районов Урало-Поволжья сказывается на картине распространения фораминифер во времени и пространстве. Эти же обстоятельства вносят значительный элемент условности в установление родственных связей встреченных форм. Однако имеющийся материал уже позволяет в некоторой степени охарактеризовать развитие в течение девонского периода отдельных групп и наметить родственные связи входящих в них форм.

Относительно достаточный материал для этих первых суждений имеется по многочисленным, преимущественно однокамерным, представителям семейства Saccamminidae, составлявшим основную массу фораминифер в девоне.

Основными систематическими признаками саккамминид мы считаем следующие: форму раковины, количество камер, наличие и характер апертур и структуру стенки раковины. Последний признак, структура стенки раковины, у саккамминид, как нам кажется, является видовым. У высокоспециализированных палеозойских фораминифер—эндотирид, фузулинид и других — структура стенки, как известно, является родовым признаком.

Среди встреченных саккамминид довольно четко обособляются две группы: группа, включающая в себя формы с неясными апертурами в стенке, и группа, объединяющая формы с ясно выраженными апертурами. К первой группе мы относим виды, принадлежащие родам *Archaesphaera*, *Vicinesphaera*, *Bisphaera*, *Uslonia*, *Rausserina* и *Eovoluntina*.

Сферические фораминиферы с неясными апертурами в стенке появляются в разрезе девона в отложениях живетского яруса. Из этой группы фораминифер здесь встречены редкие архесферы, видинесферы и бисферы. Находки их приурочены к редким прослоям известняков. В последних встречаются в изобилии членики криноидей и обычно мшанки. Порода, как правило, содержит значительную примесь терригенного материала. Небольшая мощность карбонатных прослоев говорит об относительной кратковременности существования на изученной территории условий, при которых они отлагались, — мелководного бассейна с подвижной водной средой. Таким образом, в живетском веке на рассматриваемой территории условия не благоприятствовали существованию фораминифер. Этим можно объяснить их малочисленность и малые размеры большинства встреченных экземпляров форм рассматриваемой группы.

Характер доживетских образований центральных районов Урало-Поволжья, представленных почти сплошь терригенными породами, не содержащими фораминифер, и отсутствие данных о фораминиферах до-

живетских отложений прилегающих областей затрудняет суждение о том, существовали ли формы этой группы ранее живетского века. Однако принадлежность встреченных форм разным родам при общей малочисленности, угнетенности фораминифер и кратковременности допускаящих их существование условий, позволяет предполагать, что архесферы, вицинесферы и бисферы существовали еще в доживетское время.

Архесферы являются формами довольно устойчивыми, существуют до конца девона и переходят в карбон. Изменения наблюдаются в некотором колебании размеров раковины — наиболее крупные экземпляры архесфер встречены в верхнефранских и верхнефаменских отложениях.

По всей вероятности, от архесфер в позднефранское время берут начало эволютины. *Eovolutina elementa* Antrg., инволютная раковина которой состоит из двух камер типа архесферы, представляет собой форму, генетически тесно связанную с архесферами. У эволютин в течение позднефранского времени и фаменского века наблюдаются лишь колебания в размерах раковины, причем наибольшие их величины свойственны экземплярам из верхнефранских отложений.

Вицинесферы, появляющиеся в разрезе девона в живетских отложениях, существуют до конца девона и переходят в карбон. Представлены они двумя видами — *Vicinesphaera squalida* Antrg. и *Vicinesphaera angulata* Antrg. Наиболее широким распространением пользуется первый из них. Отличаясь лишь большей толщиной стенки и несколько иной формой раковины от архесфер, вицинесферы генетически, несомненно, близки к последним, имея общие с ними корни еще в доживетское время. У вицинесфер наблюдаются во времени колебания в величине раковины. Для живетских и раннефранских отложений характерны небольшие размеры и малочисленность экземпляров. К раннефранскому времени вицинесферы достигают обычных размеров, которые почти не изменяются до конца девона.

Возможно, что от вицинесфер в конце мендымского времени берут начало раузерины, появляющиеся в разрезе в верхах мендымской свиты. За такую тесную их связь говорит одинаковый характер стенки раковины *Rauserina notata* Antrg. и раковины вицинесфер, а также неправильная шарообразная форма камер обеих форм. Раузерины, представленные одним вышеупомянутым видом, за время своего существования в девоне с конца мендымского времени до конца фаменского века испытывают лишь колебания в величине раковины, достигая более крупных размеров в позднефаменское время.

Родственными формами с архесферами, вероятно, имевшими общие корни еще в доживетское время, являются бисферы, представленные одним видом — *Bisphaera malevkensis* Bir. Не обнаруживая заметных изменений, будучи формой довольно устойчивой, бисферы переходят в карбон. При этом с конца фаменского века наблюдается возрастание численности особей этого вида по сравнению с нижележащими толщами.

Довольно широко распространенные в верхнефранских отложениях *Uslonia permira* Antrg. gen. et sp. nov. представляют собой, возможно, форму, близкую стоящую по своему развитию к *Bisphaera*. Услонии, вероятно, являются ветвью бисфер, выделившейся в начале позднефранского времени, при крайней степени развития неправильности формы их раковины. Кроме того, для услоний характерно наличие ясных пор в стенке раковины.

Перейдем к рассмотрению группы сферических фораминифер с ясно выраженными апертурами. К ним мы относим виды, принадлежащие родам *Parathuramina*, *Uralinella* и *Irregularina*.

Первых представителей этой группы саккамминид в изучавшихся разрезах девона мы встречаем в живетских отложениях. В них присут-

ствуют шесть форм: *Parathuramina dagmarae* Sul. var. *crassithec* Antr., *P. heckeri* Antr., *P. suleimanovi* Lip., *P. oldae* Sul., *Irregularina karlensis* Viss.

Исходя из обстоятельств, рассмотренных нами в начале настоящей статьи, следует предполагать, что эти виды сформировались еще ранее, т. е. в доживетское время, и тесно связаны с более простыми сферическими формами без ясно выраженных апертур.

Parathuramina dagmarae Antr. встречаются лишь единичными экземплярами в живетских отложениях. Подвижность водной среды и привнос кластического материала не благоприятствовали существованию форм с тонкостенной ажурной раковинкой, как у *Parathuramina dagmarae* Sul., s. stricto. Появляясь вновь в разрезе с мендымского времени, эта форма присутствует здесь до конца девона и переходит в карбон. Наиболее многочисленными *Parathuramina dagmarae* Sul. становятся с позднефранского времени.

В условиях миграции фораминиферовой фауны в связи с относительно частой сменой условий в живетское, раннефранское и среднефранское время в рассматриваемой группе, начиная с живетского века, пользуются преобладанием формы, имеющие более прочную раковину. С позднеживетского времени встречаются первые экземпляры *Parathuramina dagmarae* Sul. с значительно утолщенной стенкой, с более развитыми и прочными апертурными выростами. Формы, обладающие указанными признаками, выделены нами в разновидность *Parathuramina dagmarae* Sul. var. *crassithec* Antr. Представители этого варианта наиболее многочисленны в позднефранских отложениях и обычно встречаются в фаменском ярусе, возможно, что они переходят и в карбон.

При благоприятных условиях в позднефранское время развились близко стоящие к *Parathuramina dagmarae* Sul. var. *crassithec* Antr., сравнительно очень крупные формы, выделенные нами под наименованием *Parathuramina magna* Antr. Существование их, по-видимому, ограничивается позднефранским временем.

Пользуясь широким распространением в девоне изучаемой территории, особенно в позднефранское время, *Parathuramina heckeri* Antr., обладающая раковинкой с толстой двуслойной стенкой, возникла, вероятно, в условиях подвижной среды, вызвавшей укрепление раковины тонкостенных форм типа *Parathuramina dagmarae* Sul. Второй, внешний слой стенки раковины *Parathuramina heckeri* Antr. является как бы наложенным на стенку раковины, близкой по форме к раковине *Parathuramina dagmarae* Sul. При этом следует отметить неправильную форму раковины *Parathuramina heckeri* Antr. В живетских и мендымских отложениях этот вид представлен преимущественно мелкими экземплярами, начиная с позднефранского времени, разрезы встречающихся экземпляров становятся больше и сохраняются до конца девона и в раннем карбоне.

К рассмотренному виду близка *Parathuramina polypora* Antr. sp. nov. Эта форма обладает раковинкой с двуслойной стенкой такого же характера, как у *Parathuramina heckeri* Antr. От последней *P. polypora* Antr. sp. nov. отличается большим числом апертур и более правильной сферической формой раковины. *Parathuramina polypora* Antr. sp. nov., появляющаяся с конца мендымского времени, наибольшим распространением пользуется в позднефранское время и переходит в карбон. При этом у представителей вида *Parathuramina polypora* Antr. sp. nov. в конце фаменского времени наблюдается увеличение длины апертурных выростов раковины.

Вероятно, к началу позднефранского времени приурочено появление паратураммин, характеризующихся неправильной, приближающейся к шарообразной, формой раковины с довольно тонкой стенкой и очень

длинными апертурными выростами. Эволюция этих форм шла также по пути дифференциации стенки. Нам представляется, что родственные связи этих паратураммин шли по цепи — *Parathuramina radiata* Antr. — *P. spinosa* Lip. — *P. ltpinae* Antr. У *Parathuramina radiata* Antr. стенка однородная; у *P. spinosa* Lip. автор вида отмечал лишь отдельные неоднородные участки стенки, а *P. ltpinae* Antr. имеет раковину уже с ясно выраженной трехслойной стенкой. Все три вида на изученной территории пользовались распространением, начиная с позднефранского времени. При этом *P. ltpinae* Antr., по-видимому, заканчивает свое существование в позднефранское время, *P. radiata* Antr. в раннефаменское, а *P. spinosa* Lip. — в позднефаменское время.

Parathuramina oldae Sul. является близким видом к *P. dagmarae* Sul. и отличается от последней лишь неправильной формой раковинки. *P. oldae* Sul. встречаются изредка во всех толщах девона, которые содержат фораминиферы, и переходят в карбон. Развитие представителей этого вида в направлении некоторого увеличения раковины и более резко выраженной неправильности формы, связывает его с представителями рода *Irregularina*. *Parathuramina oldae* Sul. является как бы связующей, промежуточной формой между *P. dagmarae* Sul. и *Irregularina karlensis* Viss. Последняя встречается также изредка в живетских, мендымских, позднефранских и фаменских отложениях, переходя далее в карбон. У иррегулярин наблюдаются лишь колебания в величине раковины и большей или меньшей неправильности ее.

Пользующиеся в девоне широким распространением и переходящие в карбон толстостенные паратураммины — *Parathuramina suleimanovi* Lip. и *P. cushmani* Sul. var. *minima* Antr. по ряду признаков стоят близко к группе саккамминид с неясными апертурами, являясь как бы промежуточными формами.

P. suleimanovi Lip., с одной стороны, по наличию апертур, близка к *Parathuramina cushmani* Sul., а с другой, по толщине стенки, угловатости раковины, и иногда неясно выраженным апертурам — к *Vicinesphaera angulata* Antr.

Особенностью *Parathuramina cushmani* Sul. var. *minima* Antr. является то, что при форме раковины и характере стенки, свойственным *Vicinesphaera squalida* Antr., у раковин представителей этой разновидности имеются отчетливо выраженные апертурные отверстия в стенке, а последнее роднит их с толстостенной раковинкой *Parathuramina cushmani* Sul. По-видимому, эта разновидность является одной из переходных форм между сферическими фораминиферами без ясно выраженных апертур и формами, обладающими ими, как признаком вполне установившимся. В течение девонского периода у этих паратураммин не констатировано каких-либо существенных изменений. Лишь в связи с изменениями условий существования в неблагоприятную или благоприятную сторону наблюдается соответственно или недоразвитость особей и малое их количество в живетское, раннефранское и среднефранское время и многочисленность особей, имеющих обычные размеры — в позднефранское и фаменское время.

К рассматриваемой группе нами отнесена оригинальная двухкамерная форма — *Uralinella bicamerata* Вук. Этот вид получил развитие в позднефранское время в условиях неглубокого моря, где обитали водоросли, т. е. в условиях, благоприятных и для прикрепленного образа жизни. По своему строению *Uralinella bicamerata* Вук. представляет собой как бы двухкамерную инволютную раковину тонкостенной паратураммины — *Parathuramina dagmarae* Sul. (камеры вложены эксцентрично одна в другую). Возникновение уралинеллы и строение ее подобно таковым и *Eovoluntina elementa* Antr., рассмотренным нами ранее.

За время своего существования, ограничивающееся, видимо, позднефранским временем, паратурамминеллы не обнаруживают заметных из-

менений. К началу фаменского века они, вероятно, прекращают свое существование.

Кроме рассмотренных нами групп саккамминид, среди последних в девоне присутствуют лягенаммины и корбиеллы. Лягенаммины однообразны и представлены одним видом — *Lagenammina sheshmae* Antr. Этот вид пользуется распространением с мендымского времени до конца девона и, вероятно, переходит в карбон без каких-либо существенных изменений.

Оба вида корбиелл — *Corbiella nodosa* Antr. и *Corbiella depressa* Antr., изредка встречающиеся в мендымских и позднефранских образованиях, за время своего существования в данном бассейне заметных изменений не обнаруживают. Как лягенаммины, так и корбиеллы начало своего развития имели, вероятно, в более раннее время, чем мендымское, так как их родственных связей среди саккамминид в рассматриваемом нами девонском бассейне мы не находим.

Таким образом, изложенные нами замечания позволяют сделать некоторые выводы.

1. У сферических форм девонских саккамминид процесс эволюции протекал медленно. Это, очевидно, потому, что сферическая форма является наиболее совершенной для их образа жизни. Сферическая форма раковины саккамминид, а у паратураммин и наличие большого числа шиповидных выростов, обеспечивали им при тонкости конструкции раковины необходимую прочность и хорошую плавучесть.

2. Основным направлением в развитии саккамминид в рассматриваемый период времени являлось усиление структурных элементов раковины и развитие апертур. Анализ этих признаков помогает выяснению родственных соотношений между отдельными формами.

3. Развитие саккамминид в девоне шло в основном по двум ветвям, обособившимся, по всей вероятности, еще в додевонское время. К одной ветви принадлежат виды, объединенные нами в группу форм с неясными апертурами, а именно: *Archaeosphaera minima* Sul., *Vicinisphaera squalida* Antr., *V. angulata* Antr., *Rauserina notata* Antr., *Eovolulina elementa* Antr., *Bisphaera malevkenensis* Bir. и *Uslonia permira* Antr. gen. et sp. nov. К другой ветви принадлежит группа форм с ясно выраженными апертурами, как-то: *Parathurammina dagmarae* Sul., *P. dagmarae* Sul. var. *crassithecica* Antr., *P. magna* Antr., *P. heckeri* Antr., *P. polypora* Antr. sp. nov., *P. radiata* Antr., *P. lipinae* Antr., *Uralinella bicamerata* Byk., *P. oldae* Sul., *P. spinosa* Lip., *Irregularina karlensis* Viss., *Parathurammina suleimanovi* Lip., *P. cushmani* Sul. var. *minima* Antr. и *Irregularina karlensis* Viss.

4. Обе группы имеют виды, возникающие и отмирающие на различных этапах эволюции саккамминид в девонском периоде. К этим видам принадлежат *Uslonia permira* Antr. gen. et sp. nov., *Eovolulina elementa* Antr., *Uralinella bicamerata* Byk., *Parathurammina lipinae* Antr., *P. magna* Antr., *P. radiata* Antr., и *Rauserina notata* Antr.

5. Наиболее медленно эволюционирующие формы продолжали существовать и в последевонское время. К таковым относятся следующие виды: *Archaeosphaera minima* Sul., *Bisphaera malevkenensis* Bir., *Vicinisphaera squalida* Antr., *V. angulata* Antr., *Parathurammina cushmani* Sul. var. *minima* Antr., *P. suleimanovi* Lip., *P. polypora* Antr. sp. nov., *P. heckeri* Antr., *P. dagmarae* Sul., *P. dagmarae* Sul. var. *crassithecica* Antr., *P. oldae* Sul., *Irregularina karlensis* Viss.

6. Следует отметить прекрасные условия захоронения тонких раковин саккамминид с сохранением длинных апертурных выростов в позднефранское и фаменское время. Это, вероятно, можно объяснить достаточной глубиной бассейна, в котором волнения и сильные течения не распространялись до придонных слоев воды. Спокойными условиями захоронения можно объяснить и следующий редкий факт для ископае-

мых фораминифер. В нижней части верхнефранского подъяруса встречен экземпляр *Parathurammia dagmarae* Sul. var. *crassithecæ* Antr., окруженный молодью. Эта форма была захоронена в стадии, когда от нее выделились особи бесполого поколения.

Остальные семейства фораминифер, представленные в девоне, не отличаются таким богатством форм, как саккаминиды, и суждения о их развитии соответственно весьма ограничены.

Реофациды представлены двумя родами: *Caligella* и *Nodosinella*. Формы, отнесенные нами к роду *Nodosinella* — конические трубки, подразделенные на отдельные участки перегородками с отверстиями посредине, — широко распространены в карбонатных породах девона и нижних слоях турне. Присутствие их отмечалось Д. М. Раузер-Черноусовой в верхнем девоне и в зоне этрень Урала, Русской платформы, а также в слоях этрень Казахстана. С. А. Липина отметила, что эти формы часто встречаются в семилукских, воронежских и евлановских слоях девона Подмосковского бассейна (Бобриковский район), Центрального девонского поля (р. Дон) и Саратовского Поволжья (д. Тепловка). *Nodosinella* однообразны; они представлены одним видом *Nodosinella tatarstanica* Antr. sp. nov. и являются формами, которые без заметных изменений переходят в карбон.

Из калигелл известен лишь один вид — *Caligella borovkensis* Antr., пользовавшийся распространением в позднефранское время и закончивший свое существование к концу его. О родственных связях этой формы судить трудно, так как близких к ней представителей в нашем материале не встречено. Возможно, что калигеллы являются иммигрантами, генетические корни которых относятся к более раннему времени, чем позднефранское.

Гипераммины не обнаруживают за время существования в девоне заметных изменений и представлены видами довольно устойчивыми. Обе встреченные формы гипераммин, мелкая — *Hyperammia elegans* Ra u s. et Reitl. и более крупная, толстостенная — *Hyperammia elongata* B r a d y, переходят в карбон. Таким образом, устанавливается, что *Hyperammia elegans* Ra u s. et Reitl., широко распространенная в карбоне, существовала уже в девоне.

Для лягенид характерно их отсутствие в живетских отложениях, появление в массовом количестве в верхнефранском подъярусе и исчезновение в вышележащей толще девона изучаемой территории. Лягениды, в частности представители рода *Nodosaria*, хотя и указываются с кембрия (Кешмэн, 1933), но массового присутствия их в нижнем палеозое до сих пор не отмечалось.

Н. Е. Чернышевой в Пашийском и Макаровском районах Западного Урала из лягенид была найдена в живетском и франском ярусах девона *Eonodosaria rauserae* (N. T s c h e r n.). Таким образом, вероятно, вполне справедливо суждение О. А. Липиной (1950) о том, что «... лягенидовая фауна существовала на Урале в живетское время и в начале франского и распространилась на запад в евлановский век, когда море покрыло платформу и создались благоприятные условия для жизни этой группы фораминифер. Здесь они развились и приобрели большее разнообразие форм, чем на Урале».

Массовое присутствие эонодозарий и эогейнитцин в верхнефранском подъярусе Русской платформы является, по-видимому, первым широким распространением лягенид со времени их существования. При этом, однако, следует отметить их однообразие: широким распространением пользуются только два вида — *Eonodosaria evlanensis* L i p. и *Eogeinittzina devonica* L i p. Изменчивость у этих видов выражалась лишь в незначительных колебаниях размеров и формы раковины.

Эндотириды в изучаемом девонском бассейне не имеют генетически близких предковых форм, по крайней мере они еще не встречены. Нани-

целлы, представленные близкими видами — *Nanicella gallowayi* (Thomas) и *Nanicella tschernyschevae* Lip., не обнаруживают заметных изменений с появления их в бассейне на изученной территории в позднемендымское время до прекращения существования в нем в позднефранское время. У них наблюдаются колебания размеров раковинки, количества камер, большей или меньшей емкости оборотов, большей или меньшей приоткрытости периферического края. По всей вероятности, *Nanicella gallowayi* (Thomas) принадлежит к видам, пользовавшимся широким распространением во франском веке.

Собственно эндотиры на территории Второго Баку появляются в конце позднефаменского времени. Представлены они лишь редко встречающимися *Endothyra communis* Rauss. и *Endothyra tuberculata* Lip.

Присутствие эндотир в верхней части фаменского яруса отмечается исследователями в ряде районов. В этой части разреза девона некоторых районов западного склона Урала (Макаровский и Пашийский районы) Н. Е. Чернышевой найдены *Endothyra communis* Rauss. и *Endothyra bella* N. Tschern., пмс. Известно также, что для самой верхней части фаменского яруса района Сызрани Д. М. Раузер-Черноусовой указывается присутствие *Endothyra kobeitusana* Rauser. Эндотиры и другие многокамерные фораминиферы появляются в конце фаменского века там, где присутствовала богатая фауна саккамминид. В тех же местах, где к концу фаменского века сокращалась саккамминидовая фауна, в пограничных слоях с карбоном, мы встречаем лишь редких бисфер, а эндотиры появляются в более высоких горизонтах карбона. Таким образом, в девоне состав эндотир еще очень беден, а известные виды принадлежат к пользующимся широким распространением в раннем карбоне.

Аммодисциды бедны и представлены одним очень медленно эволюционирующим видом *Ammodiscus incertus* Ogb., известным с силура и распространенным в карбоне и перми. Характерным является ограниченное пространственное распространение аммодискусов при первом их появлении в разрезе девона. Аммодискусы встречены только в одном месте — в нижней части верхнефранского подъяруса (д. Янга-Аул). Вновь в разрезе девона аммодискусы появляются в самой верхней части фаменского яруса. В переходных слоях к карбону встречаются также изредка форшии.

Текстулярии, хотя и существуют с кембрия, но в девоне изучаемой территории не получили широкого развития. Очень редко в живетском ярусе в прослоях карбонатных пород встречаются крохотные раковинки *Textularia perparva* Antg. sp. nov.

Среди фораминифер девона пользуются распространением виды, систематическое положение которых еще неясно. К таковым относятся шугурии, чердынцевеллы, ректангулины, туберетины и умбеллы. Ввиду вообще малой изученности раннепалеозойских фораминифер нет возможности с полной уверенностью считать, что распространение этих родов ограничивается только девонем и тем более только теми стратиграфическими толщами, в которых они встречены. Однако по имеющимся данным на территории центральной части Второго Баку выдерживаются как приуроченность представителей этих родов к определенным толщам, так и систематические их особенности.

Шугурии представлены одним видом — *Shuguria flabelliformis* Antg., распространение которого ограничено на изучаемой территории верхней частью мендымской свиты и нижней частью верхнефранского подъяруса. За время своего существования в этих условиях шугурии не обнаруживают существенных изменений. Индивидуальная изменчивость выражается в колебаниях размеров раковины, количества и величины периферийных выростов. Систематическое положение шугурий продолжает пока оставаться неясным. По характеру начальной стадии разви-

тия раковины шугурии довольно близки представителям семейств Heterochelidae и Ophthalmitidae. Строение позднее развивающихся частей раковины и наличие разобренных выростов приближает шугурий к представителям рода *Cornuspirella* семейства Ophthalmitidae. Описание и изображение *Cornuspirella diffusa* Негон-Allen et England (Кешмэн, 1933) напоминают шугурии, хотя *Cornuspirella* и указаны только как современные фораминиферы.

Чердынцевеллы спорадически встречаются в мендымской свите. Неправильной формы раковины их образованы полусферическими камерами, последовательно нарастающими друг на друга без особой симметрии. По характеру строения раковины представители этого рода не имеют близких форм среди известных нам фораминифер, кроме туберитин и зоросфер. От туберитин чердынцевеллы отличаются в основном отсутствием базальных дисков у камер и отсутствием ориентированного нарастания их в какую-либо одну сторону. От зоросфер, к которым чердынцевеллы близки по расположению камер раковины, они отличаются нензолированностью камер.

Раковина ректангулины представляет собой скопление трубчатых камер, имеющих несплошные тонкие перегородки. Наличие перегородок и своеобразие расположения трубчатых камер существенно отличает их от представителей рода *Syntella* (Рейтлингер, 1949). При этом все же остается неясным систематическое положение этих форм, с одной стороны, близких к фораминиферам, а с другой — к сине-зеленым водорослям. Ректангулины принадлежат к формам быстро эволюционирующим, существование их ограничивается раннемендымским временем. Несомненна также их фациальная избирательность.

Умбеллы, *Umbella bella* Ma s l., для девона изученной нами территории являются формами, не часто встречающимися. По всей вероятности, представители этого рода являются характерными для верхнефранских и нижней части фаменских отложений платформы и образований фаменского яруса Казахстана.

У туберитин в позднем девоне развитие шло в основном в направлении увеличения размеров раковин. В разрезе позднедевонских образований сначала появляются *Tuberitina minima* Sul., а затем *Tuberitina malavkini* Mik h. Однокамерные туберитины, имеющие раковину более крупную, чем у *Tuberitina malavkini* Mik h., встречаются только в верхнефаменском подъярусе. Следует также отметить, что известные из девона туберитины имеют раковину, состоящую не более чем из двух камерок, расположенных линейно друг за другом.

Обзор развития фораминифер в девонский период позволяет выделить следующие группы видов: 1) виды с очень медленной эволюцией — с широким вертикальным и территориальным распространением; 2) виды с быстрой изменчивостью, пользующиеся широким территориальным и узким вертикальным распространением; 3) виды медленно эволюционирующие, не связанные генетически с более древними формами этого же бассейна, возможно иммигрировавшие, но с ограниченной продолжительностью жизни.

К первой группе относятся архесферы, вицинисферы, бисферы, в некоторой части паратураммины (*Parathuramina dagmarae* Sul., *P. heckeri* Antr., *P. suleimanovi* Lip.), гипераммины, аммодискусы, нодозинеллы и туберитины.

Ко второй группе может быть отнесена группа паратураммин (*Parathuramina radiata* Antr., *P. ltpinae* Antr., *P. magna* Antr.), услонии, уралинееллы, ректангулины и, возможно, шугурии и чердынцевеллы.

Третью группу видов образуют лягениды, наницеллы, калигеллы.

Формирование сообщества фораминифер, развитие и все особенности этой фауны в девоне необходимо рассматривать в единстве с возникав-

шими условиями осадконакопления в этот период. Картина распространения фораминифер в девоне, определенная связь встречаемости и состава комплексов форм с характером вмещающих их пород, а также рассмотренные нами некоторые вопросы развития девонской фауны фораминифер, позволяют высказать ряд суждений о связи их существования и развития с фациями девона.

Совершенно очевидным является отрицательное влияние на существование фораминифер привноса терригенного материала в зону обитания этих организмов. Поступление же грубого обломочного материала, видимо, вообще исключало возможность их обитания в этой зоне привноса. Так, в терригенных породах бавлинской свиты, живетского и франского ярусов фораминиферы не встречены. Живетские, кыновские и саргаевские глинистые известняки и мергели или вовсе не содержат фораминифер, или из последних встречаются лишь единичные вицинеферы и паратураммины мелких размеров.

В нижнефранских образованиях, представленных породами доманикового типа (шугуровская свита), в отложениях доманиковой свиты и аналогичных породах нижней части мендымской свиты фораминифер не встречено. Не обнаружены фораминиферы и в доломитах девона.

Основная масса фораминифер находится в известняках. Характерным при этом является отсутствие аглютинированных форм, строивших свои раковины из обломков пород. Раковины фораминифер, встреченных нами в девоне, имеют известковую стенку секреционного типа. Химические анализы карбонатных пород, содержащих фораминиферы, показывают, что это большей частью почти чистые известняки с ничтожным количеством нерастворимого остатка. Однако в известняках доманиковой фации фораминиферы отсутствуют. Вероятно условия накопления карбонатных пород в доманиковое время на изучаемой территории были неблагоприятными для существования фораминифер. Возможно, что это связано с сероводородным брожением в бассейне, о чем свидетельствует присутствие в отложениях доманиковой свиты сингенетического пирита.

Богатство, бедность или отсутствие фораминифер в некоторых известняках находятся также в определенной зависимости от состава и количества сопутствующих им представителей других групп фауны, а также флоры. В известняках, в сложении которых фораминиферы играют существенную роль, брахиоподы, головоногие, остракоды и представители других групп организмов встречаются редко, но часто наблюдается обилие водорослей. В тех же известняках, которые содержат много брахиопод, остракод, остатков криноидей и другой фауны — обычно бедна фауна фораминифер. В известняках, содержащих много птеропод, фораминиферы или отсутствуют, или очень редки. Так, например, в верхнефранском подъярусе в районе д. Верхне-Услон (Татария) в органогенно-обломочном известняке, содержащем остатки гониатитов, брахиопод, остракод, члеников криноидей и тентакулитов, из фораминифер встречены лишь немногочисленные зонодозарии. В известняке этого же возраста из района д. Туймазы (Башкирия), содержащем многочисленные спикулы губок, членики криноидей и остракоды, встречены лишь единичные *Vicinsphaera squalida* Antr. Здесь же в прослое известняка из этого же интервала, но располагающегося несколько выше и содержащего, кроме остатков гониатитов, остракод и криноидей, еще и остатки гирванелл, видовой состав фораминифер уже разнообразнее — обнаружены *Parathurammna heckeri* Antr., *Uslonia permira* Antr. gen. et sp. nov., *Nanicella* sp. и *Eonodosaria evlanensis* Lip. И это, видимо, не случайно, так как, например, в верхней части образований мендымской свиты и в отложениях верхнефранского подъяруса, которые характеризуются обычно присутствием большого количества остатков

сине-зеленых водорослей и нередко строматопор, сообщество фораминифер отличается особым богатством как в количественном, так и в качественном отношении. По этому поводу уместно здесь привести известный вывод о том, что в современных условиях «излюбленным местом обитания фораминифер являются заросли морских водорослей» (Кэшмен, 1933).

Отношение отдельных групп фораминифер к тем или иным фациям, при смене последних, в зависимости от благоприятности или неблагоприятности их как среды существования этих организмов, выразилось в следующем: 1) в исчезновении некоторых форм, 2) в появлении новых форм, 3) в расцвете большинства групп фораминифер при наиболее благоприятных условиях существования, 4) в подавлении отдельных групп и 5) в отсутствии фораминифер в условиях, не благоприятных для их существования.

Эти положения могут быть подтверждены следующими фактами. Условия, в которых отлагались глинистые известняки нижней части мандымской свиты, являлись благоприятными для существования ректангулин. При изменении условий в сторону, благоприятную для развития других групп фораминифер, как-то: наницелл, лягенид, саккамминид, — ректангулины исчезают.

Изменение условий в конце мандымского времени выразилось в установлении более свободной циркуляции вод и нормального газообмена, при которых отлагались органогенно-обломочные известняки, почти без примеси кластического материала, распространенные в верхней части мандымской свиты и значительной части верхнефранского подъяруса. Установление этих условий способствовало расцвету фауны фораминифер, выразившемуся в увеличении числа особей широко распространенных форм саккамминид, в возрастании размеров их раковин и в появлении новых видов. Так, увеличивается число экземпляров архесфер, вицинесфер, паратураммин; новыми видами являются *Uralinella bicamerata* Вук., *Uslonia permira* Антр. gen. et sp. nov., *Parathuramina polipora* Антр., *Caligella borovkensis* Антр. и др. При этом в условиях, благоприятных для прикрепленного образа жизни, получили развитие прикрепленные формы — уралинееллы, туберетины, услонии. Поэтому нахождение прикрепленных фораминифер в породе вместе с водорослями *Girvanella* и *Epiphyton* является весьма характерным. Одновременно в середине верхнефранского времени исчезают наницеллы.

В образованиях, являющихся свидетельством менее благоприятных условий обитания, фауна фораминифер носит отпечаток угнетенности. Так, в известняках живетского яруса, глинистых известняках и мергелях нижнефранского подъяруса и в доломитовых известняках фаменского яруса встреченные экземпляры фораминифер немногочисленны и имеют малые размеры.

Увеличение солёности бассейна в конце раннефранского времени и в раннефаменское время сказалось отрицательно на существовании фораминифер. Число видов значительно сократилось, а часть из них, вероятно, прекратила свое существование (*Uralinella*, *Uslonia*, *Caligella* и др.). Архесферы, вицинесферы и паратураммины, пользовавшиеся широким распространением в позднефранское время, были подавлены этой сменой условий, что выразилось в заметном сокращении числа и уменьшении размеров раковины экземпляров, встречающихся в прослоях известняков нижнефаменского подъяруса. Некоторые формы (лягениды) хотя и продолжали существовать, мигрировав в другие провинции, но на изучаемой территории в девоне более не появляются даже позднее, в верхнефаменское время, при восстановлении на этом участке условий, благоприятных для существования фораминифер.

На основании всего изложенного изменения условий осадконакопления и их влияния на фауну фораминифер в течение девонского периода

на изучаемой территории кратко можно характеризовать следующим образом.

1. В живетском веке и в пашийское время на территории Востока Русской платформы господствовали в основном условия, в которых отлагались мощные толщи кластических пород, — условия, неблагоприятные для жизни и развития фораминифер. Периодические кратковременные распространения фаций, благоприятных для накопления карбонатных пород в живетское, пашийское и кыновское время, оказались достаточными лишь для существования малочисленного и бедного по составу сообщества примитивных форм корненожек.

2. В саргаевское и доманиковое время условия также не благоприятствовали существованию фораминифер на изучаемой территории, благодаря чему в доманиковых отложениях фораминиферы вовсе отсутствуют, а в саргаевских они чрезвычайно редки.

3. Мендымское время охватывает период смены условий, при которых отлагались осадки доманикового типа, на условия моря нормальной солености с нормальным газообменом. В связи с этим к мендымскому времени и относится начало быстрого развития девонского комплекса фораминифер на Русской платформе.

4. Позднефранское время является временем господства наиболее благоприятных условий для существования и развития фораминифер в девоне на обширной территории Востока Русской платформы, временем расцвета фауны фораминифер девона этой территории.

5. В конце позднефранского времени и в раннефаменское время на изученной территории в бассейне преобладали условия повышенной солености (в разрезе подъярусов преобладают доломиты с линзами ангидрита и гипса), которые привели к обеднению родового состава и значительному сокращению численности фораминифер.

6. В позднефаменское время эти условия вновь сменились на более благоприятные для существования корненожек, но по богатству форм фаменский комплекс фораминифер уступает позднефранскому.

С другой стороны, выявив комплекс фораминифер девона, изучив его состав и особенности распространения видов, мы можем по фауне фораминифер судить об условиях осадконакопления в тех участках бассейна, где эти организмы обитали. Отсутствие фораминифер в породах наряду с другими факторами (характер породы, присутствие или отсутствие других остатков фауны и флоры), также может служить этим целям. Так, например, присутствие часто встречающихся лягенид в верхнефранских отложениях указывает на сравнительно небольшую глубину моря на рассматриваемой территории в позднефранское время. Глубины могли быть от 50 до 500 м, так как этими пределами ограничено распространение лягенид в области шельфа и верхней части континентального склона (Кешмэн, 1933).

Присутствие массовых, иногда породообразующих, остатков фораминифер в верхнефранских отложениях свидетельствует о характере бассейна верхнефранского времени как открытом неглубоком море нормальной солености со свободным газообменом. Сходные условия имелись на значительном протяжении и в позднефаменское время.

Обитавшие в девонском море в позднефранское время прикрепленные формы — уралинееллы, туберитины и условия, вместе с обычно одновременно встречающимися сине-зелеными водорослями, говорят о небольшой глубине бассейна в местах их поселений (не глубже 100—150 м) и о наличии очень слабых движений воды в зонах обитания этих организмов.

Наличие у встреченных в девонских образованиях фораминифер известковой стенки и отсутствие в разрезе девона изучаемой территории фораминифер с аглютинированной стенкой, говорит об относительном богатстве бассейна СаО во времена существования корненожек.

ЛИТЕРАТУРА

- Антропов И. А. Новые виды фораминифер верхнего девона некоторых районов Востока Русской платформы. Изв. КФАН, сер. геол., № 1, 1950.
- Бириня Л. М. Новые виды известковых водорослей и фораминифер пограничных слоев девона и карбона (этрень) в Южном Подмоскowie. Сов. геол., вып. 28, 1948.
- Быкова Е. В. Фораминиферы девона Русской платформы и Приуралья. Тр. ВНИГРИ, вып. 60, 1952.
- Виссарионова А. Я. Фауна фораминифер в девонских отложениях Башкирии. Башк. нефть, № 1, 1950.
- Крестовников В. Н. и Терентьева К. Ф. Материалы к изучению литологии девонских отложений Подмосковного бассейна. БМОИП, т. XI, вып. I, 1933.
- Крестовников В. Н. и Раузер-Черноусова Д. М. О фораминиферах из переходных от девона к карбону слоев (зона Etgeoungt) Казахстана, Южного Урала и Сам. Луки. ДАН СССР, т. XX, № 7—8, 1938.
- Кешмэн Д. Фораминиферы. Горно-геол.-нефт. изд-во, 1933.
- Липина О. А. Фораминиферы верхнего девона Русской платформы. Тр. ИГН АН СССР, сер. геол., вып. 119, 1950.
- Малахова Н. П. К вопросу о границе девонской и каменноугольной систем на западном склоне Южного Урала. ДАН СССР, т. 61, № 4, 1948.
- Михайлов А. В. О палеозойских Ammodiscidae. Сб. нижнепал. отлож. сев.-зап. крыла Подм. бассейна. ЛГУ, № 3, 1939.
- Михайлов А. В. К характеристике родов нижнекаменноугольных фораминифер территории СССР. Сб. нижнекам. отлож. сев.-зап. крыла Подм. бассейна ЛГУ, № 3, 1939.
- Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР, ч. I. Составили Д. М. Раузер-Черноусова и А. В. Фурсенко. ОНТИ, 1937.
- Раузер-Черноусова Д. М. Материалы к фауне фораминифер каменноугольных отложений центрального Казахстана. Тр. ИГН АН СССР, вып. 66, сер. геол. (№ 21), 1948.
- Раузер-Черноусова Д. М., Виссарионова А. Я., Глебовская Е. М., Гроздилова Л. П., Липина О. А., Сулейманов И. С., Чернышева Н. Е. Стратиграфия и фораминиферы нижнего карбона Русской платформы и Приуралья. Тр. ИГН АН СССР, вып. 62, 1948.
- Рейтлингер Е. А. Кембрийские фораминиферы Якутии. БМОИП, отд. геологии, т. XXIII, вып. 2, 1948.
- Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы. Тр. ИГН, вып. 126, геол. серия (№ 47), 1950.
- Решения Всесоюзного совещания по выработке общей унифицированной схемы стратиграфии девонских и додевонских отложений Русской платформы и Западного склона Урала, состоявшегося во ВНИГРИ 26 февраля—3 марта 1951 г. Гостоптехиздат, 1951.
- Саркисян С. Г. и Теодорович Г. И. Обзор фаций девонских отложений Волго-Уральской области. Сов. геол., № 38, 1948.
- Сулейманов И. С. Новые виды мелких фораминифер из турнейского яруса ишимбаевского нефтеносного района. ДАН СССР, т. 48, № 2, 1945.
- Сулейманов И. С. О некоторых нижнекаменноугольных фораминиферах Стерлитамакского района. Тр. ИГН АН СССР, сер. геол., вып. 62, 1948.
- Фурсенко А. В. Об эволюции фораминифер в связи с проблемами стратиграфии нефтяных месторождений. Вестник ЛГУ, № 2, 1950.
- Чернышева Н. Е. К стратиграфии нижнего карбона Макаровского района Южного Урала по фауне фораминифер. БМОИП, т. 18 (5—6), 1940.

Ч. А. ТАИРОВ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР В ОТЛОЖЕНИЯХ АПТСКОГО И АЛЬБСКОГО ЯРУСОВ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЗЕРБАЙДЖАНА И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Детальное микрофаунистическое исследование отложений нижнего мела Северо-Восточного Азербайджана имеет важное значение при геологопоисковых работах на нефть и газ.

С целью уточнения стратиграфии нижнемеловых отложений в указанном районе нами были произведены микропалеонтологические исследования отложений аптского и альбского ярусов ряда разрезов как Северного Кобыстана, так и Прикаспийского района.

Материалами наших исследований являлись образцы пород из структурных и поисковых (глубоких) скважин и полевых сборов. Изучены разрезы Северного Азербайджана и Прикаспийского района.

Аптский ярус К ханагинской свите, впервые выделенной и названной так М. Ф. Мирчинком (1931), в 1930 г. Д. И. Джафаров, Д. А. Агаларова и Д. М. Халилов относили на Юго-Восточном Кавказе не верхнюю часть апта, а весь аптский ярус. Таким образом, микрофаунистическая характеристика носила общий описательный характер для всего апта. В результате этого ханагинская свита (верхний апт) и септариевый горизонт (нижний апт) каждый в отдельности микрофаунистически не были охарактеризованы, а нижняя граница аптского яруса с барремом оставалась невыясненной. Нижняя часть апта и весь барремский ярус по литологическим признакам четко не различаются, вследствие чего ранее они были объединены М. Ф. Мирчинком (1931) в халчайскую свиту. Позже Н. Б. Вассоевич, В. Е. Ханин и В. А. Гроссгейм (1951) отнесли к халчайской свите лишь барремский ярус.

Нижний апт сложен светло-серыми, темно-серыми, известковистыми глинами, местами песчанистыми и с прослоями серого тонкозернистого песчаника.

Макрофауна представлена в основном нижеаптскими белемнитами, которые определены Г. Я. Крымгольцом и Д. М. Халиловым.

Отложения всего аптского яруса изученных разрезов Северного Кобыстана (Астраханка, Дибрар, Сарыдашчай, Зорат-Хейбери, Цирбейли) и Прикаспийского района (Советабад, Ситалчай-Яшма, Кешчай, Тегчай, Нардаранский овраг), за исключением площади Худат, где эти отложения микрофаунистически недостаточно охарактеризованы из-за отсутствия характерных (руководящих) форм, содержат богатую ассоциацию фораминифер как песчанистых (агглютированных), так и известковистых. Песчанистые фораминиферы играют существенную роль в расчленении аптских отложений. Нельзя отрицать также роль ассоциаций известковистых фораминифер, которые уточняют и дополняют стратиграфические данные по песчанистым фораминиферам.

Из общего списка фауны песчаных и известковых фораминифер нижнего апта (септариевый горизонт) Северо-Восточного Азербайджана руководящими коррелятивами являются следующие формы: *Ammodiscus spirillinaformis* Таиров, *Ammobaculites inaequalis* Таиров, *Trochammina robusta* Таиров, *Verneuilinella azerbaijanica* Таиров, *Gaudryina elongata* Таиров, *Bifarina aptica* Таиров и др.

Верхний апт литологически представлен чередованием красных и зеленых, зеленовато-серых известковых глин с редкими прослоями мергелей и очень редкими прослоями песчаников.

Из макрофауны А. Г. Халиловым определены *Neohibolites cf. semicanaliculatus* Blainv., *Aucellina cf. caucasica* Buch. и др.

Из песчаных и известковых фораминифер наиболее характерными являются *Gaudryina textulariformis* Таиров, *G. bulloides* Таиров; из планктонных фораминифер — *Globigerina infracretacea* Glaes. (в большом количестве), *G. globigerinellinoides* Subb. и др.

Таким образом, как нижняя, так и верхняя части апта содержат ассоциации руководящих и сопутствующих песчаных и известковых форм.

Анализируя всю фауну фораминифер, приходим к заключению, что ее можно разделить на две группы: 1) руководящие формы, 2) сопутствующие формы.

Сопутствующие формы в свою очередь делятся на: а) встречающиеся как в нижнем, так и в верхнем апте, т. е. в пределах всего яруса, б) встречающиеся в нижнем апте и подстилающих отложениях неокома и в) встречающиеся в верхнем апте и перекрывающих отложениях альба и сеномана.

Альбский ярус. Установление всех отделов альбского яруса Юго-Восточного Кавказа принадлежит Н. Б. Вассоевичу (1938). Этот автор в 1936—1937 гг. установил наличие аналогов свиты Нафтис-Хеви (альб в Кахетии) и в том числе ауцеллинового горизонта (верхней части верхнего альба) в разрезе меловых отложений Дибрарской фациальной области. К аналогам свиты Нафтис-Хеви Н. Б. Вассоевич отнес пестроцветную глинистую пачку, залегающую между красноцветной толщей апта (ханагинской свитой) и горизонтом кюлюлинских песчаников (нижней части верхнего альба).

Микрофаунистическое исследование альбских отложений проводилось Д. И. Джафаровым и Д. А. Агаларовой в 1949 г. Эти авторы дали характеристику разрезов альбских отложений Азербайджана. Наши исследования дополнили и уточнили данные предыдущих исследователей, которые отмечали очень бедную ассоциацию песчаных и известковых фораминифер в отдельных свитах и горизонтах альбского яруса, а в некоторых разрезах полное отсутствие их.

Новые исследования позволили выявить дополнительно новые виды и разновидности агглютинированных (преимущественно) и известковых фораминифер; некоторые из них являются руководящими. Кроме того, нами впервые микрофаунистически был охарактеризован ряд новых разрезов альбского яруса Северного Кобыстана и Прикаспийского района.

Отложения альбского яруса всех изученных разрезов Северного Кобыстана (Астраханка, Дибрар, Сарыдашчай, Зорат-Хейбери, Пирбейли) и Прикаспийского района (Советабад, Ситалчай-Яшма, Яшма, Тегчай, Гядысу) не везде представлены всеми свитами и горизонтами и не в одинаковой степени охарактеризованы микрофауной.

К отложениям нижнего и среднего альба относится алтыгачская свита. Нижняя часть верхнего альба представлена горизонтом кюлюлинских песчаников, а верхняя — ауцеллиновым горизонтом. Нижний — средний альб (алтыгачская свита) сложен чередованием красноватобурых и зеленовато-серых, серых, плотных, в основном некарбонатных

глин. Макрофауна представлена белемнитами (определение Г. Я. Крым-гольца): *Neohibolites strombecki* Müll., *N. strombeckiformis* Stolley, *N. minor* Stolley, *N. minimus* List.

Отложения нижнего и среднего альба микрофаунистически охарактеризованы на площадях: Астраханка, Дибрар, Сарыдашчай, Зорат-Хейсери, Пирбейли (Северный Кобыстан), Советабад, Гядысу, Тегчай (Прикаспийский район).

Алтыгачская свита характеризуется следующей ассоциацией песчаных и известковых фораминифер (при большом количественном содержании всех видов): *Rhizammina indivisa* H. V. Brady, *Ammodiscus giganteus* Mjatljuk var. *cretacea* Tairov, *Ammobaculites albiensis* Tairov, *Gaudryina filiformis* Bertelin, *G. agglutinans* Tairov, *Pelosina complanata* Franke, *Bigenerina elongata* Tairov, *B. alternans* Tairov, *Bifarina sovetaবাদica* Tairov и др.

Следует отметить, что нижний альб в так называемой Хизинской подзоне (т. е. в фациальной области северного склона Большого Кавказа) представлен почти так же, как и в Дибрарской фациальной области. Но здесь в низах алтыгачской свиты появляются прослои, обогащенные карбонатом кальция. Особенно заметно это становится в верхах свиты, которые выделяются Н. Б. Вассоевичем в «танкаласинский горизонт», представленный в чисто мергельной фации. Здесь же появляются довольно частые прослои грубокластических пород, например, микроконгломератов. Последние имеются также и в горизонте кюлюлинских песчаников (нижней части верхнего альба), тогда как сами песчаники в этой подзоне приобретают более мелкозернистый характер.

Отложения среднего альба, т. е. верхней части алтыгачской свиты (танкаласинский горизонт), представлены в основном мергелем и микрофаунистически охарактеризованы лишь только на площади Советабад (Прикаспийского района). На других площадях они по микрофауне не отличаются от нижнего альба или представлены очень бедной ассоциацией микрофауны; литологически они не отличаются от отложений алтыгачской свиты и относятся к ней. Танкаласинский горизонт содержит ряд песчаных и известковистых фораминифер: *Heterostomella alizade* Djaff., *Clavulina gaultina* Moros., *Verneuilina agalarovae* Djaff., *Ramulina aculata* Wright, *Pleurostomella subbotinae* Djaff., *Eponides chaililovi* Djaff. и др.

Некоторые из указанных в списке форм начали свое существование еще в раннем альбе (*Heterostomella*, *Clavulina*, *Verneuilina*).

Нижняя часть верхнего альба (горизонт кюлюлинских песчаников) литологически представлена песчаниками серыми, светло-серыми, местами со светло-зеленоватым и розовым оттенками, мелкозернистыми.

Из макрофауны А. Г. Халиловым определены *Hoplites dentatus* Sow., *H. cf. jacksonensis* Nik. и др.

Отложения горизонта кюлюлинских песчаников микрофаунистически охарактеризованы на площадях Пирбейли, Дибрар (Северный Кобыстан), Яшма и Советабад (Прикаспийский район).

Горизонт кюлюлинских песчаников содержит следующую ассоциацию песчаных и известковистых фораминифер: *Reophax lageniformis* Charnt., *Ammobaculites aequalis* (Roemer), *Ammodiscus incertus* (Orb.), *Haplophragmoides rosaceus* Subb., *Eponides chaililovi* Djaff. (единично), *Globigerina globigerinellinoides* Subb. и др.

Кроме того, в этих отложениях встречаются радиолярии (крупных, средних и мелких размеров, сферической, дисковидной и башенковидной формы). Из них определены *Porodiscus* sp., *Cenosphaera* sp., *Spongodiscus* sp., *Lithocampe* sp.

Следует отметить плохую сохранность этих радиолярий как сферических, так и дисковидных по сравнению с радиоляриями верхнемеловых отложений, в частности с сеноманскими и туронскими.

Верхняя часть верхнего альба (ауцеллиновый горизонт) сложена темно-серыми плотными оскольчатыми глинами и темными аргиллитами, а нижняя часть зеленовато-серыми алевролитами.

Макрофаунистически ауцеллиновый горизонт представлен следующими формами (определение А. Г. Халилова): *Aucellina gryphaeoides* Sow., *Neohibolites stylioides* Reppg., *Exogyra conica* Sow.

Отложения ауцеллинового горизонта микрофаунистически охарактеризованы на площадях Пирбейли, Дибрар (Северный Кобыстан), Совет-абад и Ситалчай-Яшма (Прикаспийский район).

АПТ		Альб		
Нижний	Верхний	Нижне-средний	Верхний	
			Нижняя часть	Верхняя часть
		<i>Ammobaculites aequalis</i> (Roemer)		
<i>Ammobaculites inaequalis</i> sp. nov.				
		<i>Ammobaculites albiensis</i> sp. nov.		
		<i>Ammobaculites albiensis</i> sp. n. var.		

Рис. 1. Схема эволюционного развития видов рода *Ammobaculites* Северо-Восточного Азербайджана в апте и альбе

Ауцеллиновый горизонт содержит следующую ассоциацию микрофауны: *Hyperamminoides subbotinae* Tairov, *Glomospira gaultina* Berthelin, *G. gordialis* (Park. et Fon.), *Hormosina* aff. *ovulum* (Grzyb.), *Placopsilina subbotinae* Tairov, *Anomalina* ex gr. *ammonoides* Reuss и др. Встречаются здесь также радиолярии (сферической и дисковидной формы, мелких размеров, в большом количестве). Из них определены только *Porodiscus* sp., *Spongodiscus* sp.

Указанные в списке фауны фораминиферы встречаются не в таком большом количестве экземпляров, как например, в нижнем и среднем альбе. Как видно, по видовому и количественному составу ассоциация микрофауны горизонта кюлюлинских песчаников тождественна ассоциации ауцеллинового горизонта.

Если отложения всего апта, а также и нижнего и среднего альба не содержат радиолярий, то последние встречаются в верхнем альбе (как

в низах, так и в верхах): *Heterostomella alizade* Djaff., *Pleurostomella subnodosa* Reuss, *P. obtusa* Berthelin, *Eponides chalilovi* Djaff. и некоторые другие песчанистые и известковистые фораминиферы, встречающиеся в отложениях альбского яруса, отмечены также в низах сеномана.

Повсеместное изучение распространения фораминифер в отложениях нижнего мела, в частности аптского и альбского ярусов Северо-Восточ-

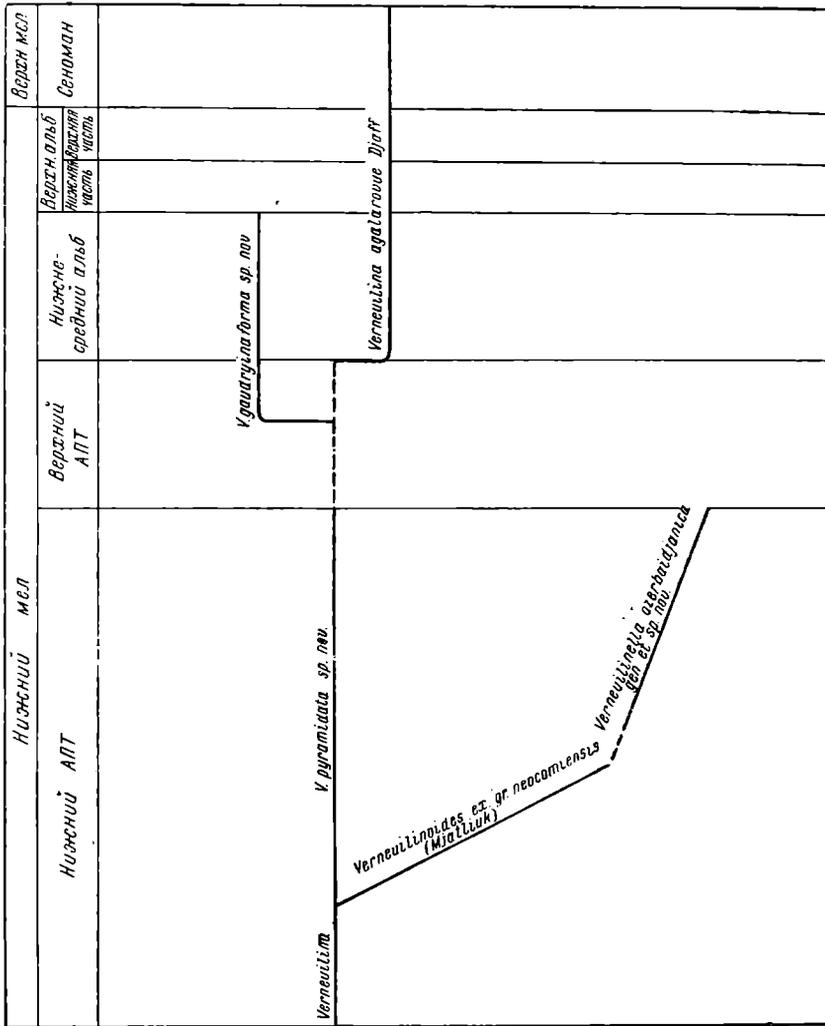


Рис. 2. Схема эволюционного развития видов рода *Verneuilina*, *Verneuilinoides* и *Verneuilinella* Северо-Восточного Азербайджана в апте и альбе

ного Азербайджана, позволило автору дать схемы эволюционного развития шести родов (см. схемы 1—4) песчанистых фораминифер из семейств Verneuilinidae (*Verneuilina*, *Verneuilinoides*, *Verneuilinella*, *Gaudryina*), Trochamminidae (*Trochammina*), Lituolidae (*Ammobaculites*), виды которых имеют руководящее значение в расчленении вышеуказанных отложений.

На основе вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Отложения нижнего мела в основном отличаются от юрских по появлению большого количества песчанистых форм и по частичному исчезновению некоторых представителей известковистых фораминифер (Lagenidae, Epistominidae, Ophthalmitidae и др.). В отложениях нижнего мела широкое распространение приобретают как в количественном, так и в видовом отношении песчанистые фораминиферы.

2. Отложения аптского и альбского ярусов Северного Кобыстана и Прикаспийского района Северо-Восточного Азербайджана содержат богатую и характерную фауну фораминифер как песчанистых, так и известковистых. К песчанистым относятся в основном представители семейств *Astrorhizidae*, *Rhizamminidae*, *Hyperamminidae*, *Reophacidae*, *Ammodiscidae*, *Lituolidae*, *Trochamminidae*, *Verneuilinidae* и др.; к из-

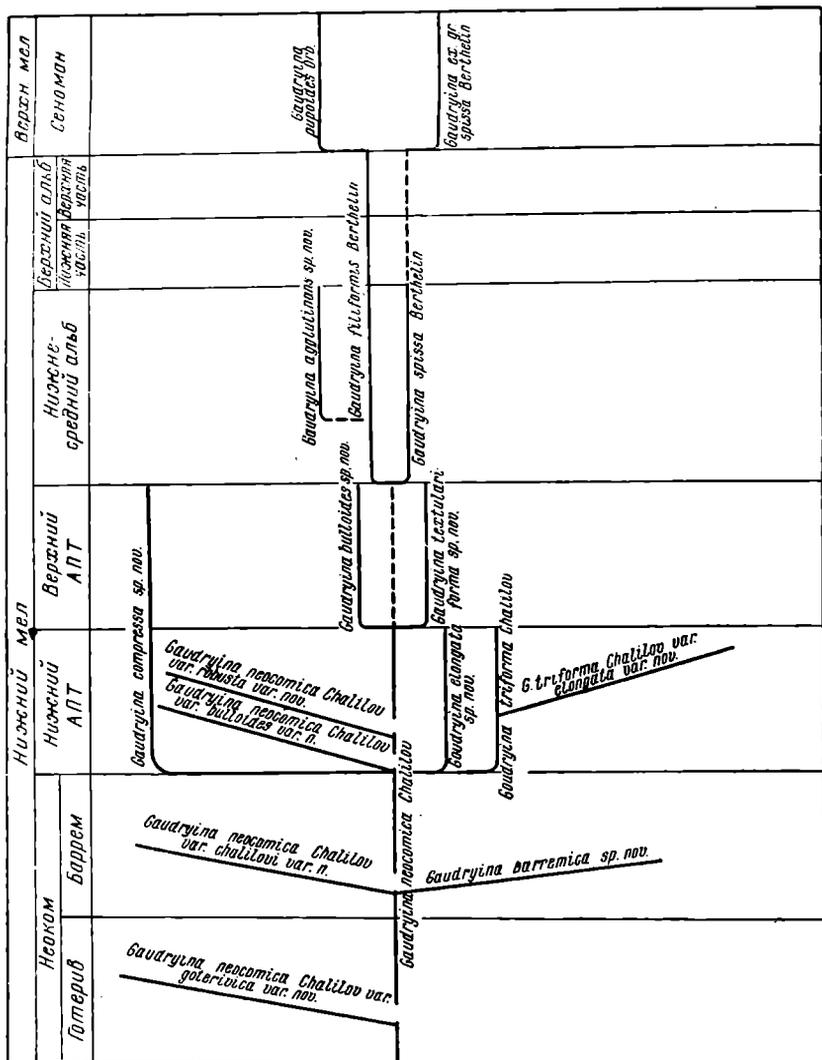


Рис. 3. Схема эволюционного развития видов рода *Gaudryina* Северо-Восточного Азербайджана в раннем мелу

вестковистым — *Globigerinidae*, *Lagenidae*, *Anomalinidae*, *Ellipsoichinidae*, *Polymorphinidae*, *Buliminidae*, *Rotaliidae*, *Epistominidae*.

3. В расчленении аптского яруса на два подъяруса в основном существенную роль играют представители семейств *Ammodiscidae*, *Verneuilinidae*, *Trochamminidae*, *Lituolidae*, *Textulariidae*, *Globigerinidae*, *Buliminidae*, *Rotaliidae*, а также других семейств (*Rhizamminidae*, *Astrorhizidae*, *Miliolidae* и др.), которые являются сопутствующими и дополняют состав руководящих комплексов обоих подъярусов. Для хангинской свиты характерно наличие и планктонных фораминифер.

4. В расчленении альбского яруса на свиты и горизонты определяющую роль играют комплексы песчанистых и известковистых форм из семейств *Rhizamminidae*, *Hyperamminidae*, *Reophacidae*, *Ammodiscidae*,

Lituolidae, Verneulinidae, Valvulinidae, Textulariidae, Placopsilinidae, Rotaliidae, Ellipsoichinidae, а также Polymorphinidae.

5. Следует отметить, что при расчленении верхней части альбского яруса на отдельные горизонты комплексы песчанистых и известковистых фораминифер дополняются представителями радиолярий (сферических, дисковидных, башенковидных форм, крупных, средних и мелких размеров).

6. Кроме руководящих коррелятивов, в составе комплекса фауны фораминифер нижнего альба содержатся и такие формы, которые являются не только в верхнем апте, но также и в нижней его части.

Нижний мел				Верхний мел	
Неоком		АПТ		Альб	
Готерив	Баррем	Нижний	Верхний	Нижний	Верхний
				Нижне-средний	Верхний
				Низы	Верху
					Сеноман
					Нижний

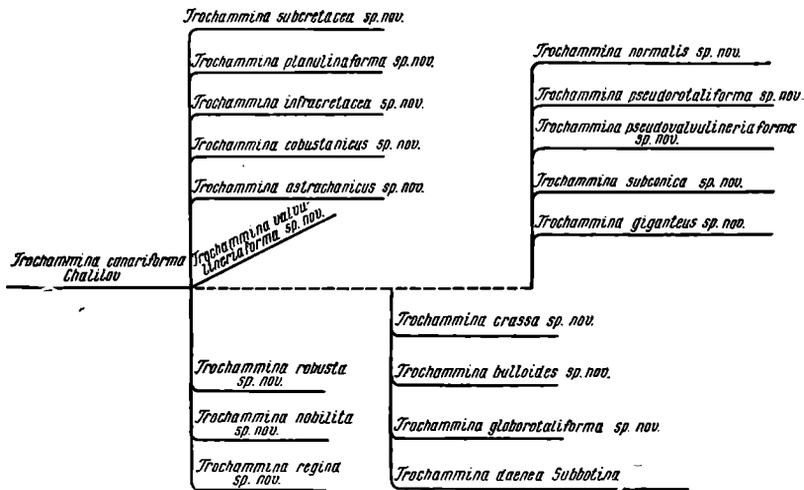


Рис. 4. Схема эволюционного развития видов рода *Trochammina* Северо-Восточного Азербайджана в раннем мелу

7. Присутствие некоторых фораминифер в составе руководящего комплекса отложений верхнего альба, а также присутствие радиолярий, дает нам возможность высказаться за генетическую связь микрофауны сеномана и альба.

8. Следует отметить, что в отложениях аптского и альбского ярусов Северного Кобыстана и Прикаспийского района встречаются представители семейства Miliolidae, но они не имеют корреляционного значения для расчленения этих отложений и лишь дополняют общий список микрофауны, встречаемой в вышеуказанных отложениях.

9. Среди изученной фауны фораминифер выявлено 74 новых видов и разновидностей. Некоторые из них являются руководящими, а остальные — только сопутствующими. Они не только дополняют данные для расчленения аптского и альбского ярусов Северного Кобыстана и Прикаспийского района Северо-Восточного Азербайджана, но также уточняют границы этих ярусов как с нижележащими (барремский ярус), так и с перекрывающими (сеноманский ярус) отложениями.

10. Для успешного и правильного решения вопросов определения возраста следует уделить внимание не только отдельным коррелятивам, но и всему составу комплексов руководящих и сопутствующих форм.

11. При определении и уточнении стратиграфического возраста пород, а также при определении и уточнении границ разновозрастных от-

ложений необходимо уделять внимание не только руководящим формам и другим второстепенным коррелятивам, но и всем сопутствующим формам (в том числе фораминиферам, радиоляриям, остракодам). Только таким путем мы можем проследить за развитием, распространением (как по вертикали, так и по горизонтали), изменением (в основном морфологическим) отдельных форм или же определенных ассоциаций песчаных и известковых фораминифер и радиолярий.

Нельзя забывать, что некоторые формы, имеющие широкое вертикальное распространение, не во всех разновозрастных отложениях имеют широкое горизонтальное распространение. Поэтому тщательное и последовательное прослеживание этих форм дает возможность правильного установления развития, изменения и исчезновения отдельных форм и ассоциаций в пределах их вертикального распространения. Если эти факторы связаны с литологической изменчивостью отложений, то следует выяснить вопросы биохимического характера и вопросы экологии для отдельных бассейнов.

12. Количество видов песчаных фораминифер в отложениях аптского яруса, в частности, нижнего апта, более резко увеличено, чем в барреме, где представители семейства *Lagenidae* достигли бурного расцвета. С нижнего апта они уступают свое место преимущественно песчаным фораминиферам, а также некоторым семействам известковых фораминифер, в частности *Rotaliidae*, *Globigerinidae*. Это положение наблюдается и в альбе, так как с нижнего альба продолжается относительное сокращение представителей семейства *Lagenidae* и увеличение количества песчаных фораминифер (особенно в нижнем и среднем альбе).

13. Расчленение аптского и альбского ярусов на отдельные свиты и горизонты по фауне фораминифер и сопоставление этих отложений не только по Северо-Восточному, но и по всему Азербайджану, имеет важное научное и практическое значение в деле геологоразведочных и стратиграфо-палеонтологических работ.

В. И. БАРЫШНИКОВА

РАЗВИТИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ФОРАМИНИФЕР В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ДОНА

В течение ряда лет кафедра исторической геологии и палеонтологии Саратовского государственного университета совместно с Научно-исследовательским институтом геологии проводила геологическую съемку территории бассейна среднего течения Дона и его крупнейших притоков Хопра, Медведицы, Богучара, Северного Донца и Чира.

Изученная территория отличается широким распространением палеогеновых отложений, которые почти повсеместно перекрывают верхнемеловые породы.

Из верхнемеловых отложений описываемого района изучена фауна фораминифер. При этом образцы для исследования отбирались в большинстве случаев из стратиграфических горизонтов, возраст которых был установлен на основании данных макрофауны.

При изучении фораминифер удалось выделить различные их комплексы, приуроченные к определенным стратиграфическим горизонтам, отражающим изменения фациальной обстановки в тот или иной отрезок геологического времени.

Геологическая история позднемелового бассейна начинается со времени сеноманской трансгрессии, когда на всей изученной площади устанавливается морской режим. До сеноманской трансгрессии, по-видимому, существовали континентальные условия, обусловившие перерыв в осадконакоплении. Как результат этого перерыва на породах альба залегает фосфоритовый горизонт, в котором найдены кости рептилий, позвонки рыб и остатки древесины.

Глубина сеноманского бассейна, судя по гранулометрическому составу песков, состоящих преимущественно из средне- и разномелкозернистых компонентов, была небольшой, хотя и не везде одинаковой. Наибольшие глубины моря, вероятно, были в районе бассейна Хопра, так как здесь наблюдаются значительные мощности сеномана и более тонкий гранулометрический состав песков и алевролитов. Фаунистические остатки встречены были только в мелкозернистых песках и алевролитах.

Среди фораминифер наибольшее значение имеют планктонные — *Globigerinella*, *Rotundina*, *Globigerina*, *Gümbelithria*, *Gümbelina*, отличающиеся исключительно мелкими размерами раковинок, не превышающими 0,1 мм. Бентонные формы также мелких размеров, но они или хорошо орнаментированы или имеют толстую стенку раковины (*Bolivinita eouvigeriniformis* Keller). Редко встречающиеся крупные *Anomalina*, *Cibicides* имеют фарфоровидную раковинку с дополнительными укрепляющими ее прочностью образованиями.

При изучении распространения современных радиолярий и фораминифер В. А. Догель отмечает следующую закономерность: в более теплых, поверхностных частях воды встречаются лишь мелкие виды пела-

гических корненожек, которые в условиях менее плотной воды могут вести планктонный образ жизни, тогда как с глубиной температура воды понижается, увеличивается ее плотность, повышается коэффициент трения, а следовательно, здесь уже могут «парить» и более крупные виды.

Если исходить из этого положения, то становится очевидным, что мелкие планктонные формы из семейства Globigerinidae могли обитать в условиях мелкого хорошо прогреваемого участка моря, где крупные формы не могли существовать, а следовательно, и отложиться в осадок. Фарфоровидные, орнаментированные раковины также могут указывать на условия мелководности и значительной подвижности осадка неритовой зоны.

Встреченная в этих же породах фауна пеллеципод разнообразного видового состава, среди которых присутствуют формы с толстыми, массивными стенками (*Exogyra*, *Ostrea*) много «шипастых» и ребристых *Pecten*, *Neithea*, также говорит о мелководности сеноманского бассейна на территории среднего течения Дона.

Видовой состав микрофауны сеноманских отложений резко отличается от ассоциаций фораминифер, развитых в альбе изученного района и Поволжья. Здесь совершенно отсутствуют многочисленные альбские *Vaginulina*, *Cristellaria*, *Haplophragmoides*, а широкое распространение получают виды и роды, впервые появившиеся только с начала сеномана.

По-видимому, сеноманская фауна фораминифер не связана генетически с альбской ассоциацией простейших этих районов, так как здесь нет сколько-нибудь сходных общих видов.

В настоящее время работами ряда исследователей установлено, что в сеноманский век происходило широкое сообщение между морями Прикаспийской депрессии, Днепровско-Донецкой впадины и Поволжья.

Поэтому естественно предположить, что описываемые сеноманские фораминиферы вместе с сеноманской трансгрессией проникли из южных районов, т. е. из области Прикаспийской впадины Кавказа. Об этом свидетельствует тот факт, что в районе последней находятся более глубоководные осадки и в составе фауны фораминифер альба этого района в отличие от поволжских имеются формы, широко распространенные в сеномане изучаемого района представители семейств Anomalinidae, Globigerinidae. Кроме того, в альбских отложениях Юго-Западного Кавказа (р. Хоста) В. Г. Морозовой обнаружены такие виды, как *Gyroidina michaliniana* (Orb.), *G. nitida* (Reuss), *Anomalina* ex gr. *ammonoides* (Reuss), распространенные уже в сеномане бассейна Хопра.

В туронский век, по-видимому, происходит дальнейшая трансгрессия морского бассейна, так как все наиболее возвышенные участки, не покрывавшиеся в сеноманское время водой, оказались погруженными под уровень моря. Так, в западных и северо-западных участках территорий туронские отложения залегают на каменноугольных породах и даже на докембрийских гранитах. Наступление морского бассейна на сушу, вероятно, не было равномерным, так как повсюду отложения туронского века лежат на размытой поверхности сеномана. В основании турона и в верхнем сеномане залегают горизонты желваковых фосфоритов. Выше этих горизонтов прослеживается песчанистый мел с глауконитом, мелкими желваками фосфоритов. Как правило, в этом слое содержатся фосфоритизированные ядра брахиопод и пеллеципод, главным образом представителей сеноманской фауны — *Exogyra conica* Sow., *Terebratula*, *Actinocamax* и др. Вместе с этим здесь встречаются и раковины туронских видов — *Inoceramus lamarcki*, *Spondylus striatus*, *Pycnodonta nikitini* и др.

По-видимому, фациальная обстановка туронского времени была существенно иной, чем в сеномане. Если в сеномане повсеместным распространением пользуются песчано-глинистые, глауконитовые породы, то в туроне они сменяются карбонатными, мергельно-меловыми.

Изучая послойно разрез сеноманских и туронских пород, автору удалось наблюдать изменение состава комплекса фораминифер.

В период наступления туронского моря, когда размывались сеноманские отложения и отлагался «песчаный» мел, фораминиферы обитали в небольшом количестве и отличались однообразным видовым составом и небольшими размерами раковин. Большинство видов, очевидно, перешло сюда из сеноманского бассейна, однако целый ряд распространенных в сеномане форм — *Gümbelithria cenomana* (Keller), *Anomalina cenomana* Brotzen, *Globigerina infracretacea* Glaessner, по-видимому, вымирает, так как в вышележащих отложениях они не встречаются. Из новых видов здесь появляются *Bolivinita elongata* Park. et Jop., *Anomalina kelleri* Mjatl., как нам кажется, генетически тесно связанные с сеноманскими *Bolivinita eovigueriniformis* Keller, *Anomalina schlonbachi*.

Со времени установления морского бассейна туронского времени на огромной территории юга Русской платформы в районе бассейна среднего течения Дона повсюду отлагается белый чистый писчий мел довольно значительной мощности.

Белый писчий мел содержит многочисленную фауну фораминифер, которая имеет однообразный состав на всей территории распространения этих пород. Б. М. Келлер при сравнении туронского комплекса фораминифер Днепровско-Донецкой впадины с фораминиферами турона Западной Европы отмечает большое сходство этих комплексов. Также большое сходство туронских ассоциаций Днепровско-Донецкой впадины, Поволжья и бассейна Дона отмечается исследователями, занимающимися изучением фораминифер мела этих районов. В составе комплекса фораминифер входит большое количество форм, распространенных в нижних горизонтах турона и сеномана. Но формы эти испытывают здесь как бы «расцвет». Представлены они большим количеством видов и индивидуумов, раковины их довольно крупных размеров и имеют плотную, но довольно прозрачную стенку. Особенно крупных размеров достигают представители родов *Globotruncana*, *Rotundina*, *Cristellaria*, *Arenobulimina*.

Кроме видов, перешедших сюда из сеномана, получили широкое развитие и целый ряд новых представителей, таких как *Bifarina regularis* Keller, *Spiroplectommina praelonga* (Reuss), *Reussella kelleri* Vassilenko, *Stensiöina praexculpta* (Keller). Родство этих видов с представителями из нижней части турона и сеномана не установлено; вероятно, появились они в результате миграций, которые обычно широко происходят во время морских трансгрессий. Естественно предположение, что в туронское время было широкое сообщение между морями, покрывающими Русскую платформу и прилежащие к ней районы, так как состав комплекса фораминифер одинаков.

Столь пышное развитие фауны фораминифер, преимущественно с известковым скелетом, с большим количеством планктонных представителей, очевидно, следует объяснять наличием наиболее благоприятных условий для развития этой фауны.

При наблюдении над образом жизни современных фораминифер было установлено, что планктонные фораминиферы являются теплолюбивыми, почти исключительно тропическими (только 2 вида из 30 проникают в холодные воды), животными. Излюбленным же местопребыванием бентонных представителей являются заросли морских водорослей вблизи побережий, коралловых рифов. У этих форм стенки раковины толстые, прочные, обычно они прикрепляются к водорослям.

и имеют плоскую или вогнутую сторону. Раковин фораминифер в этих районах настолько много, что скопления их образуют известковый песок или составляют одну из основных составных частей коралловых рифов. В более глубоких участках морей на глубинах 100—200 м в области сублиторали и псевдоабиссали также встречается большое количество фораминифер, но по своему составу отличающихся от обитателей побережья наличием большого количества планктонных форм. Бентонные представители здесь имеют раковину с более тонким прозрачным скелетом, как правило, у более глубоководных форм она несколько крупнее, иногда в 2—2,5 раза, чем у представителей, обитающих в прибрежной области.

Наиболее массовое скопление и распространение фораминифер в современных бассейнах наблюдается в тропической области, меньшее количество их встречается в арктической и бореальной провинциях.

Как показано исследованиями А. Виноградова, важным фактором при распределении организмов в гидросфере является содержание в воде CaCO_3 . Так, в тропических областях океанические воды находятся в состоянии насыщения или перенасыщения углекислым кальцием. Вследствие этого в водоемах с высокой температурой воды имеются особенно благоприятные условия для существования организмов, имеющих скелет, состоящий из углекислого кальция (известковые водоросли, фораминиферы). В холодных же областях океана, где имеет место недонасыщение воды CaCO_3 , значительно уменьшается группа карбонатонакопителей, преобладают формы с хитиновым и кремневым скелетом.

Таким образом, наиболее благоприятной обстановкой для существования фораминифер с известковым скелетом являются условия тропической области с глубинами не свыше 50—100 м.

По-видимому, условия теплого неглубокого моря были и во время отложения белого писчего мела турона. В этом море обитало большое количество кокколитофорид и фораминифер, составляющих основную часть осадка этого времени. По данным Н. М. Страхова, типичный мел содержит до 95—98% CaCO_3 , сложенного частью органическими остатками (кокколитами, рабдолитами, фораминиферами и др.), частью порошкообразным кальцитом. При этом на долю кокколитофорид приходится от 10 до 75%, фораминифер — от 4—6 до 40%.

Естественно, что в водоемах с высокой температурой воды, где наблюдается насыщение или перенасыщение углекислым кальцием, в осадок будет отлагаться как порошкообразный кальцит, так и значительное количество организмов, имеющих известковый скелет.

Б. М. Келлер при анализе турон-коньякской ассоциации фораминифер Днепровско-Донецкой впадины указывает, что общий характер фораминифер этих отложений говорит за тепловодность и мелководность бассейна, так как здесь им были встречены формы, имеющие большое сходство с мелководными видами современных тропических морей, — *Reussella* aff. *spinulosa* (Reuss), *Gyromorphina allomorphinoides* (Reuss) и др.

Приведенные выше особенности комплекса фораминифер (большое количество планктонных форм, сравнительно крупные размеры раковин как пелагических, так и бентонных представителей, плотная, но прозрачная стенка, качественное и количественное разнообразие сообщества, наличие тепловодных форм), говорят о том, что в туронское время на территории бассейна среднего течения Дона существовал тепловодный морской бассейн с глубиной, соответствующей области сублиторали в 200 м или даже несколько глубже, в котором обитало большое количество известковых жгутиковых фораминифер, остракод и других представителей фауны.

Остатки огромных толстостенных раковин иноцерамов также говорят в пользу тепловодности туронского моря. По-видимому, в коньякское время фашиальная обстановка отложения осадков остается той же, что и в туроне, так как между отложениями туронского и коньякского времени не наблюдается заметных следов перерыва. Кроме того, и литологический состав этих слоев весьма близок. Остатками микрофауны коньякские отложения довольно бедны, известны лишь единичные находки различных иноцерамов. Очень редко встречаются отпечатки губок. Микрофауны в мергельных породах коньяка содержится большое количество и представлена она главным образом фораминиферами. Большинство корненожек туронских слоев перешло и в коньяк, но общий состав комплекса фораминифер последнего резко отличается от туронского. Здесь появляется ряд форм или генетически тесно связанных с туронскими, или появившихся в разрезе верхнего мела впервые. Кроме того, характерным для коньякского комплекса является отсутствие ряда видов, развитых в туроне и сеномане.

Как уже отмечалось выше, по литологическому составу пород отложения турона и коньяка весьма мало чем отличаются друг от друга. Исходя из этого, следовало бы ожидать, что условия осадконакопления и условия жизни в бассейне коньяка были такими же, как и в туроне, и состав комплексов фораминифер, обитавших в этих двух бассейнах, тоже должен быть более или менее близким. Однако, как можно было убедиться из анализа коньякской микрофауны, состав туронской ассоциации претерпевает здесь существенные изменения. Исчезает ряд широко распространенных туронских видов, на смену им появляется ряд новых форм и состав ассоциации фораминифер приобретает сеноманский облик.

В самом конце коньякского века вся изученная территория в результате значительных предсантонских движений земной коры вышла из-под уровня моря. Уничтожается часть коньякских и даже в некоторых участках частично и туронских пород.

В сантонский век вся исследуемая нами территория покрывается морем, но условия осадкообразования в этот период времени резко меняются. Если в сеноманское и туронское время отмечались породы однородного литологического состава на всей изученной территории, то в сантоне наблюдается различный литологический состав на различных ее участках. Так, в пределах западной и юго-западной частей происходит накопление мергельно-меловых пород, а в северной и юго-восточной частях — образование опоково-глинистых отложений, обусловленное наличием холодного течения.

В сантоне устанавливалась связь южного моря Русской платформы с полярным океаном через узкий меридиональный прогиб вдоль западного склона Урала. По-видимому, в начале сантонского времени не было ясно выраженной связи с полярным морем, так как почти повсюду над губковым горизонтом залегает слой мергеля, содержащий значительное количество фораминифер, комплекс которых близок к коньякской ассоциации. Но затем в пределах восточной части описываемой территории отлагаются опоково-глинистые осадки с своеобразным составом микро- и макрофауны.

В вышележащих глинистых и опоковых породах сантона встречается большое количество остатков радиолярий, а среди фораминифер — только отдельные представители когда-то обильного комплекса. Здесь, по-прежнему, довольно часто встречается *Anomalina infrasantonica* Valakht., но состав стенки ее раковины сильно изменился — из тонкой прозрачной, стекловатой, она стала фарфоровидной, причем большинство раковин сплюснуты в спинно-брюшном направлении или деформированы. Встречаются здесь и другие формы, широко развитые в коньякских породах и нижних слоях сантона, такие как *Arenobulimina*

obesa (Reuss), *Stensiöina exculpta* (Reuss), *Cibicides excavatus* Brotzen, *Arenobulimina prisli* (Reuss) и др. Но в количественном отношении состав их крайне беден; все названные виды встречаются почти единственными экземплярами. Постепенно вверх по разрезу фораминифер в породах сантона становится все меньше и в верхних горизонтах этих слоев они не встречаются совершенно. В глинистых породах сантона распространены также радиолярии и спикулы губок.

О том, что температура сантонского бассейна восточной части описываемого района, по-видимому, была низкой, говорит как характер пород, так и состав фауны. В опоково-глинистых слоях сантона находятся раковины *Inoceramus cardissoides*, *Pteria tenuicostata*, являющиеся представителями бореальной фауны, а из фораминифер присутствуют в нижнем горизонте *Arenobulimina obesa* (Reuss), *Cibicides beaumontianus* (Orb.), морфологически чрезвычайно сходные с фораминиферами, обитающими в настоящее время в приполярных областях.

Сантонские отложения западной и юго-западной частей территории представлены в основном мергельными породами, где встречаются ростры белемнителл и актинокамаксов, но раковин *Inoceramus cardissoides* как представителя бореальной фауны здесь не встречено, известна лишь одна находка.

Фауна фораминифер в нижнем сантоне этого района по своему видовому составу очень близка к комплексу корненожек коньяка, отличаясь от последнего появлением небольшого количества новых видов, генетически не связанных с ассоциациями, содержащимися в нижележащих отложениях.

Среди раннесантонских фораминифер уже не встречаются виды, сходные с теплолюбивыми представителями ныне живущих *Reussella*, *Gyromorphina*, в то же время известны виды, морфологически сходные с формами, обитающими лишь или на больших глубинах или в приполярных областях. Так, здесь в большом количестве встречаются *Arenobulimina obesa* (Reuss), сходная с *Trochammina globigeriniformis*, *Cibicides beaumontianus* (Orb.), близкая к *C. lobatulus* (Wal. et Jac.) — типично арктической форме наших северных морей, а также *Spiroplectammina rosula* (Ehrenb.), морфологически весьма сходная со *Spiroplectammina bifurcata* Park. et Jop. По-видимому, эти виды появились здесь в результате миграции из полярного бассейна.

Различные условия осадкообразования сохранялись в восточной и западной частях описываемого района и в позднесантонское время, так как отложения зоны *Pteria tenuicostata* как в районе распространения опоково-глинистых, так и мело-мергельных пород без заметных следов перерыва ложатся на нижнесантонские слои. При этом литологический состав верхнего сантона сравнительно мало чем отличается от литологического состава подстилающих горизонтов. Однако по составу фауны они существенным образом отличаются друг от друга.

Особенно резкое различие видового и даже родового состава фаунистических комплексов этих двух горизонтов наблюдается среди представителей фораминифер. В отложениях верхнего сантона больше не встречаются *Anomalina infrasantonica* Balakhm., *A. costulata* (Marie), *Spiroplectammina praelonga* (Reuss) и др., хотя часть видов широкого вертикального распространения перешла из раннего сантона. Получают широкое распространение появившиеся в раннем сантоне представители бореальной фауны — *Arenobulimina obesa* (Reuss), *Cibicides beaumontianus* (Orb.), а также развиваются новые холоднолюбивые представители — *Plectina convergens* Keller. Кроме этих видов, впервые в фауне позднего мела появляются широко распространенные в позднем сенеоне различные *Lituola*, *Heterostomella faueolata* (Marsson), *Plectina convergens* Keller, *Anomalina clementiana* (Orb.), *A. stelligera* Marie, первые представители рода *Orbignyna*.

В породах кампана эти виды составляют основную часть комплекса микрофауны.

Фациальная обстановка в кампанское время на всех рассматриваемых участках, по-видимому, остается такой же, какая наблюдалась и в сантонский век — в западных и юго-западных районах накопление карбонатных осадков, а в восточных и юго-восточных — преимущественно кремнисто-глинистых. В районе распространения мело-мергельных пород кампан слагается мелоподобным мергелем, постепенно сменяющимся белым плотным мелом.

В нижней части разреза состав комплекса фораминифер довольно близок к ассоциации корненожек верхнего сантона. Кроме видов, имеющих широкое вертикальное распространение, здесь развиваются виды, впервые появившиеся в позднем сантоне. Но кроме того, начиная с нижней границы кампана, встречается целый ряд видов, появившихся здесь впервые — *Orbignyna sacheri* (Reuss), *Bolivinooides decoratus* (Jones), *Pullenia dampelae* Dain, *Cibicides temirenensis* Vassilenko. Все эти виды, по-видимому, мигрировали сюда из районов Предкавказья, сообщавшихся, в свою очередь, с Прикаспийской депрессией.

Доказательством того, что миграция организмов происходила с юга из центрального Предкавказья может служить, как нам кажется, тот факт, что некоторые виды фораминифер, появившиеся в рассматриваемом районе в кампане, встречаются там несколько раньше в верхних горизонтах сантона.

Морфологически раннекампанские и позднекампанские фораминиферы имеют много общих черт — известковые раковины, как правило, небольших размеров, с тонкой прозрачной стенкой, но песчаных форм довольно много и очень крупных размеров.

В позднем кампане, во время отложения белого писчего мела, происходит существенное изменение в составе фораминифер — исчезают из комплекса фораминифер, перешедших из раннего кампана, такие виды, как *Anomalina stelligera* Marie, *Spiroloculina cretecea*, *Arenobulimina orbigny* (Reuss) и др. Довольно широко распространен *Bolivinooides decoratus* (Jones), генетически связанный с *Bolivinooides decoratus* (Jones) var. *laevigata* Marie, *Anomalina lorneiana* (Orb.), связанный с *Anomalina clementiana* (Orb.). Из вновь развившихся здесь форм следует отметить *Orbignyna simplex* (Reuss), *Buliminella laevis* (Beissel), *Cibicides conicus*. В самых верхних горизонтах кампана среди названных видов появляются *Anomalina taylorensis* Carsey, *A. monterilensis* Marie.

Условия существования фораминифер в период отложения белого мела и мелоподобных мергелей кампана, по-видимому, были оптимальными, так как фораминиферы встречаются в большом количестве, представлены известковистыми формами, богаты в видовом отношении и содержат много планктонных представителей.

На востоке и юго-востоке изучаемой территории отлагались главным образом песчано-глинистые породы, в которых из микрофаунистических остатков встречаются радиолярии, диатомовые водоросли, кремневые спиккулы губок. Фораминиферы отсутствуют.

В конце кампана колебательные движения земной коры, резко проявившиеся на Воронежской кристаллической глыбе и в Донском бассейне, оказали существенное влияние на формирование структур в пределах изученного района. Эти движения привели к образованию более четко выраженных поднятий и вывели значительную часть их из-под уровня морских вод. Так оказались сушей Донской купол и расположенная к западу от него территория, а также северные и северо-западные участки, расположенные на склоне Воронежского массива. Кампанские отложения в этих районах подверглись интенсивному размыву.

Лишь на участке территории междуречья Дона и Северного Донца в маастрихте сохраняются морские условия. Но, по-видимому, глубина этого бассейна не была одинаковой, так как на сравнительно коротких расстояниях встречаются породы различного литологического состава — мелоподобные мергели, известковистые глины, опоковидные песчаники.

В породах маастрихтского яруса содержится большое количество остатков как макро-, так и микрофауны. На основании фаунистических данных в маастрихте выделяются зоны, содержащие и различный комплекс микрофауны.

Кроме того, различия в составе комплексов фораминифер наблюдаются и в отдельных литологических разностях одного и того же горизонта.

Среди мергелевых пород зоны *Belemnitella langei* встречается разнообразная фауна фораминифер, по своему составу весьма близкая к кампанской ассоциации. Отличием является появление в маастрихте новых видов, генетически не связанных с кампанскими — *Rzehakina volganica*, *Palmula reticulata*, *Stensiöina stellaria*, *Bolivinoidea draco*.

В породах нижней зоны маастрихта, представленных зеленовато-серыми слизистыми мергелями и желто-серой известковистой глиной, видовой состав фораминифер значительно отличается от комплекса корненожек, развитых в мело-мергельных породах. Большинство встречаемых здесь видов имеют песчанистую стенку и, как правило, примитивное строение. Формы с известковистым скелетом — небольших размеров и встречаются единичными экземплярами. Среди песчаных фораминифер здесь встречаются различные *Haplophragmoides*, *Spiroplectammina kelleri*, *S. suturalis*, *Gaudryina rugosa* Ogb., *Orbignyna sacheri* (Reuss), *Plectina convergens* Keller, *Rzehakina volganica*. Кроме того, вместе с фораминиферами встречаются радиолярии, диатомовые водоросли, остракоды, спикулы губок.

О чем может говорить такой состав фауны? Скорее всего о низкой температуре, в которой обитали названные представители — песчаные фораминиферы, диатомовые водоросли, спикулы губок. Микрофауна подобного состава была встречена как в бассейне р. Чира (в отдельных островках глин маастрихта), так и вдоль западного склона Прикаспийской синеклизы, где они развиты довольно широко.

На территории междуречья Дона и Северного Донца выше отложений зоны *Belemnitella langei* залегают мелоподобные мергели зоны *Belemnitella lanceolata*. Несмотря на незаметный, постепенный переход и сравнительно однообразный литологический состав пород верхней и нижней зон маастрихта, фауна фораминифер в них весьма различна. В этой зоне появляется ряд новых видов, широко распространенных в маастрихтских отложениях Русской платформы: *Bolivina decurrens* (Ehrenberg), *Eowigerina gracilis* Cushman, *Pseudoeowigerina cristata* Marsden. Преобладают мелкие формы с известковой раковиной в небольшом количестве экземпляров. Фауна носит как бы «угнетенный» облик. В тектонически приподнятых участках породы этой зоны не встречаются.

Отложения верхней зоны маастрихта сохранились лишь в бассейне р. Калитвы небольшими участками. Микрофаунистический состав их не изучался.

В предпалеогеновое, а возможно на некоторых участках в предатское время, на всей территории Русской платформы наблюдаются значительные тектонические движения, которые приводят к общему поднятию южной части Русской платформы и установлению на ней континентального режима.

Таким образом, при анализе распространения и развития фораминифер в позднемеловое время было отмечено, что существенные изменения

в их видовом и родовом составе происходят как на границах веков, так и главным образом внутри их. Так, существенны изменения в составе комплексов корненожек в верхних горизонтах турона, на границе нижнего и верхнего сантона, нижнего и верхнего маастрихта.

Изменение комплексов фораминифер связано в первую очередь с изменением фациальной обстановки бассейна того или иного времени, а следовательно, с изменением условий жизни фораминифер, населявших эти бассейны. Кроме того, некоторые изменения состава комплексов связаны и с миграцией отдельных видов во время трансгрессий.

Таким образом, наши данные по истории развития поздне меловых фораминифер подтверждают закономерности эволюции фораминифер, установленные А. В. Фурсенко, подметившим, что к трансгрессиям морских бассейнов относятся миграции отдельных представителей, а к регрессиям—обновления фауны фораминифер. При этом новые, прогрессивные элементы фауны обычно возникают во время трансгрессии, предшествующей той, которая обеспечила расцвет их непосредственных потомков.

З. В. КУЗНЕЦОВА

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИКРОИСКОПАЕМЫХ В ВЕРХНЕМ МАЙКОПЕ АЗЕРБАЙДЖАНА И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Майкопская свита в Азербайджане имеет широкое развитие, но не везде она в одинаковой степени охарактеризована микрофауной, особенно это относится к ее верхней подсвите.

В настоящей статье излагаются результаты изучения микроископаемых в верхнем майкопе Азербайджана: при этом освещаются их географическое распространение, связь с литофациальными особенностями вмещающих пород, а также их стратиграфическое значение.

Палеонтологами З. В. Кузнецовой, В. П. Подгорновой, В. М. Побединой, А. В. Ворошиловой, А. Ф. Бурашниковой и Н. А. Аракеловой в различных областях Азербайджана в отложениях верхнего майкопа была обнаружена своеобразная фауна, микрофауна и микрофлора.

Фауна верхнего майкопа, обнаруженная в Кировабадской области, отличается мелкорослостью и скудным видовым составом. Из всех известных находок следует отметить следующие: *Nucula* sp., *Leda* sp. (определения В. В. Богачева); *Pecten* sp., *Cardium* sp. (обломки), *Spirialis*? (определения К. А. Ализаде, 1954); а также *Chlamys (Camptonectes) textus* Phil. (определение Б. П. Жижченко).

Из микроископаемых в верхнем майкопе Азербайджана обнаружены фораминиферы (песчанистые и известковистые), радиолярии и диатомеи из рода *Istmia*¹. Последние имеют вид изогнутых конических трубочек, суженных внизу и расширенных сверху. Первоначально они принимались нами за радиолярии и отмечались под условным названием «колпачковидные радиолярии».

В Азербайджане выделяются три области, в которых отложения верхнего майкопа характеризуются своеобразием в распределении микроископаемых.

1. В северо-восточной части Азербайджана, в Прикаспийском районе (Амирханлы — мыс Чандагар) верхний майкоп характеризуется присутствием спикул губок, диатомей из рода *Istmia* и некоторых кремнистых образований овальной формы невыясненного происхождения.

2. В северо-западной и западной частях Азербайджана, в Кировабадской области (Казахмамедтепе — Гюллюджа) отложения верхнего майкопа характеризуются отсутствием диатомей и наличием тонкостенных известковистых фораминифер. К числу последних принадлежат представители семейств Buliminidae (в том числе подсемейство Virgulipinae), Nonionidae, Anomalinidae и некоторых других. Сходная микрофауна развилась в позднемайкопское время на юге Азербайджана, в предгорьях Талыша (Тумарханлы-Гермелинская зона).

¹ По данным А. К. Богдановича.

3. В юго-восточной части Кировабадской области (Агдаш-Бекманлы) и к востоку от нее в Кобыстане (Шейтануд) в верхнем майкопе встречается смешанный комплекс микроископаемых: диатомеи из рода *Istmia* и фораминиферы. Только на площади Бекманлы вместе с известковистыми фораминиферами обнаружены песчанистые.

Широкое развитие фораминифер и диатомей в верхнем майкопе различных областей Азербайджана явилось основанием для расчленения разрезов этих отложений и их сопоставления между собой. При этом учитывалось своеобразие в распределении комплексов микрофауны.

Чем же вызвано описанное выше распространение микроископаемых? Для объяснения этого явления следовало бы рассмотреть целый ряд факторов внешней среды, оказавших влияние на существование и развитие организмов. Но ввиду того, что монографическая обработка материалов в этой части полностью не закончена, остановимся главным образом на рассмотрении взаимосвязи фораминифер с литофациальной характеристикой вмещающих их пород.

В Прикаспийском районе майкопская свита сложена песчано-глинистыми известковистыми породами однообразной серой окраски. Эта часть бассейна позднемайкопского времени была отделена от северо-западной части (Кировабадской области) вдающейся в майкопское море с севера широкой полосой суши (В. Е. Хаин, 1954). Сопоставление между этими частями бассейна было затруднено. Это обстоятельство явилось одной из причин, по которой фауна известковистых фораминифер не могла проникнуть в северо-восточную часть Майкопского моря. Здесь развивались лишь диатомовые водоросли, свидетельствующие о низкой температуре бассейна в данной его части.

В Кировабадской области отложения верхнего майкопа представлены в основном серыми и буровато-серыми тонкоотмученными глинами с присыпками тонкозернистого песка на плоскостях напластования. Глины слабо уплотненные, слабо известковистые, чаще известковистые. Наиболее полно верхний майкоп охарактеризован фауной фораминифер на площадях Казах-Мамедтепе и Ленинабад-Сарыкамыш. Выделенные в верхнем майкопе первой площади микрофаунистические зоны полностью или частично прослеживаются почти по всей Кировабадской области. Присутствие отдельных зон можно обнаружить в предгорьях Талыша и в районе Кобыстана на площади Шейтануд (по исследованиям А. Г. Ворошиловой и Н. А. Аракеловой).

Стратиграфическая схема майкопской свиты северо-западной части Кировабадской области выглядит следующим образом. Рассматриваемые отложения трансгрессивно перекрываются породами акчагыльского яруса и без признаков несогласия подстилаются фораминиферовыми слоями, представленными в верхней части зоной *Bolivina*. Нижний майкоп сложен слабо уплотненными серыми известковистыми глинами с фауной типичных мелкорослых фораминифер и остракодовым пластом в средней части. На протяжении всего разреза встречаются рыбные и растительные остатки.

В верхнем майкопе выделяется пять зон¹: первая — *Neobulimina leninabadensis*, вторая, лишенная микрофауны, третья — *Virgulinea poiliensis*, четвертая — *Bolivina* ex gr. *floridana* и пятая — со скудной микрофауной. Из числа указанных зон, первая, третья и четвертая содержат характерную микрофауну. Литологически эти зоны слабо различаются между собой. Видовой состав их, по-видимому, обусловлен изменением физико-химических особенностей, в том числе изменением степени минерализации бассейна того времени. Карбонатность пород в отдельных прослоях не превышает 1%.

¹ Зоны описываются сверху вниз.

Фораминиферы верхних двух зон отличаются тонкостенностью своих раковин. Зона *Neobulimina leninabadensis* выделяется по наличию большого числа раковин одноименного вида, меньшего количества раковин *Bulimina* ex gr. *elegans* Orb., *B. elongata* Orb. Местами в данной зоне встречается *Virgulina schreibersiana* Czjzek, *Uvigerinella californica* Cushman, *Nonion incisus* Cushman, *Elphidium* ex gr. *crispinae* Orb., *Cibicides variolata* (Orb.) и как исключение единственный экземпляр *Virgulina pertusa* Reuss (в разрезе Ленинабад Сарыкамыш).

Зона *Virgulina poiliensis* характеризуется присутствием значительного количества раковин вида *Virgulina poiliensis* sp. nov., а также другими видами: *Virgulina gunteri* Cushman, *Virgulina aequale* sp. nov., *V. miocenica* Cushman et Ponton, *Uvigerinella* sp., *Entosolina* sp., *Miliolina* sp., *Bolivina* ex gr. *floridana* Cushman.

Зона *Bolivina* ex gr. *floridana* выделяется от вышележащих зон наличием большого скопления раковин *Bolivina* ex gr. *floridana* Cushman, единичных раковин видов других родов, как, например, *Nonion* sp., *Pullenia* sp., *Bolivina advena* Cushman и некоторых других.

В результате изучения было установлено, что представители рода *Virgulina* встречаются лишь в тонкоотмученных глинах и отсутствуют в песчаных глинах, песках и песчаниках. В тех разрезах, где эти глины заменяются прослоями песков и песчаников с примесью глинистого материала, развитие получают представители рода *Miliolina*. Так, в верхнем майкопе вблизи р. Инджачай Д. М. Халиловым (1954) выделены виды рода *Miliolina* — *Miliolina gracilis* (Karrer), *M. akneriana* (Orb.) и другие неопределимые до вида. Автором отмечены виды того же рода — *Miliolina* aff. *laevigata* Orb., *M. aff. circularis* Vognetan и др. в разрезе верхнего майкопа на площади Агдам. В Агдаме и на соседней с ней площади Хачинчай С. А. Аствацатуровым прослежена авандельта древней реки. Это свидетельствует о том, что накопление осадков на данной площади происходило в мелководном бассейне, с чем вполне согласуется обнаруженная здесь фауна фораминифер.

Распространение представителей рода *Bulimina* находится в меньшей зависимости от литологического состава осадков. На площади Казах-Мамедтепе они встречаются в глинах с редкими миллиметровыми прослоями песка, южнее на площади Ленинабад — Сарыкамыш они обнаружены в песчаных глинах, а на юго-востоке Азербайджана в Талыше — в песчаниках. Наряду с булиминами в этой зоне местами продолжают встречаться *Nonion incisus* Cushman, *Uvigerinella californica* Cushman, *Virgulina schreibersiana* Czjzek и некоторые другие.

Зона *Bolivina* ex gr. *floridana* имеет наибольший ареал распространения; раковины данного вида встречаются как в глинистых, так и в песчано-глинистых отложениях.

В южной части Кировабадской области и в Кобыстане (на площади Шейтануд), как было сказано выше, на одной площади вместе с диатомеями из рода *Istmia* были встречены известковистые и песчаные фораминиферы, на другой — только известковистые. Вероятно, температурный режим бассейна на этой территории не был постоянным, установившимся, а подвергался частым колебаниям.

Так, песчаные фораминиферы обнаружены в разрезе верхнего майкопа на площади Бекманлы. Данный разрез характеризуется увеличением числа песчаных прослоев по сравнению с разрезом северозападной части Кировабадской области. Наряду с прослоями, содержащими известковистые фораминиферы: *Neobulimina leninabadensis* sp. nov., *Bulimina* ex gr. *ovula* Orb., *B. elegans* Orb., *Virgulina schreibersiana* Czjzek, *Nonion incisus* Cushman, встречаются прослой с песчаными фораминиферами. К последним относятся представители родов *Saccamina*, *Haplophragmoides*, *Ammodiscus*, *Spiroplectamina*.

Зона *Virgulinea poiliensis* здесь отсутствует. Присутствует верхняя зона *Neobulimina leninabadensis* и нижняя — *Bolivina* ex gr. *floridana*.

Фауна песчаных фораминифер ранее была известна также из верхнего майкопа Северного Кавказа по работам Н. Н. Субботиной (1936), А. К. Богдановича (1954), а также из верхнего майкопа Южных Ергеней (Ф. П. Пантелеев, 1947). Некоторые виды известковистых фораминифер, встречающиеся в верхнем майкопе Кировабадской области, известны из верхнего майкопа Северного Кавказа и из нижнего миоцена Грузии, по данным О. И. Джанелидзе (1954).

Вкратце следует остановиться на географическом распространении группы видов рода *Virgulinea*, выделенного ранее Кешмэном (1932) в подрод. В Азербайджане виды данного рода известны лишь из верхнего майкопа, где они имеют узкое вертикальное распространение. В других областях обширной территории Советского Союза представители данного рода, исходя из литературных данных, неизвестны. В зарубежной литературе они отмечены лишь из отложений миоценового возраста. Так из миоценовых отложений Германии известна *Virgulinea pertusa* Reuss (Reuss, 1860), Чехословакии — *Virgulinea andrea* Schubert¹ (Schubert, 1900), Египта — тот же вид (Macfadyen, 1930, 1931), Флориды — *Virgulinea günteri* Cushman, *V. günteri* Cushman var. *curtata* Cushman et Ponton, *V. miocenica* Cushman et Ponton (Cushman, 1937).

Имеются сведения о том, что Рейсс встретил вид *Virgulinea pertusa* (Reuss) также в плиоцене Антверпена (Reuss, 1850). Однако Кешмэн, предпринявший поиски раковин этого вида в указанных выше местностях, обнаружил их только в миоцене Германии (Дингден) и притом в значительном количестве.

Строение раковин у видов данного рода представляет особый интерес. У них вдоль септальных швов имеются арковидные углубления с перемычками между ними, образованными пальцеобразными выростами (по Кешмэну) каждой последующей камеры. Функциональное значение этих углублений пока не выяснено. Кешмэн (1932) пытался установить наличие сквозных отверстий в этих углублениях, но не нашел их. В нашем материале можно наблюдать наличие в основании некоторых углублений мелких щелевидных сквозных отверстий.

Все виды рода *Virgulinea* характеризуются внезапным появлением, широким расселением и быстрым исчезновением. Региональное распространение их, ограниченность последнего по вертикали указывают на большую практическую ценность их для стратиграфии.

Присутствие в верхнем майкопе Азербайджана видов рода *Virgulinea*, из которых два являются общими, а другие родственными с видами из миоценовых отложений зарубежных стран, позволяет обосновать позднемиоценовый возраст данных отложений. Этот вывод может быть подтвержден данными по другим видам фораминифер, как по известковистым, так и по песчаным.

Исчезновение вышеприведенных видов рода *Virgulinea* возможно объясняется их несовершенной раковиной, тонкостенностью ее, ослаблением прочности за счет большого числа арковидных углублений с щелевидными отверстиями внутри них. В зоне *Virgulinea poiliensis* встречаются формы, на которых эти углубления более низкие, а пальцеобразные выросты между углублениями становятся более удлиненными, заостренными и, отделяясь от предыдущих камер, заканчиваются в виде шипов или зубцов. На некоторых раковинах этого вида — *Virgulinea aequale* sp. nov. — арковидные углубления сохраняются лишь на последних двух камерах.

¹ Позднее (1937) Кешмэн ввел данный вид в синонимы вида *Virgulinea* (*Virgulinea*) *pertusa* Reuss.

ЛИТЕРАТУРА

- Ализаде К. А. и Халилов Д. М. Материалы к стратиграфии верхнего отдела майкопской свиты северо-восточного предгорья Малого Кавказа. ДАН Азерб. ССР, т. X, № 9, 1954.
- Богданович А. К. О саккаминовой зоне из верхнемайкопских отложений Северного Кавказа и ее руководящих видах. ДАН СССР, сер. нов., т. ХСVIII, № 1, 1954.
- Джанелидзе О. И. О фораминиферах нижнего миоцена Грузии. ДАН СССР, сер. нов., т. ХСV, № 5, 1954.
- Пантелеев Ф. П. Геологическое строение и газоносность Южных Ергеней. Госгиптехиздат, 1947.
- Субботина Н. Н. К находке фораминифер в верхнем майкопе на Северном Кавказе. Тр. НГРИ, вып. 60, 1936.
- Хаин В. Е. Геотектоническое развитие юго-восточного Кавказа. Азнефтеиздат. Баку, 1950.
- Cushman J. Notes on the genus *Virgulina*. Contr. Cushman. Lab. Foram. Res. Vol. 8, 1932.
- Cushman J. A Monograph of the subfamily Virguliniinae of the Foraminiferal Family Buliminidae. Cushman. Lab. For. Res. Spec. public. No. 9, Sharon, Massachusetts, USA, 1937.
- Masfadyen W. Miocene Foraminifera from the Clysmic Area of Egypt and Sinai. With an Account of the Stratigraphy and a Correlation of the Local Miocene Succession. Survey of Egypt. Geol. Surr. Govern. Press. Cairo, 1930 (1931).
- Reuss A. Beiträge zur Kenntniss d. tertiären Foraminifera Fauna. Die Foraminif. von Dingden in Westphalen. Sitzunber. Akad. d. Wissenschaft. Wien. Bd. 42, 1860.
- Schubert R. J. Über die Foraminiferen Fauna und verbreitung des Nordmährischen Miocäntegels. Sitz. des Deutsch., medic. Ver. für. Böhmen «Lotos» in Prag. Bd. XX, 1900.
-

В. Г. КАМЫШЕВА-ЕЛПАТЬЕВСКАЯ, В. П. НИКОЛАЕВА, Е. А. ТРОИЦКАЯ

К ПРОБЛЕМЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЮРСКИХ АММОНИТОВ

(СЕМЕЙСТВА COSMOCERATIDAE И CARDIOCERATIDAE)

Успехи, достигнутые советскими учеными в различных областях науки, в том числе и в естествознании, определяются правильной теоретической основой — марксистско-диалектическим методом познания явлений и возможностью постановки коллективных и комплексных работ.

Выяснение систематики и филогении является одним из основных теоретических направлений изучения органического мира прошлого. Эта проблема имеет непосредственное отношение к применению палеонтологического метода в геологии, который и по настоящее время является основным методом геологической синхронизации.

Изучение истории филогенетического развития отдельных групп фауны, входящих в фаунистический комплекс, в связи со средой ее обитания и геологической историей бассейна, дает ответ на один из кардинальных вопросов биостратиграфии, а именно: на вопрос о перерыве в осадконакоплении, а следовательно, о границах стратиграфических единиц. Изменение хода филогенетического развития фауны отражает крупные изменения в геологической жизни бассейна на больших территориях. Резкое изменение хода филогенетического развития разных групп фауны, связанное с событиями геологической истории, может служить критерием для проведения границ крупных стратиграфических подразделений, причем не по появлению новых форм, что может быть связано в ряде случаев с миграцией или фациями, а исключительно по изменению хода филогенетического развития групп фауны.

С изучением филогении неразрывно связаны и вопросы систематики органического мира. Разработка принципов систематики в палеонтологии должна основываться на достижениях мичуринской биологии. Эти вопросы, имеющие как научно-теоретическое, так и практическое значение для геологии, за последние годы стали привлекать к себе большое внимание советских палеонтологов. Свидетельством этого являются прошедшие за последние пять лет конференции, посвященные вопросам теоретической палеонтологии, в частности разработке принципов систематики и филогении (Ленинградский университет, 1951; ВСЕГЕИ, 1951; ПИН 1952; Всесоюзное палеонтологическое совещание, 1954; и др.).

Выяснение филогении, ставящее перед собой проблему познания генетических взаимоотношений различных групп во времени и пространстве, является основным этапом в изучении истории органического мира. Степень познания филогенетического развития определяет и степень познания конкретных взаимоотношений и взаимосвязи системати-

ческих категорий и реальной последовательности в развитии органического мира.

Систематика, если она является естественной, в полном значении этого слова, бесспорно, не может быть построена без учета образа и условий жизни изучаемых форм, без учета экологических отношений, без ясного понимания характера биотопов.

Здесь должен быть понят общий морфологический облик биоценозов определенных экологических ниш, вскрыты возможности конвергенций у генетически чуждых форм, живущих в одинаковых условиях существования, и т. д. Одним словом, систематик должен при классификации органического мира со всей полнотой оценивать природу и причины возникновения тех или иных диагностических признаков у органических форм, т. е. все время помнить о биологической природе классифицируемого материала.

Аммониты, рассматриваемые нами в этом отношении, относятся к недостаточному богатому объектам изучения. Но некоторые особенности палеобиологического значения все же удается вскрыть, на основании чего при выделении генетически близких групп, учитываются образ и условия жизни, генезис морфофункциональных приспособлений и т. д. Все эти стороны вопроса принимались нами во внимание при построении филогенетических схем и выделении систематических категорий.

На кафедре палеонтологии Саратовского государственного университета и в отделе стратиграфии и палеонтологии НИИГ СГУ коллективом авторов (В. Г. Камышевой-Елпатьевской, В. П. Николаевой, Е. А. Троицкой) обработаны юрские, преимущественно келловейские и оксфордские аммониты Саратовского Поволжья, на основании чего и написана монография: «Юрские аммониты Саратовского Поволжья и их стратиграфическое значение», в которой дан анализ систематики и филогении изученных групп. Коллекция в несколько тысяч экземпляров относится к 7 семействам, 15 родам и 74 видам, причем наиболее полно представлены семейства косиоцератид и кардиоцератид.

Остановимся на состоянии изученности систематики и филогении некоторых семейств юрских аммонитов. Этому вопросу посвящали свое внимание многочисленные исследователи. Достаточно сказать, что, например, филогении и систематике только одного семейства кардиоцератид посвящено свыше 40 работ. Тем не менее для ряда семейств аммонитов вопрос о генетических взаимоотношениях и по настоящее время остается дискуссионным.

На палеонтологическом совещании по биостратиграфии и палеонтологии отложенный палеозой, состоявшемся в мае 1951 г., В. Е. Руженцев (1953) достаточно подробно разобрал основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии и, в частности, коснулся и состояния изученности филогении аммонитов. Позволим себе напомнить некоторые примеры, свидетельствующие о наличии идеалистических воззрений у ряда авторов на историю развития аммонитов. Так, например, Вюртенберг (1880) в результате изучения аммонитов пришел к заключению, что «... у цефалопод не только различные виды, но также и роды незаметно переходят один в другой», вследствие чего «... вид лишается всякой естественной основы» (стр. 89). Дальше он делает такой неутешительный для систематики вывод: «То, что здесь систематик представляет себе как виды, есть до некоторой степени только точки опоры, которые человеческий разум выработал при обозрении сообществ и которые в природе не имеют никакого дальнейшего обоснования» (стр. 90).

Примерно такие же воззрения, основанные на изучении аммонитов, высказывает С. Н. Никитин (1881в), несколько позднее Неймайр (1889). Названные авторы «отрицают реальность вида и тем более высших ка-

тегорий; по их мнению, вид кажется реальностью постольку, поскольку между отдельными этапами развития существуют перерывы, связанные с вымиранием промежуточных форм. Эти взгляды показывают, что последовательный дарвинизм в сочетании с недиалектическим анализом фактов (только непрерывность) ведет систематика на антинаучный путь чистого прагматизма и номинализма» (Руженцев, 1953).

Наиболее ярким примером искусственной, схоластической систематики аммонитов являются работы Д. Н. Соболева (1914, 1924, 1927).

Наряду с механистическими попытками создания систематики аммонитов, как это было сделано Д. Н. Соболевым, в вопросах классификации аммонитов имеются высказывания прогрессивных представителей науки, воспринявших после Дарвина идею филогенетической систематики. Например, монография А. П. Карпинского (1891), посвященная аммониям артинского яруса, является примером классификации аммонитов на основе выяснения их происхождения с применением онтогенетического метода исследования. За последние годы вклад в систематику и филогению палеозойских аммоноидей. внесен В. Е. Руженцевым.

Изучение филогении юрских аммонитов не могло быть проведено нами с одинаковой степенью детальности для всех семейств как из-за характера сохранности материала, так и количества отдельных форм. В ряде случаев не представилось возможным проследить достаточно полно онтогенезы и построить филогенетические ряды с учетом всех основных систематических признаков аммонитов, чаще всего эти затруднения были связаны с фрагментарностью раковин, отсутствием хорошо представленной перегородочной линии, эмбриональных камер и т. д.

Наиболее полный материал нами получен при изучении двух семейств — *Cosmoceratidae* и *Cardioceratidae*.

Семейство *Cosmoceratidae* (Zittel), 1895

Прежде чем говорить о филогенетической связи отдельных родов семейства *Cosmoceratidae*, необходимо дать представление о составе этого семейства, т. е. его систематике, поскольку она различными исследователями понималась и понимается различно.

В семействе *Cosmoceratidae*, по нашему мнению, необходимо включить следующие роды юрских аммонитов: *Apsorroceras* Hyatt, 1910; *Spiroceras* Quenstedt, 1858; *Parapatoceras* Buckman, 1925; *Strenoceras* Hyatt, 1900 (с под родами *Strenoceras* s. stricto Bentz, 1928 и *Epistrenoceras* Bentz, 1928); *Garantia* (Hyatt, 1900), emend. Rollier, 1911 (с под родами *Pseudogarantia* Bentz, 1928; *Orthogarantia* Bentz, 1928; *Subgarantia* Bentz, 1928); *Pseudocosmoceras* Muraschkin, 1930; *Keplerites* Neumayr, 1892 (с под родами *Keplerites* s. stricto Orpel, 1862; *Gowericeras* Buckman, 1921; *Sigaloceras* Hyatt, 1911); *Cosmoceras* Waagen, 1869 и *Mojarowskia* Nikolaeva, 1955.

Первые три из указанных родов содержат развернутые формы, что отличает их по характеру раковины от остальных родов семейства. Представители всех родов, включаемых нами в семейство *Cosmoceratidae*, имеют многочисленные ребра — простые или разветвляющиеся, несут до трех рядов бугорков или шипов, различно расположенных у разных родов; на плоской наружной стороне ребра обычно прерываются.

По стратиграфическому положению все названные роды семейства располагаются от байоса до оксфорда включительно следующим образом: *Apsorroceras* — байос, *Spiroceras* — байос-келловей, *Parapatoceras* — бат, келловей, *Strenoceras* — верхний байос, бат, *Garantia* — верхний байос, *Pseudocosmoceras* — нижний бат, *Keplerites* — нижний и

средний келловей, *Cosmoceras* — средний и верхний келловей, нижний оксфорд, *Mojarowska* — верхний келловей.

Одни из названных родов в значительной мере обнаруживают бесспорную филогенетическую связь, тогда как по другим родам материал для установления родственных отношений недостаточен.

Особенно сложным является вопрос о взаимоотношениях, с одной стороны, между развернутыми и свернутыми формами средней юры и келловей и, с другой — между развернутыми формами и более древними, т. е. их неизвестными предками.

В сравнительно обширной литературе мало материала по этому вопросу. Осложняется изучение также и тем, что из развернутых юрских аммонитов известны в отечественном материале единичные находки, в частности в коллекции авторов статьи они отсутствуют.

Большой интерес вызывают неопубликованные исследования И. Кахадзе, занимавшегося юрскими развернутыми формами, который отнесил развернутые юрские формы *Apsorroceras*, *Spiroceras*, *Parapatoceras* к семейству рода *Cosmoceratidae*.

Изучение имеющейся литературы по данному вопросу дает интересный материал. Потонье (Potonié, 1929), исследовавший развернутые формы средней юры Германии, указывает, что род *Apsorroceras*, наиболее древний из развернутых юрских родов семейства, появился в субфуркатовых слоях вместе с *Baculatoceras*.

Следует отметить, что по вопросу о стратиграфической принадлежности субфуркатовых слоев существуют разногласия. Одни исследователи (Potonié, Terquem, Schlippe, Welzel) относят их к бату, другие (Orbigni и др.) — к байосу. Стратиграфически выше *Apsorroceras*, в тех же субфуркатовых слоях, появляется род *Spiroceras*, доходящий до слоев с *Aspidoides* (бат). В доггере Франции развернутые формы родов *Apsorroceras* и *Spiroceras* встречены в верхних зонах верхнего байоса (зоны *Garantia garantiana* и *Strenoceras bifurcatum*).

Род *Spiroceras* в донецкой юре встречен также в верхнем байосе; род *Parapatoceras* известен из бата и келловей Германии и Франции, из байоса Закавказья (?).

Роды *Apsorroceras*, *Spiroceras*, *Parapatoceras*, несмотря на то, что их можно хорошо разграничить один от другого по их типичным представителям (*Apsorroceras baculatum* Qu., *Spiroceras bifurcatum* Qu., *Parapatoceras distens* Vanng et Saizé), все же они очень тесно связаны друг с другом и иногда бывает довольно трудно отличить отдельные части оборотов одного рода от оборотов другого (например, в случае, когда у *Spiroceras* начала оборотов очень слабо свернуты, легко ошибиться, признав его за *Apsorroceras*). О близости указанных трех родов свидетельствует характер скульптуры: прямые нераздельные ребра, две пары бугорков (наружных и боковых), гладкая наружная сторона и гип перегородочной линии.

Указанные три рода, следующие по времени друг за другом, вероятно, произошли один от другого, вопреки мнению, что развернутые формы аммонитов доггера происходят не от одного корня, но от ряда предковых форм с различным стратиграфическим положением.

Как уже отмечалось, значительные трудности представляет решение вопроса о происхождении самого древнего рода из юрских развернутых форм, а именно: рода *Apsorroceras*. Потонье (1929), производивший *Apsorroceras* от лейасового *Arcuceras*, впоследствии отказался от этого мнения ввиду отсутствия достаточного материала, а также переходных звеньев между названными родами. Более вероятно, что *Apsorroceras* является потомком каких-то аммонитов доггера с плотно соприкасающимися оборотами (группа *Tmetoceras*).

Аркелл (1950) и Е. Басс (1952) вышеназванные роды развернутых аммонитов юры относят к семейству *Spiroceratidae*, установленному

Гайэттом в 1900 г., причем к этому же семейству они присоединяют род *Strenoceras*, называя его свернутым спироцератидом. Семейство Spirocera-
ceratidae вместе с семейством Argucera-
ceratidae Аркелл возводит в ранг
надсемейства Spirocera-
tacea, не приводя к этому никаких обоснований.

В 1953 г. Шиндевольф по предложению Аркелла специально занялся изучением перегородочной линии рода *Strenoceras*. Он, так же как и Аркелл, придает большое значение перегородочной линии на ранних этапах развития для определения родственных связей и таксономического положения аммонитов. На основании изучения начальной стадии развития перегородочной линии Шиндевольф установил, что все стеноцераты обладают одновременным появлением умбональных лопастей, что является их характерным диагностическим признаком. Шиндевольф придает этому признаку особое значение потому, что считает его независимым от изменения раковины в связи с изменением образа жизни животного. Кладя в основу родовых связей указанный признак, Шиндевольф относит род *Strenoceras* к перисфинктидам, у которых, как и у *Strenoceras*, умбональные лопасти перегородочной линии развивались последовательно.

Спэт (1931) склонен был рассматривать этот критерий Шиндевольфа как «unimportant and variable feature» («несущественную и изменчивую черту»).

По нашему мнению, только один какой-либо признак, в частности перегородочная линия, не может являться определяющим в вопросе о таксономическом положении родов. Больше оснований оставлять *Strenoceras* в надсемействе Stephanocera-
tacea, чем присоединять его к перисфинктидам. На это указывает связь рода *Strenoceras* с другими — среднеюрским родом *Garantia* и келловейскими *Kepplerites* и *Cosmoceras*. Эта связь основана на таких признаках, как: характер ребристости, вентральный перерыв ребер, наличие наружных и боковых бугорков, иногда пупочных (так, например, вид *Strenoceras julii*, имеющий три ряда бугорков, представляет собой морфологически *Cosmoceras*, а филогенетически *Strenoceras*), вторичное появление в разные моменты отдельных предковых признаков.

Что же касается характера перегородочной линии родов *Strenoceras* и *Garantia*, то и в этом отношении мы находим аналогию; отличие состоит лишь в том, что перегородочная линия *Strenoceras* имеет более высокие и узкие седла.

Кроме сходства в орнаментации, указанные четыре рода имеют и стратиграфическую преемственность: среднеюрские *Garantia* и *Strenoceras*, вероятно, связаны с келловейскими *Kepplerites*, а эти в свою очередь — с средне- и позднекелловейскими *Cosmoceras*.

Довольно близко к родам *Garantia* и *Kepplerites* примыкает род *Pseudocosmoceras*, включаемый нами в семейство Cosmocera-
tidae. *Pseudocosmoceras* отличается от *Garantia* размерами сечения оборотов в средней стадии развития и значительным изгибом ребер (у ребристых разновидностей) в сторону устья. От рода *Kepplerites* род *Pseudocosmoceras* отличается высотой ветвления ребер и отсутствием последних на наружной стороне. Характер перегородочной линии рода *Pseudocosmoceras* несколько иной, чем у сравниваемых с ним родов, и отличается неглубокой изрезанностью и укороченной первой боковой лопастью.

С другой стороны, род *Pseudocosmoceras* сопоставляется П. К. Мурашкиным (1930) с формами, относимыми к роду *Parkinsonia*, в частности, тип рода *Pseudocosmoceras-Pseudocosmoceras michalskii* Boriss. с видом *Parkinsonia doneziana* Boriss. Последнее представляет значительный интерес и, возможно, указывает на предковый характер *Parkinsonia* для свернутых форм семейства Cosmocera-
tidae.

Имеет свою историю и вопрос о выяснении родственных связей рода *Kepplerites* с родом *Cosmoceras*.

В 1892 г. Неймайр выделил из рода *Cosmoceras* в подрод *Kepplerites* группу видов, объединяющую космоцератид раннего келловея, отличающуюся своеобразием онтогенетического развития, характеризующуюся плоской наружной стороной, отграниченной от боков резким перегибом, через которую ребра проходят не прерываясь. В своем развитии представители *Kepplerites* проходят, по Неймайру, три стадии: юную — «паркинсониевую», для которой характерна гладкая наружная сторона и бугорки. (Спэт, 1932, отрицает сходство «паркинсониевой» стадии *Kepplerites* с *Parkinsonia*), «рунцинатовую» — среднюю стадию, при которой обороты отличаются плоской наружной стороной, резко отграниченной от боков, и ребрами, переходящими без перерыва через наружную сторону; на этой стадии *Kepplerites* наиболее близок к *Cosmoceras* и, наконец, «макроцефалитовую» — наиболее зрелую стадию, когда наружная сторона округляется и раковина приобретает сходство с *Macrocephalites*.

Спэт (1932) делит род *Kepplerites* на три самостоятельных рода: *Kepplerites*, *Gowericeras*, *Sigaloceras*. Первый из этих родов — *Kepplerites* — объединяет аммониты группы «*keppleri*», для которой характерно отсутствие или раннее исчезновение боковых бугорков. Ко второму роду — группе «*gowerianum*» относятся формы с боковыми бугорками, сохраняющимися продолжительное время и с более резко выраженной «паркинсониевой» стадией Неймайра, которую Спэт называет «космоцерасовой».

Первая и вторая группы имеют общий признак — рунцинатовую стадию. Род *Sigaloceras* образует третью группу «*calloviensis*», тесно связанную со второй группой, но отличающуюся рунцинатовой стадией до конца жизни, в то время как боковые бугорки исчезают.

Как справедливо полагает Е. И. Соколова (1950) наиболее правильным является объединение кепплеритов в один род, различая в нем принятые Спэтом отдельные роды лишь как подроды, тем более, что последние имеют один тип развития. Различие состоит лишь в длительности стадии уплощения наружной стороны, которую проходят кепплериты, и в некоторых деталях скульптуры.

Интересны данные о стратиграфической преемственности подродов рода *Kepplerites*.

Подрод *Kepplerites* s. stricto появился в самом начале келловея, подрод *Gowericeras* приурочен к зоне *Macrocephalites macrocephalum*, а подрод *Sigaloceras* появился позднее предыдущего подрода и переходит в средний келловей.

С. Н. Никитин (1885) первый высказал предположение о происхождении *Cosmoceras* от *Kepplerites*. Переходной формой между этими двумя родами он считал описанный им *Kepplerites enodatium*. Позже Неймайр (1892) указывал, что *Parkinsonia*, *Kepplerites*, *Cosmoceras* находятся в ближайшем родстве и производил космоцератид от рода *Parkinsonia*. Доказательством близких родственных отношений трех названных родов Неймайр считал сходство молодых оборотов *Kepplerites* и *Cosmoceras* с *Parkinsonia* (паркинсониевая стадия по Неймайру). По его мнению, *Kepplerites* и *Cosmoceras* развивались как две самостоятельные ветви, отходящие от одного общего предка — *Parkinsonia*. Наиболее близкими к *Kepplerites* и *Cosmoceras* видами *Parkinsonia* являются по Неймайру *Parkinsonia subfurcata* Q., *P. bifurcata* Ziet. Эти виды были впоследствии отнесены Гайэттом (1900) к двум различным родам — *Strenoceras* и *Garantia*.

Мнение Неймайра встретило возражения со стороны последующих авторов, тогда как мысль С. Н. Никитина была воспринята и в дальнейшем развита многими исследователями.

Р. Дувийе (1915) считал, что *Cosmoceras jason* является непосредственным потомком раннекелловейских кепплеритов, а сем. *Cosmocera-*

tidae производил от лейасовой группы *Ammonites T a y l o r i*, обладающей бугорками.

Бэкмен (1926) полагал, что роды и семейства надсемейства *Cosmoceratosea* появились последовательно и независимо друг от друга, при этом более поздние формы обнаруживают максимум специализации, а более ранние проявляют черты угасания. Поэтому более ранние формы не могут рассматриваться предками более поздних, а как те, так и другие произошли от одного общего предка. Этот предок еще неизвестен, но им могли быть формы, имевшие широкую наружную сторону и прошедшие в своем развитии паркинсониевую стадию с одним рядом боковых бугорков, затем космоцератидовую стадию с двумя и тремя рядами бугорков.

Некоторые авторы (Залфельд, 1921; Бринкманн, 1929; Спэт, 1932 и др.) считают предком семейства *Cosmoceratidae* — *Macrocephalites*. Бринкманн в качестве доказательства этого указывает на округление наружной стороны у взрослых оборотов *Keplerites*, что придает им облик *Macrocephalites*. Кроме того, названный автор ссылается на стратиграфическую преемственность этих двух родов. Все виды *Cosmoceras* Бринкманн выводит от *Keplerites*.

Нашими исследованиями удалось выяснить, что хотя некоторое сходство между родами *Keplerites* и *Macrocephalites* на определенной стадии развития существует, но оно настолько незначительно (округление наружной формы и отчасти характер ребристости взрослых оборотов), что даже в совокупности со стратиграфической преемственностью не может служить доказательством в пользу происхождения *Keplerites* от *Macrocephalites*.

Напротив, между указанными родами в онтогении существуют гораздо более значительные отличия, а именно: 1) отсутствие уплощения наружной стороны у макроцефалитов, в то время как все кепплериты на молодых оборотах (а некоторые и на взрослых) проходят эту стадию уплощения наружной стороны; 2) полное отсутствие у *Macrocephalites* бугорковой стадии, которую проходят кепплериты (подрод *Keplerites* s. stricto в молодой стадии, подрод *Gowericeras* имеет бугорки в течение всей жизни, подрод *Sigaloceras* утрачивает их в старости); 3) полное несовпадение перегородочной линии у обоих родов.

Изучение и сравнение родов *Keplerites* и *Cosmoceras* приводит к заключению о возможности происхождения *Cosmoceras* от *Keplerites*. В самом деле, если проследить онтогению указанных родов, то удастся подметить, что на начальных стадиях развития как *Keplerites*, так и *Cosmoceras* имеют много общего: при общем сходстве одинаково лишены бугорков; затем при дальнейшем развитии они проходят бугорковую стадию (одни в более резкой форме — *Cosmoceras*, другие в менее ярко выраженной — *Keplerites*). Правда, у *Cosmoceras* наблюдается, как правило, перерыв ребер на наружной стороне, а у *Keplerites* ребра проходят через наружную сторону, не прерываясь, на всех стадиях развития. У *Cosmoceras* обычно отмечается третий ряд бугорков (пупочных). В зрелой стадии как *Keplerites*, так и *Cosmoceras* испытывают сглаживание скульптуры. Перегородочная линия сравниваемых родов на начальных стадиях развития оборотов совпадает. Дополнительным подтверждением происхождения *Cosmoceras* от *Keplerites* является их стратиграфическая преемственность: *Cosmoceras* появляется позже, чем *Keplerites*, т. е. в среднем келловее при значительном обилии и разнообразии в позднем. Установленный В. П. Николаевой (1955) новый род *Mojarowskaia* носит основные признаки семейства *Cosmoceratidae*, хотя по своеобразной скульптуре, а именно по наличию двух рядов боковых бугорков — посередине оборота и в верхней трети оборота (кроме наружных бугорков) и пластинчатых ребер, эти представители отличаются от близких к ним представителей рода *Cosmoceras*.

Связь рода *Mojarowskia* с родом *Cosmoceras* устанавливается на основании сходства в юной стадии типичного вида *Mojarowskia mojarowskii* N i k. et B o z h d. с типичным видом рода *Cosmoceras*—*Cosmoceras spinosum* (S o w.).

Заканчивая анализ генетических отношений аммонитов семейства *Cosmoceratidae*, следует отметить, что в этом семействе намечаются как бы две ветви: одна включает аммониты со спирально свернутой раковиной, другая — с развернутыми формами. Обе ветви имеют, вероятно, общего предка, но развивались параллельно, на основании чего, возможно, следовало бы говорить о подсемействе для развернутых форм и семейства *Cosmoceratidae*.

Семейство *Cardioceratidae* H. Douvillé, 1890

Мы принимаем объем семейства *Cardioceratidae* в составе семи родов *Arcticoceras*, *Chamoussetia*, *Cadoceras*, *Rondiceras*, *Quenstedticeras*, *Cardioceras*, *Amoeboceras*.

Эволюция семейства протекала от начала раннего келловея до кимеджа. За это время внешняя форма раковины и скульптура изменились довольно значительно, перегородочная же линия особенных изменений не претерпела. Все роды генетически связаны друг с другом и в ряде случаев имеются промежуточные звенья.

Генетическая близость родов этого семейства отмечалась С. Н. Никитиным, И. Ф. Синцовым, Д. Н. Соколовым, В. И. Бодылевским, Н. Смородиной-Молчановой и рядом зарубежных исследователей: Помпецим (Pompecky, 1893), Вейссермелем (Weissermel, 1895), Р. Дувийе, Спэтом и др.

Близость *Quenstedticeras* и *Cadoceras* впервые подметил С. Н. Никитин в 1884 г. При выделении рода *Quenstedticeras* он указывал, что «род этот значительно приближается к роду *Cadoceras* F i s c h.» и отличается голько «всегда более или менее ясно выраженной килеватостью молодых экземпляров, а также серповидным, но не дугообразным искривлением ребер».

В 1895 г. Вейссермель, отмечая большое сходство молодых стадий *Quenstedticeras sutherlandis* и *Cadoceras carinatum* предлагал даже объединить роды *Quenstedticeras* и *Cadoceras* в один род. Разграничение обоих родов он проводил так же, как и С. Н. Никитин, по угловатому или дугообразному соединению ребер на наружной стороне. Говоря о происхождении трех родов: *Cadoceras*, *Quenstedticeras* и *Cardioceras*, Вейссермель пишет, что они представляют собой фазы развития во времени, соответствующие раннему и позднему келловею и оксфорду. В коллекции этого исследователя имелся экземпляр с ланцетовидным сечением оборотов и серповидным изгибом ребер, как у *Quenstedticeras lamberti* (S o w.) и глубоким и узким пупком, как у *Cadoceras galdrynum* (O g b.). По мнению Вейссермеля, эта форма стоит приблизительно между указанными родами и поэтому названа им «переходной». Р. Дувийе (1912) также прослеживает переходы от рода *Quenstedticeras* к роду *Cadoceras*. Одним из «переходных» видов, по мнению этого исследователя, является *Q. carinatum* (E i s h w.), который во взрослой стадии развития сохраняет форму настоящего *Cadoceras*.

Нам кажется, что считать *Q. carinatum* «переходной» формой между указанными родами нельзя, так как этот вид появляется лишь в отложениях верхнего келловея, т. е. в то время, когда представители рода *Quenstedticeras* получили уже широкое распространение в морях того времени. То же можно сказать о *Q. sutherlandiae* (M u g c h.) и *Q. rybinskianum* (N i k.). Эти формы еще сохраняют на себе внешние черты сходства с предками: вздутые округлые обороты, узкий пупок на молодых и взрослых оборотах и почти прямые ребра, проходящие лишь с очень слабым изгибом через сифональную сторону.

Д. Н. Соколов (1912), выясняя генетические соотношения *Cadoceras* и *Quenstedticeras*, устанавливает присутствие между этими родами переходных форм — *Cadoceras nikitini* Sok. и *Q. keyserlingi* Sok. Близость родов *Quenstedticeras* и *Cardioceras* также неоднократно подмечалась различными исследователями — С. Н. Никитиным, Д. Н. Соколовым, Вейссермелем и Дувийе.

До 1878 г. часть видов рода *Quenstedticeras* вообще относилась к роду *Cardioceras*, так как характер расчленения перегородочной линии у этих двух родов в основном одинаков. Изучение общей формы раковины, жилой камеры и апертуры позволили С. Н. Никитину (1884) выделить из рода *Cardioceras* некоторые виды и объединить их в новый род *Quenstedticeras*. Сходство обеих родов не помешало этому исследователю видеть в них два самостоятельных генетических рода, идущих, по его мнению, параллельно друг к другу от одного общего предка *Chamousetia chamouseti* (Ogb.).

Р. Дувийе и Вейссермель, говоря о близости этих родов, находят между ними промежуточные формы. У Р. Дувийе (1912) это *Q. praecordatum* Douv., у Вейссермела (1895) — *Cardioceras goliathum* (Ogb.).

Наконец, о генетической близости *Cardioceras* и *Amoeboceras* мы находим указания у С. Н. Никитина (1884), И. Ф. Синцова (1888) и Н. Смородиной-Молчановой (1912), о чем уже говорилось выше.

В. И. Бодылевский (1925) в работе «Развитие *Cadoceras elatmae* Nik.», как в свое время и С. Н. Никитин, на основании хода развития поперечного сечения оборотов (в направлении увеличения их высоты) у ряда сопоставимых родов строит генетический ряд *Stephanoceras—Cadoceras—Quenstedticeras*, который, пишет он, «является в значительной степени предположительным и нуждается в проверке».

В 1954 г. при монографическом изучении аммонитов рода *Cadoceras*, Е. А. Троицкой (1955) удалось установить существование в составе этого рода двух групп. Рассмотрение онтогенетического развития раковин представителей обеих групп показало возможность разделения указанного рода на два самостоятельных рода, соответствующих этим группам. За одним родом сохраняется прежнее название *Cadoceras* с генотипом рода *Ammonites nodiolaris* Luid. Для второго Е. А. Троицкая предложила название *Rondiceras*. За тип нового рода ею принят *Cadoceras milashevici* (Nik.).

В основу выделения нового рода положены форма раковины, особенности скульптуры, очертание перегородочной линии и стратиграфическое положение — средний келловей. По указанным признакам род *Rondiceras* резко отличается от других представителей рода *Cadoceras*. В то же время рондидерасы теснейшим образом связаны с кадоцерасами, к которым они до настоящего времени относились.

Рассмотрение онтогенетического развития представителей рода *Quenstedticeras* показывает, что в юной стадии их развития внешний вид раковины, форма сечения оборотов, скульптура и перегородочная линия очень близки взрослым особям рода *Rondiceras*.

В то же время представители рода *Rondiceras* имеют более или менее уплощенную раковину, слегка сжатую в сифональной области, ребра переходят на наружную сторону с легким синусовидным изгибом. Наиболее четко эти признаки проявляются у *Rondiceras patrum*, который в связи с этим наиболее удобно рассматривать в качестве «переходной» формы. Таким образом, генетическая связь родов *Rondiceras* и *Quenstedticeras* выявляется как весьма близкая.

Из изложенного следует, что генетический ряд кардиоцератид следует вести от шаровидных форм *Cadoceras* через *Rondiceras* и уплощенные *Quenstedticeras* к раковинам, заостренным на внешней стороне: роды *Cardioceras* и *Amoeboceras*.

Изучение представителей рода *Quenstedticeras* из келловейских отложений Саратовского Правобережья привело нас к выводу о том, что ряд видов этого рода связан постепенными переходами: *Q. praelamberti* Douv.-*Q. flexicostatum* (Phill.), *Q. brasili* Douv.-*Q. lamberti* (Sow.). Первые две пары видов отличаются рядом морфологических черт и стратиграфическим положением *Q. praelamberti* представляет собой диско-видную раковину с довольно широким пупком, с удлинено-овальным сечением оборотов, заостренным в верхней части, со скульптурой, представленной ребристостью, состоящей из главных и один-двух, реже трех промежуточных ребер. Стратиграфическое положение *Q. praelamberti* — верхи среднего келловоя.

Q. flexicostatum — аммонит с широким пупком, узким, сдавленным с боков, заостренным сечением оборотов, с ребристостью, отличающейся большим количеством промежуточных ребер между главными, от четырех-пяти, иногда даже еще больше. Стратиграфическое положение *Q. flexicostatum* — верхний келловей. Между обоими указанными видами существует постепенный переход в виде форм с чертами, одинаково близкими, как *Q. praelamberti*, так и *Q. flexicostatum*. Эти формы характеризуются непостоянным количеством промежуточных ребер — от двух до четырех, располагающихся без всяких закономерностей.

Стратиграфическое положение промежуточных форм то же, что и у основных видов, тогда как *Q. brasili* Douv. и *Q. lamberti* (Sow.) стратиграфически находятся в двух различных подъярусах: среднем и верхнем келловее.

Quenstedticeras brasili представляет собой раковину с довольно сильно вздутыми оборотами с умеренно широким пупком. Сечение оборотов широкоовальное. Особенно типичной для этого вида является тонкая густая ребристость — 100—120 ребер на обороте. Ребра раздваиваются, иногда имеют 1—2 промежуточных. Представители *Q. lamberti*, находящиеся в коллекции в виде двух разновидностей: *Q. lamberti* var. *tenuicostata* и *Q. lamberti* var. *crassicostata* выделены В. П. Семеновым (1896) в районе Туар-Кыра. Первую разновидность составляют формы с многочисленными тонкими ребрами; вторую — формы с ребрами, расставленными более редко. Различаются обе разновидности и по форме сечений оборотов: у *Quenstedticeras lamberti* var. *tenuicostata* сечение имеет более округлую форму у *Q. lamberti* var. *crassicostata* форма сечения оборотов — вытянутый овал.

Переходная форма между *Q. brasili* и *Q. lamberti* занимает промежуточное положение между типичными *Q. brasili* и *Q. lamberti* var. *tenuicostata* через последний вариант связывается с *Q. lamberti* var. *crassicostata*.

Правильное построение зональной стратиграфии стоит в непосредственной связи с филогенетическим развитием отдельных групп органического мира. Так, например, в Саратовском Правобережье выделение подзоны *Q. praelamberti*, *Q. brasili* в верхней части зоны *Eugonospira* среднего келловоя и подзоны *Q. mariae* в верхней части зоны *Q. lamberti* верхнего келловоя отражает филогенетическое развитие семейства Cardioceratidae.

Появление представителей рода *Quenstedticeras* в верхней части верхней зоны среднего келловоя не раз отмечалось исследователями, изучавшими послойно отложения этого подъяруса (Архангельский А. Д.; Камышева-Елпатьевская В. Г., 1947; Макридин В. П., 1950). Приуроченность к верхней части подъяруса совершенно определенного комплекса видов появившегося здесь рода *Quenstedticeras*, дает возможность выделить новую единицу стратиграфического подразделения, именно подзону *Q. brasili*, *Q. praelamberti*.

Развитие рода *Quenstedticeras* приводит к появлению в позднем келловее форм с невысоким тупым зубчатым килем, образованным ребра-

ми на наружной стороне. К этому типу форм относятся *Q. mariaei* (Ogb.), *Q. angulatum* Troiz., *Q. williamseni* Busch., *Q. emphaleides* (Sow.). Все названные виды встречаются только в самой верхней части верхнего келловея. Это дало возможность выделить Е. А. Троицкой (1953) в верхней части зоны *Q. lamberti* самостоятельную подзону *Q. magiae*, названную так по нахождению здесь в большом количестве аммонитов этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Бодылевский В. И. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. Ежегодник Русск. палеонт. об-ва, т. V, 1925.
- Иловайский Д. И. и Флоренский К. П. Верхнеюрские аммониты бассейна рр. Урала и Илека. Мат. к познан. геол. строен. СССР, БМОИП, нов. сер., вып. 1 (5), 1941.
- Камышева-Елпатьевская В. Г. Юрские отложения Юго-Востока Европейской части СССР (диссертация), 1947.
- Карпинский А. П. Об аммонеех артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. Зап. Мин. об-ва, 2 сер., ч. 27, 1891.
- Мурашкин П. К. Среднеюрские аммониты северной оконечности Доно-Медведицкого вала. БМОИП, отд. геол., т. XXXVIII, 1930.
- Никитин С. Н. Юрские образования между Рыбинском, Мологою и Мышкиным. Мат. для геолог. России, т. X, 1881б.
- Никитин С. Н. Дарвинизм и вопрос о виде в области современной палеонтологии. Мысль, № 8 и 9, 1881в.
- Никитин С. Н. Общая геологическая карта России. Лист 56. Ярославль. Тр. Геол. ком., т. 1, № 2, 1884.
- Никитин С. Н. Общая геологическая карта России. Лист 56. Тр. Геол. ком., т. 1, № 2, 1885.
- Николаева В. П. Новый род *Mojarowskia* семейства *Cosmoceratidae*. Тр. ВСЕГЕИ, 1955.
- Руженцев В. Е. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии. Мат. палеонт. совещ. по палеозою, 1951.
- Сазонов Н. И. Новые данные по систематике верхнеюрских аммонитов. Автореферат доклада БМОИП, отд. геол., № 4, 1955.
- Синцов И. Ф. Общая геологическая карта России. Лист 92. Саратов—Пенза. Тр. Геол. ком., т. VII, № 1, 1888.
- Семенов В. П. Фауна юрских образований Мангышлака и Туар-Кыра. Тр. СПб. Об-ва естествоисп., отд. геол. и минер., т. XXIV, 1896.
- Смородина-Молчанова Н. О генетических взаимоотношениях аммонитов семейства *Cardioceratidae*. Изв. асс. н.-и. ин-тов при физ.-мат. фак., т. 1, вып. 1, МГУ, 1928.
- Соболев Д. наброски по филогении гониатитов. Изв. Варш. политехн. ин-та, вып. 1, 1914.
- Соболев Д. Начало исторической биогеотики, 1924.
- Соболев Д. Опыт построения ретикулярной градативно-комбинативной системы гониатитов. Зап. Хар. н.-и. каф. биол., 1927.
- Соколова Е. И. *Космоцератиды* из верхнеюрских отложений Мангышлака. Геол. Эмбен. обл., тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 49, 1950.
- Соколов Д. Н. К аммонитовой фауне печорской юры. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 76, 1912.
- Троицкая Е. А. К вопросу о расчленении келловея Саратовского правобережья по аммонитам. Уч. зап. СГУ, т. XXXVII, вып. геол., 1953.
- Троицкая Е. А. Новый род *Rondiceras* семейства *Cardioceratidae*. Тр. ВСЕГЕИ, 1955.
- Arkell W. L. A classification of the jurassic Ammonites. Journ. of Paleontol., vol. XXIV, No. 3, 1950.
- Brinkmann R. Monographie der Gattung *Kosmoceras*. Abh. der Ges. der Wiss. zu Göttingen Mathem. Physik. Kl. Nr. F., Bd. XIII, 4, 1929.
- Buckman S. S. Yorkshire Type Ammonites. 1918—1926.
- Douvillé H. Cours de Paleontologie professée a l'Ecole des Mines (Antographe). Paris, 1890.
- Douvillé R. Les Cardiocératidés de Villers. Mem. Soc. Geol. Fr., Paleontol., t. XIX, Fasc. 2, mem. 45, 1912.
- Douvillé R. Etudes sur les Cosmocératides. Mat. pour servir a l'explic. de la Carte Geol. détaillée de la France. Paris, 1915.
- Fischer P. Subdivision des Ammonites. Journ. de Conchyliologie Juillet, 1879.
- Hyatt A. Biological relations of the jurassic Ammonites. Proc. Boston Nat. Hist., t. XXVII, 1874.
- Hyatt A. Phyllogeny of an Acquired Characteristic Extracted from Proc. Amer. Philosophical. Soc., vol. XXXIII, No. 143, 1892.

- Hyatt A. Text-Book of Paleontology. Cephalopodes. 1900.
- Neumayer u. Uhlig. Über Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands, Palaeontographica, Bd. XXVII, Cassel, 1881.
- Neumayer u. Uhlig. Über die von H. Abich in Kaukasus gesammelten Jurafossilien Denksche. Akad. Wissensch., t. LIX, Wien, 1892.
- Nikitin S. Der Jura der Umgegend von Elatma. Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, t. XIV, 1881.
- Pompeckj J. F. The Jurassic Fauna of Cape Flora, Franz Josef Land. The Norwegian North Polar Expedition, 1893—1896.
- Potonie R. Die Ammonitischen Nebenformen des Dogger. Jahr der Preuss. Geol. Land. Bd. L, T. I, 1929.
- Piveteau. Traité de Paleontologie. Paris, 1952.
- Roman F. Les Ammonites Jurassiques et Crétacées, 1938.
- Salfeld H. Monographie der Gattung *Cardioceras* Neumayr et Uhlig. Die Cardioceraten des oberen Oxford. Zeitschr. d. Geol. Ges., t. LXVII, 1915.
- Schindewolf O. Über *Strenoceras* und andere Dogger Ammoniten Neus Jahrb. für Geol. und Paläont. Jahr., H. 5, 1953.
- Weissermel W. Ein Beitrag z. Kenntniss der Gattung *Quenstedticeras*. Zeitschr. d. Geol. Ges. Bd. XLVII, 1895.
- Württemberg L. Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten. Ein geologischer Beweis für die Darwin'sche Theorie. Leipzig, 1880.
- Zittel E. Traité de Paleontologie. Traduct. Barrois, 1885.
-

В. В. КУЗНЕЦОВ

О ВОЗМОЖНОСТИ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В ДРЕВНИХ МОРСКИХ ВОДОЕМАХ НА ОСНОВАНИИ ИЗУЧЕНИЯ СКОРОСТИ РОСТА И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Многие морские беспозвоночные, такие, как усоногие раки, плеченюгие моллюски и некоторые другие, имеют на своих домиках или раковинах ясно выраженные «годовые кольца», образование которых является следствием остановки или сильного замедления роста в зимнее время. Наличие таких колец дает возможность объективного изучения скорости роста и продолжительности жизни животных в любое предшествующее наблюдению время, независимо от того, имеется в руках исследователя живой материал или только остатки раковин, домиков и других подобных образований.

Сама по себе идея использования такого рода материалов с палеогеографическими целями не оригинальна и неоднократно высказывалась в прошлом. Впервые она была более или менее определенно сформулирована Я. В. Самойловым (1925) более 30 лет назад. Основываясь на результатах всемирно известных экспериментальных работ Ж. Леба о зависимости продолжительности жизни водных беспозвоночных от температуры среды, Самойлов предложил использовать для физико-географической (термической) характеристики древних водоемов данные о возрастном составе их фауны. Однако еще Ж. Леб предостерегал от слишком поспешных выводов из его исследований, считая, что в естественных водоемах прямая зависимость продолжительности жизни от температурного режима затушевывается влиянием многих других факторов. Неудивительно поэтому, что предложение Самойлова так и не было применено к какому-либо конкретному материалу.

Следующая попытка такого рода принадлежит Я. А. Бирштейну (1936), пытавшемуся получить представление о характере вековых колебаний солености Каспийского моря на основании анализа скорости роста ископаемых раковин двустворчатого моллюска *Cardium edule*. Серьезной методической ошибкой Бирштейна было то, что он фактически исходил из неверного предположения о зависимости скорости роста моллюска только от солености, хотя и допускал возможность влияния других факторов. Отсутствие ясного представления о характере зависимости скорости роста от условий внешней среды, очевидно, и послужило причиной того, что попытка Бирштейна не нашла последователей.

Следует отметить весьма интересные работы Г. В. Никольского (1943), в которых сообщаются сведения о продолжительности жизни и скорости роста рыб, добываемых неолитическим человеком. Определения эти сделаны по остаткам скелета, найденным в неолитических стоянках на побережье Белого моря и впадающих в него рек. Здесь же об-

наружены и кости некоторых рыб, ныне отсутствующих в бассейне Белого моря и живущих южнее. Подобная же работа на побережье Ладожского озера была проделана значительно раньше А. А. Иностранцевым (1882). Это служило еще одним доказательством того, что сравнительно недавно климат Северо-Восточной Европы был теплее современного.

Скорость роста и продолжительность жизни особей разных видов морских беспозвоночных изменяются в очень широких пределах, хотя и не выходят обычно за рамки видовой специфики. В качестве примера можно сообщить, что по нашим определениям в ныне живущих в Баренцовом и Белом морях популяциях брюхоногого моллюска *Littorina saxatilis* (Olivier) максимальная продолжительность жизни особей колеблется от 7 до 19 лет, а размеры (диаметр раковин) самых крупных особей — от 7,4 до 17,6 мм. У многих других видов изменчивость продолжительности жизни и максимальных размеров тела также широка (см. таблицу).

Наблюдения показывают, что скорость роста и продолжительность жизни представляют собой два в достаточной мере самостоятельных биологических свойства организмов и поэтому изменчивость их часто идет в разных направлениях. Под самостоятельностью этих двух биологических свойств в данном случае понимается отсутствие их взаимообусловленности и обусловленность условиями жизни особей.

Скорость роста и продолжительность жизни у водных беспозвоночных изменяются под влиянием множества самых различных факторов внешней среды, уловить и изучить которые далеко не всегда представляется возможным. Тем не менее в настоящее время уже намечены в этом отношении некоторые общие закономерности, сущность которых сводится к следующему.

1. Очень слабые колебания (сезонные, суточные и погодные) условий жизни на низком (для данного вида) температурном уровне вызывают замедление скорости роста и значительное увеличение продолжительности жизни¹. Скорость роста в таких условиях замедляется настолько сильно, что, несмотря на значительно увеличенную продолжительность жизни, максимальные размеры тела животных заметно уменьшаются. Такое положение в условиях Баренцова и Белого морей наблюдается на сравнительно больших глубинах, где господствуют почти неизменные отрицательные температуры.

2. Сравнительно слабые (для данного вида) сезонные, суточные и погодные колебания условий жизни на высоком температурном уровне вызывают ускорение роста и некоторое сокращение продолжительности жизни. Животные в таких условиях обычно достигают наиболее крупных размеров при сравнительно небольшой продолжительности жизни.

Дальнейшее уменьшение амплитуды сезонных колебаний условий жизни приводит к исчезновению и сезонности в ходе таких биологических процессов, как рост и размножение беспозвоночных: оба процесса становятся непрерывными, «годовые» кольца на раковинах и домиках не образуются и возрастной состав популяции в таких случаях определяется с большим трудом биометрическим анализом, сопровождаемым длительными наблюдениями в садках и в природе. По ископаемым остаткам возраст практически не определим. Можно указать, что, например, в настоящее время у такого широко распространенного вида, как *Cardium edule*, годовые кольца на раковине отчетливо видны почти повсюду, кроме южной части Каспийского моря. Особенно четко выражены годовые кольца на раковине этого вида в лиманах Черного моря, в Азовском и в Аральском морях.

¹ Некоторые дополнительные сведения о характере зависимости биологических свойств беспозвоночных от амплитуды колебаний факторов внешней среды опубликованы в моей статье (Кузнецов, 1953).

Изменчивость продолжительности жизни и максимальных размеров тела особей в различных популяциях некоторых моллюсков

Название вида	Максимальная продолжительность жизни (годы)	Размер самых крупных особей в мм	Откуда собран материал	Что измерялось
<i>Littorina saxatilis</i> (Olivier)	7—19	7,4—17,5	Баренцово и Белое моря	Диаметр раковины
<i>Littorina obtusata</i> (L.)	5—10	9,0—17,5	Баренцово и Белое моря*	Диаметр раковины
<i>Littorina littorea</i> (L.)	13—28	18,4—33,8	Баренцово и Белое моря, южный берег Англии (по литературным данным)	Диаметр раковины
<i>Cardium edule</i> L.	4—18	11,5—50,0	Баренцово море, южный берег Англии (по литературным данным), Балтийское, Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря	Длина раковины
<i>Cardium ciliatum</i> Fabr.	10—33	33,6—61,5	Баренцово и Белое моря	Длина раковины
<i>Serripes grönlandicum</i> (Chemn.)	4—38	9,3—94,5	Баренцово и Белое моря	Длина раковины
<i>Cyprina islandica</i> L.	5—22	14,0—45,2	Баренцово и Белое моря	Длина раковины

3. Повышение амплитуды сезонных колебаний условий жизни вызывает образование резко выраженных «годовых» колец и некоторое снижение скорости роста; продолжительность жизни в таких случаях остается близкой к тому, что наблюдалось в условиях слабых колебаний факторов внешней среды на высоком (для данного вида) температурном уровне. Таким образом, по сравнению с условиями, описанными в предшествующем пункте, здесь лишь незначительно сокращается скорость роста и несколько уменьшаются максимальные размеры тела.

4. Одновременное повышение амплитуды сезонных, суточных и погодных колебаний условий внешней среды, особенно при наличии сильного зимнего охлаждения, служит причиной резкого уменьшения скорости роста и сокращения продолжительности жизни. Животные в таких условиях отличаются наименьшими размерами тела и кратчайшей продолжительностью жизни. Подобное положение в настоящее время можно наблюдать в верхней, подверженной интенсивной циркуляции, зоне Белого моря, в восточных частях Балтийского моря, а также в некоторых участках наших южных морей.

Эти объективные закономерности изменчивости скорости роста и продолжительности жизни беспозвоночных с длительным (более 3—5 лет) жизненным циклом показывают большую зависимость организма от характера и амплитуды колебаний факторов внешней среды¹.

Амплитуда колебаний температуры, и практически всех других факторов внешней среды, в естественных водоемах или в их частях, расположенных в одной климатической зоне, определяется главным образом их размером и глубиной, т. е. массой имеющейся в водоемах воды. В крупном водоеме или в большом и глубоководном заливе условия внешней среды для организмов всегда будут более стабильны, чем в малом водоеме или в небольшом и мелководном заливе. Если такая относительная стабильность (для данного вида в данном климатическом поясе) имеет место на низком температурном уровне, то обитающие здесь животные будут отличаться более или менее крупными размерами и обязательно высокой продолжительностью жизни. Если такая же относительная стабильность условий жизни имеет место на высоком температурном уровне (для данного вида в данном климатическом поясе), то обитающие здесь беспозвоночные будут отличаться сравнительно малой продолжительностью жизни и обязательно крупными размерами тела. Следовательно, для суждения о тепловодности или о холодноводности водоема необходимо определить и возраст, и скорость роста, и продолжительность жизни живших в них беспозвоночных. В водоемах обоих типов предельные размеры беспозвоночных (в ископаемом состоянии — раковины, домики и т. п.) часто практически одинаковые, но в холодноводном водоеме особи будут отличаться предельно высокой продолжительностью жизни, тогда как в тепловодном водоеме продолжительность их жизни будет значительно сокращенной. Кроме этого, как уже было сказано ранее, в тепловодном водоеме при особо благоприятных условиях «годовые» кольца могут отсутствовать вовсе. В последнем случае особи будут отличаться чаще всего несколько меньшими предельными размерами тела.

Мелководные водоемы или водоемы небольших размеров, находясь в одной и той же климатической зоне с более крупными водоемами, при любых обстоятельствах будут отличаться большими колебаниями условий жизни, что и послужит причиной неизбежного снижения скорости роста и уменьшения продолжительности жизни у обитающих в них беспозвоночных. Следовательно, нахождение ископаемых остатков сравнительно мелких беспозвоночных с замедленным ростом (или даже с до-

¹ Виды с коротким (менее 3—5 лет) жизненным циклом имеют несколько иные закономерности в изменчивости скорости роста и предельных размеров тела. Эти закономерности здесь не рассматриваются.

статочной высокой, нормальной скоростью роста), но с малой продолжительностью жизни, будет свидетельствовать о том, что животные, которым эти остатки принадлежат, были при жизни угнетены и населенный ими водоем отличался резкими колебаниями важнейших факторов внешней среды. Иными словами, характерной физико-географической особенностью такого водоема (или части водоема) была его мелководность, или малые размеры, или, наконец, высокая степень изолированности от другого, более крупного, водоема.

Следует особенно подчеркнуть, что здесь имеется в виду не различие в скорости роста и продолжительности жизни особей разных видов, а изменчивость скорости роста и продолжительности жизни у особей разных популяций одного вида с достаточно широким экологическим и географическим ареалом. Поэтому при изучении скорости роста и продолжительности жизни животных по их ископаемым остаткам главное внимание необходимо обращать не столько на разные виды, сколько на разные популяции немногих, но массовых видов, широко распространенных в пределах данного слоя.

Подобный же подход, без каких-либо принципиальных изменений, возможен и при анализе характера изменений условий жизни в каком-либо водоеме во времени, т. е. при изучении истории современного или некогда существовавшего водоема. С этой целью необходимо производить последовательный биологический анализ особей (точнее ископаемых остатков) одного или нескольких массовых видов в различных слоях, соответствующих различным периодам существования водоема. Об уменьшении глубины водоема или данного его участка (по причине заиления, заноса терригенными осадками, тектонического поднятия и т. п.), или о повышении степени изоляции от более крупного водоема, или, наконец, об увеличении континентальности климата (под влиянием местных или космических причин) будут свидетельствовать измельчение особей и сопутствующее этому уменьшение продолжительности их жизни.

Лишь внезапное, катастрофическое, изменение условий жизни может вызвать массовую гибель особей данного вида, имеющих сравнительно высокую продолжительность жизни и крупные размеры тела, во всех других случаях, когда условия жизни в водоеме изменяются постепенно (а такие случаи являются, очевидно, наиболее характерными), исчезновению какого-либо массового вида будет предшествовать измельчение его особей и сокращение продолжительности жизни¹.

В качестве примера можно указать характер изменений скорости роста, продолжительности жизни и предельных размеров тела у ископаемых и современных представителей некоторых моллюсков Белого моря.

В позднеледниковых отложениях (литоральных) преобладают мелкие особи с высокой продолжительностью жизни. Например, диаметр раковины *Littortna saxatilis* не превышал 7—8 мм при продолжительности жизни до 10—12 и более лет. С другой стороны, в последледниковых отложениях на южном берегу Кандалакшского залива обычны крупные раковины двустворчатого моллюска *Cyprina islandica*, который в настоящее время здесь встречается единичными мелкими особями. Вид этот — бореальный, имеет довольно широкое географическое распространение и достигает высокой численности в Баренцовом, Норвежском, Северном и некоторых других морях.

Вообще в Белом море в течение последних столетий произошло заметное сокращение ареалов и численности многих беспозвоночных с длительным жизненным циклом, сопровождаемое измельчением особей и сокращением продолжительности их жизни. Сокращение ареалов идет главным образом за счет исчезновения некоторых видов в кутовых

¹ Здесь вовсе не рассматриваются крайне редкие случаи исчезновения какого-либо вида под воздействием внезапно вселившегося хищника.

или мелководных участках губ и заливов. В других участках моря, где поселения того или иного вида еще сохраняются, замечено, что падение численности сочетается здесь с уменьшением скорости роста, продолжительности жизни и предельных размеров тела.

В губах Поморского берега максимальная продолжительность жизни моллюска *Cardium ciliatum* в течение последних 50—60 лет сократилась с 16 до 3 лет, а размеры раковины самой крупной особи — с 29,3 до 8,2 мм. В середине прошлого столетия единичные особи жили до 19 лет и имели длину раковины до 48,7 мм.

В настоящее время в Онежском заливе Белого моря практически вовсе не встречается *Serripes grönlandicum*, который был здесь обычным моллюском еще 15—20 лет назад. В прошлом столетии продолжительность жизни представителей этого вида достигала здесь 19 лет при размерах раковины до 49 мм; в начале текущего столетия продолжительность жизни особей сократилась до 12 лет, а длина раковины самой крупной особи — до 32,6 мм. В 30-х годах текущего столетия продолжительность жизни упала до 4 лет, а длина раковины уже не превышала 9,3 мм.

В прошлом столетии в северной части Онежского залива добывались крупные *Cyprina islandica* с длиной раковины до 44—48 мм и с продолжительностью жизни до 18 лет. В начале текущего столетия размер их раковины не превышал 45 мм, а в 1950 г. самые крупные особи имели длину раковины только 34,5 мм и продолжительность жизни не более 17 лет. К этому добавим еще, что в середине прошлого столетия на глубинах более 100 м в бассейне Белого моря добывались остатки крупных раковин этого вида; живые особи здесь никогда не добывались¹.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что еще сравнительно недавно гидрологический режим Белого моря был менее континентален, что могло быть обеспечено его более обширной связью с Баренцовым морем. Кроме этого, исчезновение некоторых видов в губах Кандалакшского залива и особенно Поморского берега могло быть вызвано обмелением, причиной которого служит накопление терригенных и морских осадков, а также тектоническое поднятие берегов.

Подобное же изменение биологических свойств беспозвоночных можно наблюдать и в других морях.

В Аральском море продолжительность жизни современных *Cardium edule*, по имеющимся данным, не превышает 4 лет, а размер раковины самой крупной особи едва достигает 28 мм. Судя же по пустым створкам, находимым в массе несколько выше уровня моря, сравнительно недавно особи жили до 8 лет и имели раковину длиной до 36 мм.

В северной части Азовского моря длина раковины ныне живущих особей *Cardium edule* не превышает 11,5 мм, при максимальной продолжительности жизни в 7 лет. Вместе с тем в обнажившихся отложениях устьевой части Дона (около Ростова) в значительном количестве встречаются раковины размером до 30 мм, принадлежавшие особям с продолжительностью жизни до 8—10 лет.

Нечто подобное можно наблюдать, по-видимому, и в Черном море в районе Новороссийска.

Весьма возможно, что постепенное измельчение особей и сокращение продолжительности их жизни у видов с длительным жизненным циклом является нормальным процессом развития фауны замкнутых и полужамкнутых водоемов, в особенности при наличии обширного материкового стока. К сожалению, бывший в нашем распоряжении палеонтологический материал оказался очень ограниченным и поэтому мы не можем показать здесь конкретные результаты применения предлагаемо-

¹ Некоторые из этих изменений являются следствием потепления климата и, по-видимому, обратимы.

го метода и ограничиваемся лишь сказанным. Имеются все основания считать, что предлагаемый нами биологический анализ палеонтологического материала может быть с успехом использован в качестве дополнения к уже существующим комплексным методам реконструкции физико-географических условий в исчезнувших и восстановлении исторически существующих морских водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

Бирштейн Я. А. Рост и распределение *Cardium edule* заливов Мертвого Каспия и Кайдака в Каспийском море в связи с соленостью. Докл. АН СССР, т. IV(XI) № 4, 1936.

Иностранцев А. А. Доисторический человек каменного века побережья дождского озера. СПб., 1882.

Кузнецов В. В. Влияние колебаний факторов внешней среды на некоторые эволюционные процессы у морских беспозвоночных. Журн. Об-ва биол., т. XIV, № 6, 1943.

Никольский Г. В. К истории ихтиофауны бассейна Белого моря. Зоол. журн., т. XXII, вып. 1, 1943.

Самойлов Я. В. Возрастной состав фауны и температура окружающей среды. БМОИП, отд. геол., т. III, № 3—4, 1925.

И. Д. СРЕЛЬНИКОВ

О ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ У СОВРЕМЕННЫХ И О ВЕРОЯТНОМ ТЕПЛОВОМ РЕЖИМЕ МЕЗОЗОЙСКИХ РЕПТИЛИЙ

Настоящая статья рассматривает палеофизиологию мезозойских рептилий с целью понять взаимосвязь особенностей их строения с образом жизни. Если сравнительная морфология со времен Кювье и В. О. Ковалевского дает возможность реконструкции формы и образа жизни вымерших животных по скелету или по его частям, то о физиологии вымерших животных можно судить только на основании знания физиологии современных представителей того же класса или отряда. Приводя материалы по физиологии терморегуляции современных рептилий, мы получаем возможность предполагать с достаточным основанием, каковы были тепловые отношения организма и среды у рептилий в прошлые геологические периоды.

Распространенным является мнение, что в мезозойскую эру, когда рептилии достигали своего расцвета и господствовали на земле, в воздухе и воде, климат был теплым. Это основано на предположении, что рептилии как пойкилотермные животные без собственной теплопродукции в своем существовании целиком зависели от теплоты окружающей среды. В свете новых исследований для рептилий не обязательно требуется высокая температура воздуха, которая поднимала бы температуру их тела до 35—40°. Теплопродукция при движении и лучистая энергия солнца могут нагреть тело рептилий до этой температуры при невысокой и даже низкой температуре воздуха.

Основой энергетических соотношений организма и среды является тепловой обмен — теплопродукция в организме и теплоотдача в окружающую среду. Процессы питания и дыхания, процессы соединения органических веществ с кислородом сопровождаются и оканчиваются продукцией тепла во всех органах животных. Организмы отдают эту теплоту непрерывно в окружающую среду путем излучения в инфракрасной части спектра, путем конвекции, при испарении с поверхности тела и при дыхании, вследствие большой скрытой теплоты парообразования, с кишечными и мочевыми выделениями. Лишь небольшая часть теплоты превращается в организмах в работу.

Теплопродукция при движении у рептилий

В состоянии покоя рептилии продуцируют так мало тепла, что поднять температуру своего тела выше температуры среды могут лишь крупные животные. Валенсьенн (Valenciennes, 1841, цит. по Рише) определил, что температура тела питона в местах, которыми он покрывал свои яйца во время насиживания, доходила до 41,5° при температуре окружающего воздуха 20°. Чермак (Chermak, цит. по Рише) находил у ящериц превышение температуры тела над температурой воздуха

в 7—8°. По определению Ш. Рише (Richet, 1889) температура тела крокодила и черепах превышала температуру среды на 2—3°. Бенедикт (Benedict, 1932) нашел, что у питонов во время инкубации ими яиц температура тела достигает в среднем 34° и на 3—5° выше температуры окружающего воздуха. Болдуин (Baldwin, 1925) нашел, что температура тела черепах была на 1,5—3° выше температуры среды в пределах 20—27° и продолжала оставаться выше при температуре воздуха в 4,5°.

При движении ускоряется дыхание, увеличивается потребление кислорода и теплопродукция, в связи с чем может значительно подняться температура тела. По определениям автора, температура ящерицы *Lacerta agilis* после трехминутного быстрого бега поднялась на 10° выше температуры среды; температура тела фриноцефала (*Phrynoscephalus mystaceus*) после быстрого бега в течение 2 мин. поднималась на 12°.

При движении черепахи увеличивается поглощение кислорода; выделение углекислоты увеличивалось в 2—2,5 раза; следовательно, значительно увеличивалась и теплопродукция. При большом возбуждении большого питона температура его тела поднялась в течение 35 мин. на 6° (Бенедикт, 1932). Таким образом, движение крупных рептилий приводит к значительному повышению температуры тела. У рептилий в воздухе, с его малой теплопроводностью, теплота может сохраняться в теле тем дольше, чем больше размеры животных. Поэтому крупные рептилии могут иметь температуру тела более высокую, чем температура окружающей среды.

Значение испарения и окраски в тепловом режиме рептилий

Каждый грамм воды при 20° при испарении поглощает 585 кал. Холоднокровные животные теряют большую часть своей теплоты путем испарения. Роговые чешуйки рептилий предохраняют их от испарения. Ряд рептилий, таких как змеи и большинство черепах, при 20—25° испаряют только 2—6 г воды на 1 кг в 24 часа (Бенедикт, 1932), в противоположность лягушкам, теряющим в тех же условиях 76 г (Опель, 1937). На основании своих определений Бенедикт (1932) считает, что 85% паров воды у рептилий теряется путем «незаметного» испарения. Из наблюдений над саламандрой, лягушкой, жабой, ящерицами, черепахами, аллигатором Хэлл и Рут (1936) сделали интересное заключение, что «возможно, что увеличение способности удержания воды рептилиями является «пограничным столбом» на пути к гомойотермизму».

По наблюдениям автора, в пустыне Каракумы (Стрельников, 1934) геккон *Teratoscincus zarudnyi*, ведущий ночной образ жизни, имеет тонкие и нежные кожные покровы; при всей осторожности во время ловли геккона руками почти всегда повреждается его кожа, которая участками срывается. Нежные, очень слабо ороговевшие кожные покровы могут быть только у ночного жителя пустыни, когда относительная влажность гораздо больше, чем днем; ночью геккону не грозит опасность высыхания и гибели от потери воды организмом. У этого же геккона днем испарение очень велико; он теряет в полчаса 2%, а в час — до 3,7% от веса тела при 35—37° в тени. В этих же местах и условиях ведущий дневной образ жизни фриноцефал (*Phrynoscephalus mystaceus*) терял в час 0,25% от веса своего тела, т. е. геккон терял в единицу времени в 15 раз больше воды, чем фриноцефал. Испаряющаяся вода отнимает много тепла, что и объясняет более низкую температуру разных частей тела геккона по сравнению с температурой воздуха. Охлаждение путем испарения ограничивает нагревающее действие солнечной радиации. Все это показывает, что такие рептилии, как гекконы, приспособлены к почному образу жизни и не могут находиться днем в открытых местах при высокой температуре и малой влажности.

Кол (Cole, 1943) наблюдал, что ящерица *Sceloporus undulatus* достигает летального (смертельного) максимума в 4—5 мин. при 100% влажности воздуха и в 26 мин. — при 33%. Колеус и Богерт (Cowles and Bogert, 1944) и Рейхлинг (Reichling, 1957) приходят к выводу, что сопротивляемость к высыханию играет роль в выборе мест обитания. Смертельная граница высыхания для черепахи *Chrysemys marginata* — 33% веса тела, ящериц *Anolis carolinensis* — 33,8%; *Sceloporus spinosus* — 47,8%, *Phrynosoma cornutum* — 33,8% (Hall, 1922).

Окраска рептилий также может оказывать влияние на тепловой режим. Ящерицы фриноцефалы с темной окраской поглощают солнечные лучи и нагреваются скорее и больше, чем светлоокрашенные; тем самым окраска является одним из факторов терморегуляции (Стрельников, 1934). Клаубер (1939) на основании обширных наблюдений приходит к выводу, что первой функцией окраски есть скрывание; тем не менее он признает регуляцию температуры как значительную функцию окраски. Атзатт (Atsatt, 1939) на основании обширного анализа окрасок рептилий и их изменений под действием света и тепла пришел к выводу: «Изменение окраски у игуан в ответ на температуру имеет функцию терморегуляции». Это же подтверждает Кол (Cole, 1943).

Значение величины и формы рептилий в их тепловом режиме

Метаболизм у небольших змей и ящериц выше по отношению к весу тела, чем у крупных. Боа, весящий в среднем 7—8 кг, при 30° продуцировал 2,7 кал на килограмм веса тела; ящерицы средним весом 1 кг при той же внешней температуре продуцировали тепла вдвое больше на ту же единицу веса. Боа весом 4 кг продуцировал тепла на килограмм веса тела больше, чем боа, весящий около 12 кг. Увеличение теплопродукции на единицу массы тела с уменьшением величины животных является общим правилом для высших позвоночных (Стрельников, 1953).

По исследованиям Бенедикта (1932) питоны при 37° в среднем продуцировали 5,9 кал на килограмм веса в 24 часа (рис. 1). Питон в 32 кг при температуре в 37° имел общую продукцию тепла 189 кал. Человек, весящий 33,2 кг, т. е. столько же, сколько и питон, имел общую продукцию тепла — в среднем 997 кал, или в 5 раз больше, чем питон. Метаболизм аллигатора весом 53 кг при температуре 37° равнялся 7,7 кал на килограмм веса тела, или 408 кал в целом.

Общая продукция тепла человеком весом 53,4 и 53,9 кг составила 1470 кал, т. е. в 3,6 раза больше продуцировалось тепла человеком, чем аллигатором с таким же весом в 53 кг. Черепаха весом 132 кг (вес мяса

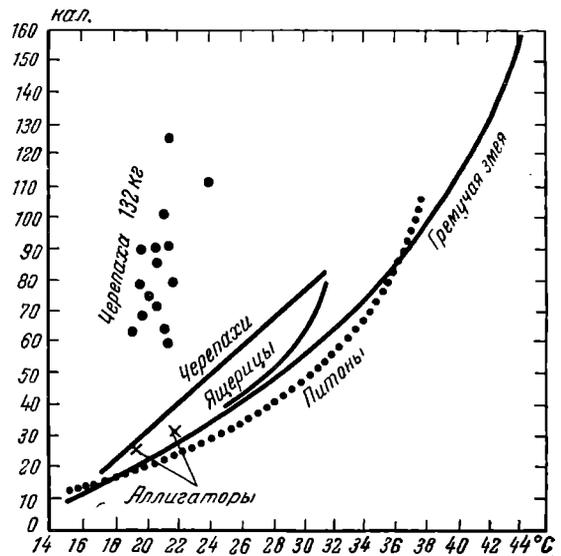


Рис. 1. Продукция тепла рептилиями на 1 м² поверхности тела в калориях в 24 часа (Бенедикт, 1932)

Черепаха 132 кг — галапагосская черепаха *Testudo*; черепахи — южноамериканская *Testudo denticulata* (5 кг); аллигаторы — *Alligator mississippiensis*; ящерицы — *Iguana tuberculata* (тропическая Америка); питоны — африканский *Python sebae* (4—5 кг) и индийский *Python molurus* (6—7 кг); гремучая змея — *Crotalus atrox* (2—5 кг)

116,8 кг) при 37° продуцировала 7,5 кал на килограмм мяса, или 876 ккал в целом. Человек весом 108,9 кг продуцировал тепла в сутки 2559 ккал т. е. в 2,9 раза больше гигантской черепахи.

Продукция тепла на единицу поверхности тела различных исследованных рептилий однообразна при расчете по отношению к поверхности тела, вычисляемой от веса тела в степени $2/3$. На основании своих исследований над метаболизмом черепах крупного размера Бенедикт (1932) пришел к выводу, что черепахи имеют несколько более высокую продукцию тепла, чем другие группы рептилий. Крупные черепахи медленно отдают тепло при отсутствии движений, длительно сохраняют тепло в теле с большим превышением температуры тела над температурой окружающей среды.

В возникновении теплокровности наряду с многими другими факторами важно не только отношение поверхности к массе, но и форма тела. Длинные, тонкие змеи представляют в каждом участке небольшое тело все части которого расположены близко к поверхности; от каждой части организма продуцируемое тепло через небольшое пространство из глубины переходит к поверхности, откуда излучается, выделяется путем испарения, теплопроводности и конвекции. Компактные черепахи, ящерицы с коротким хвостом, испанские рептилии сохраняют тепло тем дольше, чем больше размеры их тела.

Исходя из эволюции теплокровности и из того, что теплокровность увеличивается с массой тела, можно вполне обоснованно предполагать, что мезозойские рептилии, весившие много тонн (иногда до 50 т), продуцировали так много тепла, что должны были быть теплокровными. Чтобы избежать нарушения соотношения теплопродукции и теплоотдачи, они вынуждены были жить в воде, как это приходится делать некоторым современным млекопитающим. Даже крупные грызуны, как калибара в Южной Америке, весом до 28—50 кг, вынуждены вести водный образ жизни, ибо лишь при усиленной теплоотдаче в воде они могут сохранять нормальный тепловой баланс. Такие млекопитающие, как носороги, часто вынуждены бывать в воде, не говоря уже о слонах, которые часто купаются или подолгу находятся в воде, или о свиньях, которые также купаются в грязи. Бегемоты уже перешли к водной жизни. То, что мы теперь наблюдаем у современных теплокровных организмов, могло быть и у гигантских мезозойских рептилий. И, естественно, что тепловой баланс был одним из факторов, обусловивших как их пребывание в воде, так и целый ряд других особенностей строения организмов и образа жизни.

Значение соотношения костно-мышечной системы с массой тела в определении предельных размеров животных на суше и в воде

Теплопродукция связана с работой мышечной системы и с деятельностью нервной системы. Сам по себе мозг является одним из главных очагов теплопродукции. Мозг захватывает себе львиную долю кислорода. У человека мозг при относительном весе 2,5% захватывает 20% всего кислорода, употребляемого организмом. И у всех животных мозг является важным фактором количества продуцируемой теплоты (Стрельников, 1953). У рептилий относительная масса мозга невелика. Но у гигантских рептилий увеличивается масса мышечной системы и она играет в теплопродукции тем большую роль, чем эта масса больше.

Другим фактором, имевшим огромное значение у мезозойских рептилий, который мог играть роль в их водном образе жизни, является соотношение веса мышц и скелета к массе всего тела. Еще Галилей высказал мысль, на основе принципов механики, что чем крупнее наземное животное, тем относительно крепче и массивнее должна быть опора.

Я подобрал ряд данных для характеристики этого положения Галилея (Стрельников, 1953). Например, у маленьких мышевидных грызунов вес костно-мышечной системы по отношению к весу всего тела — 48%, у более крупных — 54%, у кроликов — 63%, у капибары — 59% (при водном образе жизни скелет меньше по весу), у овец — 64%, у слона почти 70% от массы тела занимает костно-мышечная система. Следует подчеркнуть, что процентное отношение костно-мышечной системы к весу тела увеличивается не прямо пропорционально, а медленно по сравнению с увеличением веса тела у сравниваемых животных разных видов, что видно даже из немногих приведенных цифр. При увеличении размеров, которое происходило у мезозойских гигантов, костно-мышечная система при наземном существовании должна была бы быть таких размеров, что для других систем органов почти не оставалось бы места, т. е. жизнь не была бы возможна. Предел размеров животного на суше устанавливается соотношением костно-мышечной системы с массой всего тела; дальше определенных пределов величина животных (слоны и мамонты, современные и вымершие) на суше не может идти в силу условий тяжести. В водных условиях в силу других условий тяжести, когда удельный вес животного уменьшается в 26 раз, могут и могли существовать такие гиганты, как киты, достигающие до 100—140 т, и мезозойские рептилии.

Огромная масса мышц продуцирует и много тепла, так как мышцы являются главным источником теплопродукции; при увеличении относительной массы мышц в теле мезозойских гигантов увеличивалась и теплопродукция во всем организме. Поверхность тела по отношению к его массе уменьшается с увеличением размеров тела, уменьшается поверхность теплоотдачи, увеличивается поэтому опасность перегревания. Водный образ жизни устраняет эту опасность. Итак, увеличение костно-мышечной системы сопровождается увеличением теплопродукции — относительным уменьшением теплоотдачи и диспропорцией в соотношениях органов; тепловой обмен и размеры гигантских рептилий определили их водный образ жизни.

На основании анализа теплового режима крупных рептилий мы имеем полное основание предполагать, что эти гиганты мезозойской эры были теплокровными животными; их водный образ жизни был связан не только с тяжестью скелета в воздухе, не только с облегчением, но и с охлаждением тела в воде. В воздухе, с его ничтожно малой теплопроводностью, гигантские рептилии могли страдать от перегревания в результате собственной теплопродукции, а также и от перегревания под действием солнечных лучей.

Значение солнечной радиации в тепловом режиме рептилий

Рептилии подвергаются воздействию тепла среды, солнечной радиации, влажности среды, оказывающими разнообразное тепловое воздействие на организм. На основании исследований автора в 1931 г. в Репетеке — в пустыне Каракумы (Стрельников, 1934), в Калмыцкой степи в 1933 г., в Ленинградской области и на Эльбрусе в 1937 и 1938 гг., а также на основании наблюдений Мозауэра (Mosauer, 1936), Крюгера и Дуспива (Krüger u. Duspiva, 1933), Пирсона (Pearson, 1954) и других выяснено, что солнечная радиация может повышать температуру тела рептилий. На высоте 4000 м на Эльбрусе под действием солнечной радиации 1,72 г/кал — 1,67 г/кал температура тела ящериц *Lacerta agilis exigna* (рис. 2) может подняться настолько, что превышает температуру окружающего воздуха почти на 30°. При температуре воздуха около 5° температура тела ящерицы была 34,2° (Стрельников, 1944).

Наибольшее тепловое действие оказывают прямые солнечные лучи; но рассеянная радиация также оказывает тепловое действие, что видно

из того превышения температуры тела над температурой воздуха в тени которое имело место в начале опыта (1,4—4,6°) до освещения прямыми солнечными лучами и после длительного затемнения в конце опыта (6—7°). Тепловое действие рассеянной радиации не всегда настолько велико, чтобы покрыть расход тепла в условиях увеличенной температуры, когда температура тела может быть несколько меньше температуры воздуха (до 0,9°).

На основании проведенных опытов становится понятной возможность жизни рептилий высоко в горах при низкой температуре воздуха; жизнь возможна лишь за счет лучистой энергии солнца, которая в теле животного превращается в тепловую энергию, нагревает и повышает

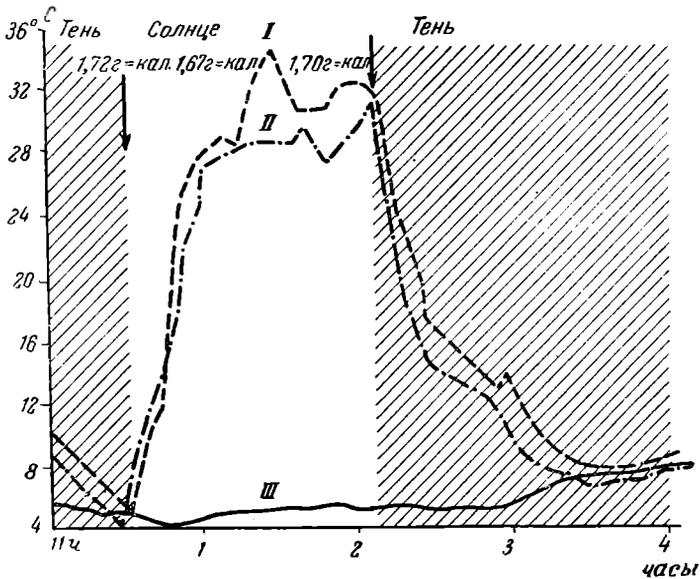


Рис. 2. Действие солнечной радиации на температуру тела ящерицы *Lacerta agilis exigna*
 I—температура тела в брюшной полости; II—температура тела в области спины; III—температура воздуха. Эльбрус, 4 000 м

температуру его тела до уровня, при котором возможно нормальное течение физиологических процессов в организме.

В зависимости от величины превышения температуры тела над температурой воздуха может наступить перегревание и гибель животных. Под действием солнечной радиации 1,58 гкал температура тела ящерицы на высоте 2900 м поднялась с 21,9 до 47,1°, т. е. температура тела превышала приблизительно на 25° температуру окружающего воздуха. Перегревание привело к гибели организма под действием солнечной радиации в течение 20 мин. (Стрельников, 1944). Мелкие виды, или молодые крупных форм, способны к более быстрому нагреванию солнечными лучами, чем крупные ящерицы (Коулес, 1941). Коль (1943) обращает внимание на тот факт, что мелкие формы быстрее охлаждаются.

В пустыне Каракумы рептилии обильны. Они живут в условиях высокой температуры воздуха, доходящей до 44°, и высокой температуры песка, нагревающегося до 60—70°. Кроме того, рептилии пустыни подвергаются действию солнечной радиации. По нашим опытам в пустыне Каракумы в течение 9—12 мин. температура тела ящериц поднялась на 11,2—14,1—15,6° выше температуры тела в тени и выше температуры

окружающего воздуха на 11,2—13,8 и 15°. Смерть наступила при температуре 50° (*Phrynocephalus mystaceus*) и при 52,6, 55,7° (*Scapteira grammica*). У рептилий пустыни стойкость по отношению к высокой температуре гораздо бóльшая, чем у рептилий других ландшафтов. И все же 7—10 мин. непрерывного освещения солнечными лучами достаточно, чтобы убить животное, приспособленное к условиям жизни в пустыне. Предельная температура тела, при которой наступает смерть, у высокогорных рептилий доходит до 47°, а у ящерицы пустыни — до 55°, у ящериц и змей в Калмыцкой степи и Ленинградской области — до 43°. Жизнь при высокой температуре в пустыне привела к тому, что рептилии в состоянии выживать при значительно более высокой температуре тела, чем рептилии высокогорные и чем рептилии степного и лесного ландшафтов, в условиях которых они могут спрятаться в тень степной растительности или лесов.

Богерт (Bogert, 1949) показал, что виды рода *Sceloporus* имели понижение температуры тела от 36,9 до 32,9° между 60 и 2200 м. Минимум терпимой температуры для гадюк *Vipera berus* и *V. aspis* во Франции 11—12° (Saint-Giront, 1956), в Дании — 8—9° (Volsoe, 1944, цит. по Гибе, 1954). Рептилии умеренного климата (ящерицы) имеют более высокий метаболизм по сравнению с рептилиями тропической зоны (аллигатор и уромастикс) при одной и той же внешней температуре (Кроль и Зотбеер, 1899). Эти авторы высказали мысль, что «протоплазма тропических животных приспособлена к окружающей температуре; она работает при благоприятных температурных условиях крайне бережливо».

Крокодилы и динозавры как отдельные отряды относятся к подклассу архозавров (Archosauria). По строению костной системы крокодилы обнаруживают тесную связь с динозаврами. Можно предполагать для них и сходные физиологические особенности (Colbert, Cowles and Bogert, 1946). Исходя из того, что крокодилы живут в тропических и субтропических странах и предположения, что в подобных условиях в поздне меловую эпоху жили динозавры, эти авторы исследовали реакции на высокую температуру современного миссисипского аллигатора (*Alligator mississippiensis*), чтобы судить о реакциях вымерших динозавров. Под действием прямых солнечных лучей крокодилы тем скорей нагревались, чем меньше были размеры их тела, и тем медленней охлаждались, чем крупнее были размеры тела крокодилов разного возраста (13 аллигаторов от 45 г до 24,5 кг). Для аллигаторов предпочтительна температура тела около 32—35°; критической является температура в 38—39°.

При двуногой позе, как у некоторых динозавров, нагревание солнечными лучами было меньше, так как меньшая поверхность тела подвергалась нагреванию прямыми солнечными лучами. В четвероногой позе (как у зауропод, цератопсов и динозавров) поверхность нагревания была больше, но и теплоотдача увеличивалась благодаря циркуляции воздуха между телом (брюхом) и почвой. Аллигатор на почве нагревался теплотой почвы и солнечными лучами быстрее и больше. Аллигатор в 5 кг весом нагревался солнечными лучами в течение 7,5 мин. с 27 до 32°; аллигатор в 13 кг нагревался с 28 до 32° в течение 30 мин. Повышение температуры тела маленького аллигатора на 1° происходило в 1,5 мин., а у аллигатора в 200 раз большего — в 7,5 мин. Можно предположить, что какой-либо динозавр в 10 т весом нагревался бы еще медленнее; у такого динозавра в 700 раз более крупного, чем самый большой аллигатор, нагревание на 1° могло бы произойти через 86 час. Охлаждение гигантов также происходит медленно и динозавры могли долго сохранять в теле тепло, возникшее при нагревании солнечными лучами. Регулируя свою экспозицию под лучами солнца, динозавры могли поддерживать температуру тела около оптимума, как предполагают Кольберт, Коулес и Богерт, прячась в тень деревьев при перегревании.

Богерт (Bogert, 1949) показал, что у больших пустынных форм *Dipsosaurus*, *Sauromalus*, требующих большей продолжительности инсоляции до достижения критического максимума, значительно удлиняется период активности, что имеет большое значение при их вегетарианском режиме. У пермских рептилий с удлинненными остистыми отростками, как у хищного *Dimetrodon* и растениеядного *Edaphosaurus*, большая поверхность их «парусов» рано утром под прямыми лучами солнца поглощала много тепла, нагревавшего животных до оптимальной температуры (Rodbard, 1953).

Кольберт, Коулес и Богерт в своем исследовании основываются только на сохранении тепла, полученного при действии солнечных лучей. Они не учитывают теплопродукции при обмене веществ и при движении — в мышечной системе и во внутренних органах; между тем эта теплопродукция в терморегуляции является гораздо более важным фактором, чем солнечная радиация, действующим постоянно, в тени и под солнечными лучами, днем и ночью, во все сезоны года.

Значение высшей нервной деятельности (поведения) в терморегуляции у рептилий

Терморегуляция изменением поведения является проявлением мозговой, высшей нервной деятельности. И. П. Павлов отождествил понятие высшей нервной деятельности и поведения. Физиологи часто ищут центр терморегуляции в некоторых отделах мозга. Терморегуляция изменением поведения, избирательной способностью в нахождении в разных местах и в разное время наилучших тепловых условий является проявлением, функцией не какого-либо отдела, а всего мозга, по преимуществу больших полушарий. Этот тип экологической терморегуляции свойствен многим группам наземных позвоночных (Стрельников, 1935, 1955). Поведение как фактор в терморегуляции имел и имеет большое значение в эволюции животных.

Терморегуляция при посредстве поведения является одной из характерных черт рептилий. Весной и осенью, когда температура воздуха приближается к минимуму для рептилий, ящерицы принимают такое положение, при котором наибольшая поверхность тела нагревается перпендикулярно падающими на нее лучами солнца. В зависимости от степени нагревания тела до оптимума ящерицы регулируют положение тела и величину нагреваемой солнечными лучами поверхности; они время от времени прячутся в тень для уменьшения нагревания тела, или зарываются в песок или прячутся в норы, где значительную часть тепла могут отдать путем излучения и теплопроводности. В прохладные и холодные дни ящерицы прижимаются телом к почве, более нагретой, чем воздух, в жаркие часы суток часто поднимаются на ногах повыше, чтобы избежать перегревания почвой, которая в пустынях нагревается до 60—70° и иногда даже более.

В песчаных почвах пустынь теплопроводность очень мала; уже на глубине 5 см температура ниже на 5°, а на глубине 10 см на 15° ниже температуры поверхности почвы, нагреваемой солнечными лучами. Разница может быть до 20—25°. Рептилии, зарываясь в песок, охлаждаются и избегают перегревания. В горных и скалистых ландшафтах рептилии находят убежище от перегревания солнечными лучами в трещинах скал или под камнями и скалами. Черномордиков (1943, 1947) в опытах наблюдал смену периода активности в разных тепловых условиях.

Борьба с перегреванием приводит пустынных змей к ночному образу жизни в период большой жары (Townbridge, 1937). Другие виды прячутся в убежища, прекращают свою активность и впадают в спячку, как *Heloderma*, *Gopherus agassisi* (Woodbutu and Hardy, 1948) и даже наши

обычные ящерицы *Lacerta agilis* и *L. viridis* (Werner, 1891, цит. по Гибе, 1954). Под влиянием высокой температуры у рептилий может наступить настоящее полипное¹ дыхание. Дыхание *Eremias velox* учащается с 32 до 90 и даже до 168 в минуту (Кашкаров и Коровин, 1942). У живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* при подъеме температуры от 16 до 42° дыхание учащалось с 31 до 114 раз в минуту (Herter, 1941, цит. по Гибе, 1954).

Благодаря особенностям поведения рептилии регулируют температуру своего тела: они поддерживают ее на некотором среднем уровне, избегая перегревания и переохлаждения. В пустынях средняя температура тела ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* 34—35°, *Ph. raddai* 36—37°, у *Agama sanguinolenta* 36—37°, у *Eremias grammis* 34—36°, у черепахи *Testudo horsfieldi* 32—36°. У ночного геккона *Teratoscincus* температура тела была 20—25° (температура почвы 18—20°), у *Eryx tataricus* 22—25° — температура почвы 22—28° (Сергеев, 1939). Либерман и Покровская (1943) указывают на постоянство температуры тела ящерицы *Lacerta agilis* в активном состоянии — 29,3°. Поведенческую терморегуляцию и температуру тела трех видов американских полозатых ужей изучал Карпентер (Carpenter, 1956).

«Температура, предпочитаемая большинством рептилий, значительно выше, чем та, которую они нормально находят в окружающей среде» (Warden, Jenkins and Warnen, 1936). Наиболее благоприятная температура почвы для фринозома (*Phrynosoma modestum*) лежит между 36 и 40° и при повышении этого предела появляется определенная реакция «зарывание» (Weese, 1919); Коль (Cole) и Коулес (Cowles) подтверждают предельную смертельную температуру для ряда рептилий в 46,6°. По Клауберу, ночные ящерицы пустынных областей США активны при температуре воздуха 16—33° и предпочитают 26—28° в воздухе (Klauber, 1939). Коулес (Cowles, 1942) на основании наблюдений над восемью видами дневных ящериц и шестью видами ночных и сумеречных змей утверждает, что предпочитаемая температура тела для дневных ящериц около 37°, для ночных и сумеречных змей 31°. Змеи избегают обычно температуру ниже 20° и выше 33°; дневные ящерицы — выше 40° и ниже 27,4°.

Переход к ночному образу жизни является также способом терморегуляции и регуляции водного обмена. Ночные рептилии в более влажном ночном воздухе меньше теряют воды путем испарения и меньше поэтому теряют и тепла.

Коулес и Богерт (1944) для 12 видов дневных ящериц и змей определили температурные границы активности в среднем между 30 и 40°, у большинства — ближе к 40°, у ночных — 20—30°, у некоторых — 15—35°, т. е. ниже, чем у дневных.

На основании данных автора (Стрельников, 1934, 1944) и Сент Жирона (1956), летальный максимум ящериц и змей умеренных и холодных стран около 43—44° и 48—50° и выше — у обитателей жарких областей. Максимум длительно переносимой температуры у ящериц и змей холодной зоны — от 34 до 39°; в умеренных и жарких странах у дневных ящериц — от 39 до 42° и у ночных — от 32 до 34°. Рептилии чувствуют разницу в температуре в 1° или 2°. Ушаков (1958) пришел к выводу, что 94,4% изученных 126 видов беспозвоночных и позвоночных имеют различную теплоустойчивость тканей; причем, чем выше температура обитания вида, тем выше и устойчивость его клеток к повышенной температуре; тепловая устойчивость мышечной ткани характерна для каждого вида.

Поддержание рептилиями оптимальной высокой температуры тела повышает уровень пищеварения и других физиологических процессов

¹ Резкое учащение дыхания.

и двигательной активности в нападении и в защите. Нередко ящерицы и змеи выставляют под лучи солнца голову. Нагревание головы и мозга повышает энергию мозговых процессов и оказывает влияние и на проявление высшей нервной деятельности или поведение животных.

Об эволюции водных мезозойских рептилий

Образ жизни и поведение рептилий зависят от величины и формы тела. Мелкие рептилии регулируют температуру своего тела либо нагреваясь при движении и под действием солнечной радиации, либо зарываясь в песок и прячась в норы, тенистые и прохладные убежища. Крупные (длиной 3,5 м и весом до 100 кг) рептилии, как варан с о-ва Коммодо, живут в густых тенистых лесах, а крокодилы — в теплых водах и прячутся в воду от перегревания или выходят на сушу для нагревания. Рептилии крупных и гигантских размеров, как и современные крупные млекопитающие, находят единственный доступный для них путь выбора «микrokлимата» для установления баланса теплопродукции и теплоотдачи — переход частичный или полный в воду, к водному образу жизни.

Для динозавров характерно увеличение размеров в течение их истории. Не все динозавры были большими, но из 230 родов, известных в настоящее время, по меньшей мере 150 были гигантами (Купн-Schneider, 1953). У крупных пойкилотермных животных температура тела изменяется медленней, чем у мелких форм. Одним из наиболее крупных зауропод был брахиозавр из верхней юры и нижнего мела С. Америки и Африки; еще больших размеров достигал *Antarctosaurus*; их вес определяют в 50 т; но это, по-видимому, преувеличено. Длинные передние ноги брахиозавра позволяли ему стоять на дне в водоемах до 12 м глубиной и головой достигать поверхности воды для дыхания. Общая длина его достигала 27 м. В позднеюрскую эпоху жили более длинные и тонкие диплодоки, достигавшие 29 м в длину.

Утконосые динозавры высотой 7—9 м и больше ходили на задних ногах, питались растениями. Передние и задние конечности утконосых ящеров оканчивались копытами; на передних лапах между наружными пальцами были натянуты плавательные перепонки. Большую часть своей жизни эти динозавры проводили в воде, правда, вблизи берега в поисках растительной пищи (Рождественский, 1954). Тут же в воде, но более глубоко, обитали гигантские четвероногие динозавры из группы зауропод, достигавшие 30 м длины. Конечности их, как и конечности утконосых динозавров, были приспособлены не столько к плаванию, сколько к передвижению по подводному грунту. У зауропод длинная шея и маленькая голова, короткое массивное туловище и длинный хвост. Временами эти ящеры могли, зайдя достаточно глубоко в воду, вставать на задние ноги, чтобы можно было высунуть голову, подышать и оглядеться. Их громадный рост позволял им забираться вглубь значительно дальше утконосых динозавров. Зауроподы ходили на четырех ногах; тяжесть тела более равномерно распределялась на четыре конечности, а не на две, как у утконосых динозавров. В меловой период зауроподы (брахиозавры и др.) приспособливаются к обитанию на еще больших глубинах, куда их вытесняют многочисленные птицеподобные динозавры, представленные в позднем мелу уже типично водными формами — такими, как утконосые динозавры (Рождественский, 1954).

Большие динозавры не могли существовать на суше и в воде в тропических условиях. Современные слоны в жарких странах лишены волос, активны по ночам и мигрируют в горы в наиболее жаркие месяцы года, или подолгу пребывают в воде. Гигантские динозавры, живущие в воде, могли развиваться лишь в водной среде. В силу соотношений веса органов движения с остальными органами тела наземные рептилии вряд ли

могли достигнуть размеров намного более современных слонов и вымерших мамонтов. Переход в воду для постоянной жизни не мог совершиться у таких наземных гигантов, не могли у них выработаться и новые морфологические приспособления для развития по новому пути, по новому эволюционному направлению.

Современные слоны и носороги, как и свиньи, в жаркое время входят в воду для избежания перегревания, но у них не выработалось специальных приспособлений к водной жизни. Бегемоты уже большую часть своей жизни проводят в воде. Форма тела, покровы, соотношения органов видоизменены приспособительно к водным условиям. Например, при более тяжелой, чем у бизона, голове бегемота остистые отростки грудных позвонков, являющиеся опорой для мышц и связочного аппарата, поддерживающего голову, примерно в 3 раза короче у бегемота, чем у бизона. Это легко можно понять, вспомнив закон Архимеда о поддерживающей силе воды и потере веса на равный вес вытесненной воды. В воде голова бегемота будет в несколько раз меньше весить, чем гораздо меньшая голова бизона в воздухе. Эта корреляция частей скелета у бегемота могла выработаться при очень длительной эволюции бегемотов в водных условиях жизни, хотя они сохранили достаточную подвижность и на суше.

Динозавры огромных размеров в несколько тонн могли также развиваться в течение длительного эволюционного пути только в водных условиях. Конституция животных вырабатывается в течение миллионов и десятков миллионов лет и не перестраивается у крупных по размерам животных при переходе в совсем новые условия (от наземно-воздушной жизни к водной). Гигантские размеры динозавров, как и современных китообразных, могли возникнуть лишь при жизни в водной среде, притом не в воде с высокой температурой, как в тропиках, а в водоемах с умеренной и даже прохладной водой, не замерзающих в течение многих миллионов лет, в которых всегда росли растения, являвшиеся пищей. Гигантизм животных возможен только в водных условиях жизни как в силу соотношений между органами движения и другими органами тела, так и по причине тепловых соотношений организмов и среды. В воде они могли спастись от хищных наземных рептилий.

Современные гиганты-киты живут в холодных и умеренных водах и лишь ненадолго могут иногда заходить в теплые воды океанов экваториальных областей.

Ввиду того что процесс эволюции динозавров длился много миллионов лет, климатические условия их жизни могли изменяться медленно и притом скорее в сторону умеренного похолодания, чем потепления. В теплых водах у гигантских динозавров могло наступить перегревание и гибель. Лишь такие рептилии, как мозозавры, плезиозавры, отчасти ихтиозавры с тонким и длинным телом, могли жить в более теплой воде. Большая относительная поверхность тела по отношению к массе, в особенности когда на каждом участке масса тела, продуцирующая тепло, находится близко к поверхности, создавала возможность отдачи тепла и ослабляла опасность перегревания.

Гигантские рептилии вряд ли могли эволюционировать в пресных водоемах, так как развитие динозавров длилось миллионы лет, а пресноводные бассейны могли пересохнуть или их тепловой режим мог сильно измениться. Переход из одного пресного водоема в другой для гигантов невозможен; они были бы раздавлены собственной тяжестью при переходе из воды, в которой вес тела облегчается по закону Архимеда, на сушу, где вес тела возрастает примерно в 26 раз.

Не исключена возможность временного выхода на сушу молодых гигантских рептилий с небольшим еще весом тела, но они легко могли бы высохнуть. По-видимому, не решен еще вопрос, были ли эти водные рептилии живородящими, как ихтиозавры, или яйцекладущими; послед-

нее для них было не только трудно, но и невозможно, так как при очень большом весе тела они не могли выйти из воды для откладывания яиц, как это делают сравнительно легкие крокодилы.

Рептилии весом 5—10 т и более могли жить в морских защищенных от прибоя волн лагунах и заливах. И. А. Ефремов (1953) пишет, что середина мезозоя, когда низкие берега материков, очень полого уходящие под уровень моря, образовывали огромную жизненную зону, несомненно обильную пищей, — совпадает с эпохой многочисленных зауропод, с их расцветом и всемирным распространением. На основании развиваемых нами соображений об эволюции теплокровности и теплового обмена у гигантов мезозойской эры обширная прибрежная зона в эпоху развития низменностей могла быть областью жизни и эволюции крупных рептилий. Прибойная зона морей не могла быть областью обитания гигантов; она бедна растительностью; удары волн могут быть настолько сильными, что жизнь гигантов была бы не только беспокойной, но и невозможной. Эволюция мезозойских крупных рептилий могла происходить в сравнительно спокойных водах — заливов морей, морских лагун или в дельтах больших рек.

В недавно вышедшей статье об утконосом динозавре — зауролофе А. К. Рождественский (1957) пишет, что общее строение зауролофа (строение передних лап, слабое развитие суставных поверхностей, сходство фаланг с фалангами водных пресмыкающихся и наличие плавательных перепонки на двух наружных пальцах) указывает на его большую специализацию и адаптацию к определенным условиям — именно обитанию в прибрежной зоне водных бассейнов типа внутриматериковых морей — озер или в дельтах больших рек, где имелось достаточное количество как подводной, так и надводной растительности, служившей основной пищей утконосых динозавров.

О вероятном тепловом режиме наземных и летающих мезозойских рептилий

Наряду с гигантскими растительноядными рептилиями в мезозойскую эру в результате отбора и приспособлений развились быстро подвижные хищные ящеры. Эти хищники были быстрыми бегунами, гонявшими крупную добычу. Такими рептилиями, найденными в позднепермских отложениях Северной Двины, были иностранцевии; их зубы были похожи на зубы хищных современных животных; по величине они были близки современным тиграм. Иностранцевии и подобные крупные хищники при быстром беге продуцировали такое большое количество теплоты, которое в состоянии было нагреть крупное тело и сохранять в нем благодаря относительно небольшой отдаче на относительно малой поверхности.

Хищные динозавры — жители суши. Тиранозавры (ящеры — тираны) были самыми крупными сухопутными хищниками, достигали 10 м высотой, стоя на задних ногах; дополнительной опорой был могучий хвост. Они бегали на двух ногах. Тиранозавры достигли особенно больших размеров в позднемеловую эпоху 60—70 млн. лет назад.

Если современные черепахи продуцируют много тепла и долго его удерживают, то гигантские черепахи конца мезозойской эры, как архелон, по-видимому, были животными с температурой тела, превышавшей температуру окружающей среды.

Еще больше оснований предполагать теплокровность гигантских летающих рептилий мезозойской эры. Небольшие летающие рептилии, как птеродактиль элегантный (Abel, 1911) из литографских сланцев Баварии имел величину, близкую к размерам жаворонка.

Другие птеродактили были гораздо более крупных размеров, как самые большие современные птицы. Позднемеловой беззубый птеранодон

Канзаса имел размах крыльев до 7—8 м. Птеранодон был самым большим из всех животных, которые когда-либо летали над Землей. При создании летающего аппарата — аэроплана — изобретатели начали с изучения скелета птеранодона, чтобы на его примере понять тайну полета. Птеранодон был обитателем озер с высокими берегами; он летал над водой, ловил рыбу, которой питался. На суше он мог находиться в покое на высоких скалистых берегах, с которых ему легко было начать полет. Птеродактили, особенно небольшие по размерам, имели относительно крупный мозг и большие глаза. У них, как и у современных летающих птиц и летучих мышей, мозг обладает крупными по отношению к весу тела размерами. Большие глаза развиты у всех летающих животных. Восприятие световых возбуждений, ориентация в пространстве при помощи зрения, многообразие и быстрота реакции нервной системы во время быстрого полета при интенсивной работе мышечной системы и других органов, — все это приводило к большой энергии обмена веществ, к усиленному дыханию и теплопродукции. Птеранодоны и более мелкие птеродактили во время полета продуцировали так много тепла, что его хватало для покрытия расхода во время полета, когда теряется очень много тепла путем конвекции и излучения и достаточно было для нагревания тела до высокой температуры.

Мелкие птеродактили в покое могли охлаждаться так же, как охлаждаются летучие мыши и колибри ночью в покое, когда температура их тела снижается до 18,5° при температуре воздуха около 16°. Более крупные птеродактили, и особенно птеранодоны, благодаря их крупным размерам, могли в покое сохранять свою теплокровность, поддерживать температуру тела выше температуры среды; температура тела этих гигантских летающих рептилий в покое, вероятно, была ниже, чем во время полета, когда она могла достигать, судя по современным животным, до 35—40° и более.

Можно предполагать, что крупные птеродактили, охотившиеся за рыбой, погружались в воду; одновременно они охлаждались в воде с ее большой, по сравнению с воздухом, теплопроводностью, и тем самым избегали опасного для них перегревания.

Изменчивость климатов, вероятно, стимулировала развитие животных с лучшей регуляцией внутренней температуры. Сухость и теплота земной поверхности в конце палеозойского времени оказали свое влияние на наземных животных. Борьба между различными типами животных за пищу и воду приводила к увеличению интенсивности жизни и к более высокому уровню обмена веществ, что сопровождалось более высокой и постоянной температурой. Эволюция птиц и млекопитающих происходила под влиянием и при смене двух факторов — жары и холода. Энзимы пойкилотермных животных имеют тот же оптимум, что и гомойотермные животные (Кенуон, 1925).

Крупные наземные и летающие рептилии вымерли. Они были теплокровными, но не они дали начало теплокровным птицам и млекопитающим. Сравнительноанатомические данные говорят о происхождении низших млекопитающих от небольших рептилий. Скорость небольших рептилий в беге и полете могла приводить к тому превышению температуры тела над температурой воздуха, которое усиливало дыхание, потребление кислорода, увеличивало давление крови, содействовало разделению артериального и венозного круга кровообращения, сопровождалось большой теплопродукцией и повышением температуры тела. В этом направлении и следует искать пути эволюции птиц и млекопитающих с их наибольшим постоянством теплового режима в организме.

Таким образом, теплопродукция при движении и под действием солнечной радиации могла повышать температуру тела мезозойских

рептилий и давать им возможность жить на высоком уровне метаболизма при относительно невысокой температуре воздуха. Все это дает основание для изучения соотношений палеоклиматологических условий с возможностью для рептилий поддерживать свою жизнь при разнообразных вариациях и разных сочетаниях температуры, влажности и солнечной радиации.

Очень важно знать влияние теплового режима рептилий на их способность к размножению. Повышение температуры тела, не достигающее даже предельной терпимой температуры, стерилизует половые клетки (Коулес, 1945), что могло быть причиной исчезновения больших групп мезозойских рептилий. Стерилизация половых клеток при перегревании известна и у млекопитающих (Стрельников, 1940). Коулес и Бурлсон (Cowles and Burleson, 1945) показали, что содержание живородящей ящерицы *Xantusia vigilis* при 36° в течение недели вызвало в семеннике инволюцию; при 32° активность семенника была ниже нормальной. Бартоломью (Bartolomew, 1953) в своих опытах с той же ящерицей пришел к выводу, что у самцов и самок при нормальной длительности дня и при 19—20°, или при 30—32° не было выраженного ускорения в развитии половых желез; но при 19—23° и при 16-часовом дне наблюдалось отчетливое внесезонное развитие половых желез. Повышение температуры имеет меньшее значение для ускорения развития половых желез, чем длина дня. Клаузен и Порис (Clausen and Poris, 1937) нашли, что ежедневная шестичасовая прибавка освещения, начиная с 25 ноября и продолженная в течение 50 дней, имела отчетливое стимулирующее влияние на сперматогенез ящерицы (*Anolis carolinensis*). Коулес полагает, что вымирание динозавров в конце мезозойской эры было вызвано повышением температуры воздуха. Температура тела повышалась и, хотя не достигала уровня, губельного для рептилий, могла привести к бесплодию и тем самым к прекращению размножения и вымиранию видов. Кольбер и Богерт считали, что нельзя объяснить вымирание рептилий только повышением температуры. Другие факторы, как изменения в возможности добывать пищу, экологическая борьба с возникавшими млекопитающими и другие имели значение в вымирании рептилий. Исчезли не только гигантские рептилии, но и мелкие динозавры, а крокодилы сохранились до нашего времени.

Таким образом, эволюция величины рептилий, сопровождавшаяся большей общей теплопродукцией и меньшей теплоотдачей, способность рептилий регулировать свою внутреннюю температуру изменением поведения (экологическая терморегуляция) привела к большему постоянству и высоте температуры тела, к выбору местообитания, образа жизни.

В связи с изменениями теплового режима в организме рептилий наряду с другими причинами происходила адаптация к условиям жизни в водной или наземной среде, эволюция и исчезновение мезозойских рептилий.

ЛИТЕРАТУРА

- Ефремов И. А. Вопросы изучения динозавров. Природа, № 6, 1953.
Кашкарров Д. Н. и Коровин Е. Жизнь пустыни. Введение в экологию и освоение пустынь. 1936.
Либерман С. С. и Покровская Н. В. Экология *Lacerta agilis*. Зоологич. журн., т. XII, № 4, 1943.
Рождественский А. К. На поиски динозавров в Гоби. Изд. АН СССР, Москва, 1954.
Рождественский А. К. Утконосый динозавр — зауролоф из верхнего мела Монголии. *Vertebrata palasiatica*, т. 1, № 2, 1957.
Сергеев А. Температура пресмыкающихся в естественных условиях. Докл. АН СССР, т. XXII, вып. 1, 1939.

Стрельников И. Д. Свет как фактор в экологии животных. Т. 1. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных. Изв. Научного ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XVII—XVIII, 1934.

Стрельников И. Д. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940.

Стрельников И. Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий. Зоологич журн., т. XXIII, вып. 5, 1944.

Стрельников И. Д. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов. Докл. АН СССР, т. XXXVII, № 2, 1953.

Стрельников И. Д. Микроклимат нор и гнезд грызунов. Записки Ленинградского сельскохозяйственного ин-та, вып. 9, 1955.

Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей как один из характерных видовых признаков у пойкилотермных животных. Тезисы докладов Ин-та цитологии АН СССР, 1958.

Черномордилов В. В. Реакции рептилий на температуру. Зоологич. журн., т. XXII, № 5, 1943.

Черномордилов В. В. Цикл активности некоторых рептилий. Докл. АН СССР, нов. сер., т. IV, № 5, 1947.

Abel O. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere, 1911.

Atsatt S. R. Color changes as controlled by temperature and light in the lizards of the desert regions of southern California. Public. Univers. California. in Biol. Sci., vol. 1, 1939.

Bailey R. M. Temperature toleration of garter Snakes in hibernation. Ecology, vol. 30, 1949.

Baldwin F. M. The relation of body to environment temperatures in turtles *Chrysemis marginata* and *Chelydra serpentina*. Biol. Bull., vol. 48, 1925.

Bartholomew G. A. The modification by temperature of the photoperiodic control of gonadal development in the Lizard *Xanthusia vigilis*. Copeia, No. 1, 1953.

Benedict F. G. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards, and alligators. Carnegie Inst. Washington Publ., No. 425, 1932.

Bogert Ch. M. Termoregulation in reptiles, a factor in evolution. Evolution vol. 3, 1949.

Bogert Ch. M. Reptiles under the sun. Nat. Hist., vol. 24, 1939.

Carpenter Ch. Body temperatures of three species of *Thamnophis*. Ecology, vol. 37, No. 4, 1956.

Clausen H. G. and Poris E. G. The effect of light upon sexual activity in the lizard, *Anolis carolinensis*, with special reference to the pineal body. Anat. Rec., vol. 69, 1937.

Colbert E. H., Cowles R. B. and Bogert Ch. M. Temperature tolerance in the american alligator and their bearing on the habits, evolution, and extinction of the dinosaurus. Bull. of the American Museum of Natural History, vol. 86, No. 7, 1946.

Cole L. H. Experiments on toleration of high temperature in lizards, with reference to adaptive coloration. Ecology, vol. 24, 1943.

Cowles R. Possible implication of reptilian thermal tolerance. Science, vol. 90, 1939.

Cowles R. Additional implication of reptilian sensitivity to high temperature. American Naturalist, vol. 75, 1940.

Cowles R. B. Observations on the winter activities of desert Reptiles. Ecology, vol. XXII, No. 2, 1941.

Cowles H. B. Heat-induced sterility and its possible bearing on evolution. American Naturalist, vol. 79, 1945.

Cowles R. B. and Bogert C. M. A preliminary study of the thermal requirement of desert reptiles. Bull. Amer. Museum of Natural History, vol. 83, No. 5, 1944.

Guebé I. Tolerance thermique et thermorégulation chez les reptiles. «Sciencina», vol. LXXXIX, No. 1, 1954.

Hall F. G. and Root R. W. The influence of humidity on the body temperature of certain poikilothermes. Biol. Bull., vol. 58, 1930.

Kanitz. Körpertemperaturen. Tabulae biologicae, vol. I, 1925.

Kenyon W. A. Digestive enzymes in poikilothermal vertebrates, an investigation of enzymes in fishes, with comparative studies of these in amphibian, reptiles, and mammals. Bull. U. S. Bureau Fisheries, vol. 41, 1923.

Kirk R. L. and Hogbek L. Studies on temperature regulation. II. Amphibia and reptiles. Journ. Exper. Biol., vol. 22, 1946.

Klauber L. M. Studies of Reptile life in the arid Southwest. Bull. Zool. Soc. San-Diego, No. 14, 1939.

Krehl L. and Soetbeer F. Untersuchungen über die Wärmeökonomie der poikilothermen Wirbeltiere. Pflügers. Arch. f. Pysiol., Bd. 77, 1899.

Krüger P. und Duspiva F. Der Einilüss der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. Biologia generalis, Bd. 9, 1933.

Kuhn-Schneider E. Geschichte der Wirbeltiere. Basel, 1953.

Mosauer W. The tolerance of solar heat in desert reptiles. Ecology, vol. 17, No. 1, 1936.

- O p p e l T. W. and H a r d y I. D. Journ. Clin. Investig., vol. 16, 1937.
- P e a r s o n O. P. Habits of the Lizard, *Liolaemus, multiformis* at high altitu
in Southern Peru. Copeia, No. 2, 1954.
- R e i c h l i n g H. Transpiration und Vorzugstemperatur mittel eropäischer Repti
und Amphibien. Zool. Jahrbücher, Abt. Zool. Physiol., Bd. 67, H. 1, 1957.
- R i c h e t Ch. Chaleur animal. Paris, 1889.
- R o d b a r d S. Warm-Bloodnes. Scientific Monthly, vol. LXXVII, No. 3, 1953.
- R u b n e r M. Aus dem Leben des Kaltblutters. II. Teil. Amphibien und Repti
Biochem. Zeitschrift, Bd. 148, 1924.
- S a i n t G i r o n s H. et M. C. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Rep
(Lézards et Serpents). Vie et Milieu, t. VII, fasc. 2, 1956.
- S o e t b e e r F. Über die Körperwärme der poikilothermen Wirbeltiere. Archiv
Pathol., Pharmakol. vol. 40, 1898.
- W a r d e n C. J., J e n k i n s T. H. and W a r n e n L. H. Comparative psycho
of vertebrates. N.-Y., 1936.
- W e e s e A. D. An experimental study of the reaction of the horned lizards *Phryn
modestum* Gir., a reptile of the semiarid desert. Biol. Bull., vol. 32, 1917.
- W e e s e A. D. Enviromental reaction of *Phrynosoma*. Amer. Naturalist., vol. 53,
-

Л. И. ХОЗАЦКИЙ

УЧЕНИЕ О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ ВЫМЕРШИХ И СОВРЕМЕННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Учение о жизненных формах еще мало распространено не только в палеонтологии, но даже и в экологии современных организмов, где оно зародилось и в последнее время снова стало усиленно развиваться. Это учение пока находится в стадии общих теоретических построений и первых попыток его практического применения. Так, по крайней мере, обстоит дело у зоологов. Ботаники, которые первыми ввели понятие о жизненных формах, продвинулись здесь гораздо дальше. Понятие о жизненных формах является общебиологическим, что делает их объектами исследования разных биологических наук.

В силу общепризнанной теперь принадлежности палеонтологии к биологии понятие о жизненных формах имеет прямое отношение и к ней. Отсюда вытекает и необходимость повышенного внимания палеонтологов к данному учению. С другой стороны, совершенно очевидно, что тот вклад, который сделали и могут сделать палеонтологи в разработку названного учения, должен сыграть большую роль.

Не занимаясь сейчас специально вопросами истории этого учения, напомним только, что впервые понятие о жизненных формах стало фигурировать в трудах некоторых крупных ботаников прошлого столетия. Так, у А. Гумбольдта (1936) упоминаются «растительные формы» бананов и пальм, хотя представление о них еще не вполне соответствует жизненным формам в их современном понимании. Позже у А. Гризебаха (1874) появляется название «вегетативные формы», которые уже связываются с условиями местообитания и довольно близко подходят под определение жизненных форм.

Выдающийся ботаник-географ Е. Варминг (1902) является основателем учения о жизненных формах в нашем понимании. Он разработал это понятие на примере растительных организмов, приуроченных к условиям определенного климата, и признаки морфологические рассматривал как отражение в них особенностей местообитания тех или иных жизненных форм (Warming, 1883).

Нужно сказать, что не только потому, что ботаники раньше занялись разработкой этого весьма прогрессивного и плодотворного учения, но, видимо, и потому, что в их материалах удалось найти достаточно четкие признаки жизненных форм, представление о последних наиболее успешно разрабатывалось именно ботаниками (Raunkiaer, 1934). Следует отметить, что и наши отечественные ботаники также внесли в развитие этого учения достаточно серьезный вклад. Так, известный советский ботаник Е. П. Коровин (1934), успешно занимаясь изучением жизненных форм разных растений, дал также одну из наиболее удовлетворительных формулировок определения жизненных форм, которые он характеризует общностью комплекса морфологических, фи-

зиологических и экологических признаков. В этом определении правильно отмечен основной смысл понятия о жизненных формах.

В зоологию учение о жизненных формах введено было именно в СССР и главным образом трудами выдающегося советского эколога Д. Н. Кашкарова (1945). Его ученики и последователи не только теоретически развили это учение, но также дали ряд хороших примеров того, как следует подходить к анализу жизненных форм (Колесников, 1934). Необходимо отметить, что определение жизненных форм Кашкаровым не было законченным, и те соображения, которые им высказывались, были лишь предварительными. Важно то, что Д. Н. Кашкаров подчеркнул отражение в облике жизненных форм, как в зеркале, черт и особенностей местообитания организмов.

В последнее время и, в частности, больше всего в СССР снова начинает развиваться это учение о жизненных формах или биологических типах (Акимов, 1954, 1955; Банников, 1947, 1955; Культиасов, 1950; Рустамов, 1954; Серебряков, 1954 и др.).

Что такое жизненная форма? Совершенно естественно, что ставя перед собой задачу разобраться в этом учении, мы прежде всего должны отдать себе отчет в том, что же собой представляют эти жизненные формы. Те определения, которые давались раньше, нас не могут полностью удовлетворить. Не претендуя пока на законченное определение, можно принять, что жизненные формы есть группы организмов, характеризующиеся общностью экологических, физиологических и морфологических приспособлений к сходному образу жизни (Хозацкий, 1955).

В состав отдельных жизненных форм входят совершенно различные виды, часто совершенно не связанные генетически, но характеризующиеся общностью потребностей к условиям жизни, к определенным условиям среды, и выработавшие, поэтому, в своей эволюции аналогичные приспособления.

В настоящее время не только не дано достаточно удовлетворительного определения жизненных форм, но даже и сам термин еще не достаточно уточнен, он сводится к названиям «жизненных форм», «приспособительных форм», «биологических форм», «приспособительных типов» и «биологических типов». Это наиболее распространенные термины.

Выражение «биологический тип» по смыслу наиболее удачно именно потому, что в таком терминологическом обозначении жизненных форм подчеркивается общебиологическое значение этого понятия. Следует отметить, что оно действительно имеет отношение не только к экологии или к морфологии, но представляет собой общий интерес для биологии вообще.

В изучении жизненных форм и раньше и теперь делались попытки опереться на различные их классификации с тем, чтобы иметь возможность сопоставлять эти формы друг с другом. Одна из таких классификаций, которая предлагалась неоднократно, требует учитывать в первую очередь приспособление организмов, объединяемых в каждом случае одной жизненной формой, к характеру питания (Банников, 1955; Наумов, 1948; Шульпин, 1940).

Известно, что характер питания, как фактор эволюции, представляет первостепенное значение в формообразовании. Однако сводить данное понятие во всех случаях только к приспособлениям, характеризующим особенности пищевых реакций организма, будет неправильно. В данном случае следует еще раз напомнить о важном замечании И. В. Мичурина, который говорил, что каждый организм с его строением, органическими отправлениями есть производное комбинированного влияния различных факторов — климатических, почвенных, пищевых и т. д. По-видимому, к анализу и классификации жизненных

форм нужно подходить именно таким разносторонним образом, учитывая весь комплекс решающих факторов, создавших те или иные виды и объединивших их в группы тех или иных форм.

И раньше, и теперь делались попытки в разных группах организмов создать свои системы жизненных форм. Необходимо отметить, что отдельные авторы в этом отношении немало потрудились, хотя пока еще нельзя сказать, насколько созданные в некоторых случаях грандиозные системы с их сложными подразделениями могут быть практически полезными. Делались попытки даже построить систему жизненных форм, общую для растительного и животного мира. Подобная система была, например, предложена ботаником Гамсом (Gams, 1918). Он выделил такие типы, как ризуменон (существа, укореняющиеся на разных субстратах), планоменон (существа передвигающиеся). Далее им предлагалось подразделение этих типов в зависимости от того, каков субстрат обитания, на котором протекает жизнь тех или иных организмов.

По-видимому, следует избегать как слишком общей, так и очень детальной классификации жизненных форм. Можно посоветовать больше работать над выяснением их конкретного экологического лица, определяя в каждом случае истинное приспособительное значение отдельных признаков с тем, чтобы строить эти классификации применительно к определенным условиям.

Приведем несколько примеров с тем, чтобы напомнить, как определяют жизненные формы и что понимают под ними. Так, можно упомянуть классификацию, в основу которой кладется приспособление организмов к климату (холодолюбивые и теплолюбивые, влаголюбивые, сухолюбивые организмы), приспособления к средствам и способам передвижения (плавающие, роющие, летающие) и т. д.

Один из крупнейших палеонтологов Китая, Ян Чжун-цзян (1951) недавно также сделал попытку классификации жизненных форм. Он делит все организмы на водные и сухопутные; среди водных разграничивает тех, которые развиваются на глубинах и на поверхности, в свою очередь развивающихся на глубинах он делит на прикрепленных, свободноплавающих и т. д. Интересно, что автор в данном случае стремился сгруппировать в единой системе жизненных форм разные древние и современные организмы. Можно также упомянуть австрийского зоолога В. Кюнельта (Kühnelt, 1953), предложившего еще одну классификацию жизненных форм, среди которых он отмечает, например, «тип крота», «тип дождевого червя», «аэропланктон» и т. д.

В выделении всех этих жизненных форм следует указать на две крайности: в одних случаях дают их типологию в слишком обобщенном виде, например предлагают говорить о жизненных формах «пустынных организмов», относя к ним и млекопитающих пустыни и обитателей почв. По существу, как только мы постараемся вдуматься в такое определение, мы убедимся в том, что оно ничего практически полезного не дает. В самом деле, если говорить о такой группе, как «обитатели почв», то ведь к ней придется отнести и крота, и дождевого червя, и корненожек, т. е. организмы, совершенно чуждые друг другу по особенностям своей экологии.

Другой крайностью в выделении жизненных форм является попытка сразу же разрабатывать слишком дробные классификации, стараясь предусмотреть заранее все возможные варианты того или иного типа. Всякая такая попытка в дальнейшем неизбежно оказывается в противоречии с конкретным природным материалом, разнообразие которого не может быть уложено в заранее заготовленные условные схемы. Сказанное, однако, не направлено против классификации жизненных форм вообще. Речь идет лишь о том, чтобы такие классификации строились на основе учета конкретной действительности.

Перейдем теперь к рассмотрению некоторых примеров, которые должны будут проиллюстрировать нам ряд важнейших моментов, характеризующих смысл и значение жизненных форм. Обратимся при этом к нескольким группам организмов, среди которых в силу значительной адаптивной радиации возникли самые различные жизненные формы (Osborn, 1918).

Коснемся для начала некоторых особенностей стегоцефалов. В разработке представлений о жизненных формах среди позвоночных животных как раз много было сделано на примере стегоцефалов. Следует отметить, что многие авторы при этом вовсе не ставили себе задачу разрабатывать понятие о жизненных формах и даже не пользовались этим термином. В то же время исследования А. П. Быстрова, И. А. Ефремова, Е. Д. Конжуковой, И. И. Шмальгаузена и др. дают весьма широкое представление о разнообразии жизненных форм стегоцефалов и позволяют понять их приспособительное значение.

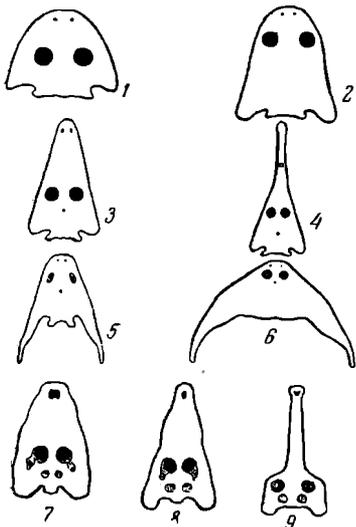


Рис. 1. Типы строения черепов стегоцефалов и крокодилов

1—исходный тип; 2—стереоспондильный лабиринтодонт (*Metoposaurus*), поздний триас; 3—рахитомный лабиринтодонт (*Benthosaurus*), пермь; 4—стереоспондильный лабиринтодонт (*Lonchorhynchus*), ранний триас; 5—лепоспондильный лабиринтодонт (*Batrachiderpeton*), карбон; 6—лепоспондильный стегоцефал (*Diplocaulus*), пермь; 7—кайман (*Caiman*); 8—крокодил (*Crocodylus*); 9—гавиал (*Gavialis*)

Если обратить внимание на строение, хотя бы только на общую конфигурацию черепов стегоцефалов, то за исходный примитивный тип можно принять уплощенный, широкий череп (рис. 1). В разных направлениях дивергенции от этого типа черепа произошли другие (Быстров, 1935). Так, у поздне триасовых стереоспондильных лабиринтодонтов череп еще был близок к исходному типу, но отличался большей вытянутостью. Еще более удлиненный череп мы видим у пермских рахитомных лабиринтодонтов, а у гренландских стереоспондильных представителей этой группы из нижнего триаса череп не только значительно вытянут, но и сильно сужен в своей ростральной части. Черепа лепоспондильных стегоцефалов карбона и перми, наоборот, в ряде случаев необычайно расширены и по бокам затылочного отдела имели своеобразные выросты наподобие рогов. В чем здесь дело? К чему были приспособлены морфологические особенности черепов этих животных?

Тип примитивного хищника, к которому относилось большинство стегоцефалов, характеризовался выработкой у него особого механизма движения черепа в связи с работой челюстей. Дело в том, что эти животные по отношению к субстрату и характеру движения являлись по существу настоящими «пресмыкающимися», т. е. они всегда влачили свое брюхо по земле и голову также прижимали к субстрату, так как поднять ее высоко они как следует не могли. Поэтому при раскрытии рта, чтобы захватить добычу, стегоцефал не мог откинуть нижнюю челюсть вниз, что с точки зрения биомеханики действия челюстей у большинства высших наземных позвоночных является сравнительно простой операцией. Стегоцефалы пошли по пути очень сложному, но единственно возможному для них, по пути открывания в основном верхней челюсти, т. е. приподнимание всей верхней части черепа. Но для этого понадобилось данную часть черепа облегчить и уменьшить ее высоту, что было достигнуто в значительной степени за счет уплощения черепной коробки. А различные формы особых отростков по бокам и в медиальной части затылочного отдела черепа, к которым прикреплялись мышцы, содействовали

к которому относилось большинство стегоцефалов, характеризовался выработкой у него особого механизма движения черепа в связи с работой челюстей. Дело в том, что эти животные по отношению к субстрату и характеру движения являлись по существу настоящими «пресмыкающимися», т. е. они всегда влачили свое брюхо по земле и голову также прижимали к субстрату, так как поднять ее высоко они как следует не могли. Поэтому при раскрытии рта, чтобы захватить добычу, стегоцефал не мог откинуть нижнюю челюсть вниз, что с точки зрения биомеханики действия челюстей у большинства высших наземных позвоночных является сравнительно простой операцией. Стегоцефалы пошли по пути очень сложному, но единственно возможному для них, по пути открывания в основном верхней челюсти, т. е. приподнимание всей верхней части черепа. Но для этого понадобилось данную часть черепа облегчить и уменьшить ее высоту, что было достигнуто в значительной степени за счет уплощения черепной коробки. А различные формы особых отростков по бокам и в медиальной части затылочного отдела черепа, к которым прикреплялись мышцы, содействовали

более энергичной работе механизма раскрытия челюстей при подъеме верхней части черепа как крышки сундука (Ефремов, 1954а). Однако этот общий конструктивный тип черепа стегоцефалов, как мы видели, варьировал и здесь можно говорить о разных жизненных формах, сравнивая их с более известными нам аналогичными формами, например крокодилов. Напомним в связи с этим о широких, уплощенных черепах кайманов, с которыми весьма сходны многие черепа лабиринтодонтов, о вытянутых стройных черепах настоящих крокодилов и об узкорылых черепах гавиалов, для которых также имеются аналоги среди черепов стегоцефалов. Сравнивая эти типы черепов разных стегоцефалов и крокодилов, можно говорить о «типе каймана», «типе крокодила», «типе гавиала». В данном случае каждый такой «тип» соответствует особой жизненной форме. Разные очертания черепов и строение челюстей представителей этих жизненных форм как стегоцефалов, так и крокодилов характеризуют и разные способы захватывания той или иной пищи, что говорит о существенных приспособительных вариациях общего конструктивного типа (Конжукова, 1954, 1955).

Проведенное здесь сопоставление интересно тем, что оно позволяет сближать совершенно разных животных, эволюционировавших в разное время и на разной основе, в группы более или менее общих жизненных форм, характеризующих экологическую общность таких животных.

Возьмем еще один пример. В строении разных черепов, в частности в особенностях их панциря, можно найти ряд интересных приспособлений, направленных на обеспечение большей подвижности животного при сохранении высоких защитных качеств их панциря. Так, у современной греческой черепахи, так же как и у представителя совершенно иного, вымершего в миоцене, рода *Ptychogaster* каудальная часть пластрона (брюшного щита) подвижно сочленяется с остальной частью панциря. Эти две разные супуточные черепахи могут быть отнесены к одной жизненной форме. Впрочем отмеченное приспособление, повышающее подвижность, анатомически не вполне идентично у этих совершенно различных черепов. Сходное приспособление, однако на совершенно иной основе, а также в других условиях, развилось у ряда пресноводных черепов, например у обыкновенной европейской речной черепахи. Оказывается, что у нее пластрон имеет шарниры, обеспечивающие подвижность передней и задней частей по отношению друг к другу, в связи с чем движения самой черепахи более совершенны, чем тех пресноводных черепов, брюшной щит которых неподвижно соединен с карапаксом (спинным щитом) и в то же время закрывает значительную часть их тела снизу.

Далее следует сказать о совершенно изумительных так называемых замыкающихся черепахах Северной Америки. Особенно интересны среди них подвижногрудые черепахи, у которых имеется возможность втягивать голову и конечности в панцирь и закрываться двумя створками пластрона, как дверками, наглухо, так что все тело животного в этом положении оказывается полностью закрытым (рис. 2). Когда же черепаха движется, то у нее эти «дверки» приоткрываются и животное получает достаточную свободу для быстрого и даже проворного движения. Так обстоит дело у одного из представителей рода *Kinosternon*. У другого представителя этого же рода сохранились названные подвижные части пластрона, но имеется и развитие значительных открытых пространств между спинным и брюшным щитами. Редуцированный пластрон этого вида закрывает тело черепахи снизу лишь частично. Оказывается, что черепахи предыдущего вида живут в прозрачных, обычно неглубоких водоемах, где их легко могут настичь хищники и где поэтому полное замыкание в ящике панциря в минуту опасности

является первостепенно важным. А представители второго вида — более активные хищники, которые приспособились к быстрому плаванию в мутных и глубоких водах. Чтобы получить возможность быстрого передвижения, им понадобилось облегчение панциря, редукция пластрона. В то же время сплошной панцирь, наглухо закрывающий тело, им теперь не нужен, так как они защищаются от нападения путем быстрого ухода от преследователей и укрытия в надежных убежищах. Таким образом, в данном случае два представителя одного рода должны быть отнесены к двум разным жизненным формам.

К жизненной форме пресноводных черепах второго типа (с облегченным пластроном, быстроплавающие, скрывающиеся на дне) должны быть отнесены роды — *Sternotherus* и *Claudius*. Эти черепахи также

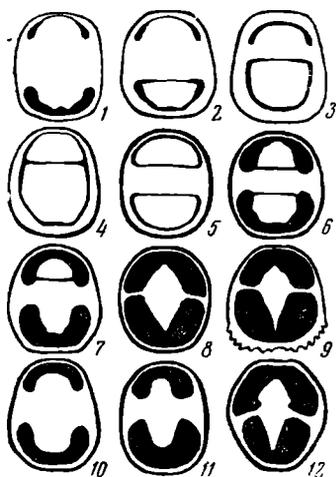


Рис. 2. Строение нижней части панциря (отношение брюшного щита к спинному) разных черепах

1—степная черепаха (*Testudo horsfieldi*); 2—греческая черепаха (*Testudo graeca*); 3—*Ptychogaster*, миоцен; 4—болотная черепаха (*Emys orbicularis*); 5—киностернон скорпионовый (*Kinosternon scorpioides*); 6—киностернон пенсильванский (*Kinosternon subrubrum*); 7—стернотерус мускусный (*Sternotherus odoratus*); 8—клаудиус мексиканский (*Claudius angustatus*); 9—каймановая кусающаяся черепаха (*Chelydra serpentina*); 10—*Alamosemys*, ранний эоцен; 11—*Baptmys*, средний эоцен; 12—*Anosteira*, конец среднего эоцена

быстро плавают и прячутся на дне, глубоко зарываясь в ил. Сюда же следует причислить и так называемую каймановую североамериканскую черепаху, очень подвижного хищника. В связи с тем, что при движении она развивает большие скорости, ее панцирь также претерпел значительную перестройку, как и у других видов этой жизненной формы, в направлении сильной редукции пластрона.

Следует обратить внимание и на особый ряд видов древних черепах, относящихся к совершенно иному семейству дерматемид. Возникшие еще в мезозое пресноводные черепахи этой группы изменялись в дальнейшем в направлении повышения активности движения в воде, в связи с чем их панцирь, в особенности пластрон, претерпел последовательную редукцию. Так, у представителей раннеэоценового рода *Alamosemys* пластрон был еще весьма значительным и между ним и карапаксом оставались сравнительно узкие просветы для головы и конечностей. У черепах рода *Baptmys*, живших в середине эоцена, пластрон уже заметно сократился, в результате чего названные просветы стали широкими, а у *Anosteira*, существовавшей в конце среднего эоцена, сильно редуцированный пластрон соединялся с карапаксом лишь узкими поперечными костными перекладинами. Такой панцирь по существу почти не отличался от панцирей кусающейся или, иначе, каймановой черепахи, а также клау-

диуса. Имеются все основания к тому, чтобы относить кусающуюся черепаху, клаудиуса и раннетретичную аностейру к одной жизненной форме.

Далее можно сослаться еще на интересный пример жизненной формы (биологического типа), детально исследованный А. А. Борисюком (1944) в результате изучения своеобразного представителя третичных копытных — халикотерия (*Chalicotherium*). Это животное в известной степени близко стоит к носорогам и отличается, в частности, тем, что у него собственно не было настоящих копыт, которые заменялись мощными когтями. А. А. Борисюку удалось точно реконструировать облик данного животного. Оказалось, что халикотерий, по-видимому, был приспособлен к питанию листвой деревьев, для чего он поднимался на задние ноги, опираясь передними конечностями на ствол

дерева и «заякориваясь» в таком положении когтями о кору ствола (рис. 3). Для сравнения вспомним другое, хорошо известное животное — жирафу с его вытянутой шеей. Как будто здесь есть какая-то общность в этих приспособлениях к питанию листвою деревьев. Но в то же время в пределах такой общности, позволяющей отнести халикотерия и жирафу к одной жизненной форме, можно рассматривать их в качестве вариантов. Как заметил А. А. Борисяк, халикотерий, когда отходил от дерева и опускался на передние ноги, превращался в нормальное млекопитающее, а жирафа так и остается всегда «ненормальным млекопитающим» — это животное как бы «застывшее в позе питания». К нему в этом отношении приближается также гигантский третичный носорог — индрикотерий (*Indricotherium*). В свою очередь к халикотериям близок, в рассматриваемом смысле, представитель ис-

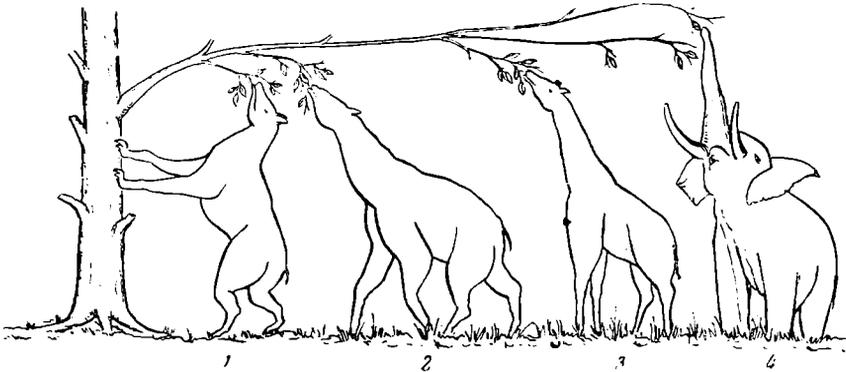


Рис. 3. Некоторые крупные млекопитающие, приспособленные к питанию древесной листвою

1—халикотерий (*Chalicotherium*); 2—индрикотерий (*Indricotherium*); 3—жирафа (*Giraffa*); 4—африканский слон (*Loxodonta*)

копаемых неполнозубых — мегатерий (*Megatherium*), который также питался листвою деревьев, опираясь об их стволы передними ногами и поднимаясь на задних. В этом мегатерия, как и халикотерия, помогали мощные когти на передних ногах. Наконец, совсем особое место в этом ряду крупных листоядных млекопитающих занимают хоботные.

Приведенный пример с халикотерием и жирафой наглядно еще раз показывает, что в процессе выработки какой-либо жизненной формы сходный результат достигается неодинаковыми путями и на разной основе, что позволяет в данных случаях общий тип такой формы подразделять на подтипы.

Анализ жизненных форм имеет большое значение и с другой стороны, ибо эти формы представляют собой биологические индикаторы условий среды (Арнольди, 1937). Последние, т. е. условия среды при всем их безграничном многообразии, проявляются в каждом случае в определенных комбинациях, характерных для отдельных подразделений арены жизни, каковыми являются зоны, биотопы и т. д. И здесь важно отметить, что каждая зона, каждый биотоп могут быть охарактеризованы своими, типичными для них жизненными формами. Такое закономерное зональное размещение жизненных форм можно продемонстрировать для любого участка арены жизни, используя для этой цели разные организмы.

В качестве примера сошлемся на исследования, проведенные И. А. Ефремовым (1954) в отношении зонального распределения динозавров.

Представители отряда завропод с их гигантским телом жили в основном в воде, которая являлась их убежищем и давала им возмож-

ность достигать таких больших размеров, ибо в ней их живой вес ощущался с меньшей силой. С другой стороны, этот гигантизм вырабатывался, по мнению И. А. Ефремова, как средство, позволявшее уходить сравнительно далеко от берега в воду и, оставаясь на дне, выставляя на поверхность голову, чему способствовало значительное удлинение шеи. В таких условиях они пребывали в полной для себя безопасности со стороны хищников. Среди динозавров особенно любопытны жирафоподобные брахиозавры, которые могли заходить в воду наиболее глубоко. Гигантские туши этих великанов на их мощных столбобразных ногах хорошо противостояли ударам волн (рис. 4). Несколько ближе к берегу, но также в воде, держались диплодоки и бронтозавры. К иной жизненной форме относились утконосые динозавры — обитатели прибрежных болот и топей, характеризовавшиеся двуногим хождением и особыми приспособлениями к питанию водно-болотными организмами. Здесь двуноготь, унаследованная от типичных наземных



Рис. 4. Зональное распределение жизненных форм динозавров
1—брахиозавры, лагуны и заливы глубиной до 5—8 м; 2—бронтозавры, широкие отмели с глубинами до 2—5 м; 3—утконосые динозавры, прибрежные болота; 4—стегозавры и рогатые динозавры, прибрежные равнины в низовьях; 5—хищные динозавры, материковая зона

быстро бегавших предков, и связанное с ней вертикальное положение тела позволяли, пребывая среди зарослей или погружаясь в мелководье, выставлять на поверхность голову. Далее идут стегозавры, рогатые и панцирные динозавры. Это уже обитатели прибрежных равнин. С ними вместе встречались их возможные враги, хищные динозавры, которые держались сравнительно далеко от воды и, в свою очередь, были двуногими, что позволяло им быстро передвигаться по суше, преследуя свою добычу.

Такая картина зонального размещения жизненных форм дает, во-первых, возможность правильно понять самый способ жизни животных, во-вторых, поняв биологическое значение их важнейших особенностей, мы можем использовать разные животные организмы в качестве индикаторов условий среды. Недаром экологи-неонтологи, т. е. биологи, изучающие экологию современных организмов, уже подошли к возможности подразделения арены жизни на отдельные биотопы, характеризуя их специфическими жизненными формами (Elton, Miller, 1954).

Большое значение уже давно придается разным жизненным формам как биологическим индикаторам в гидробиологии (Горбунов, 1934). Среди нектонных, планктонных и бентосных организмов, которые сами по себе являются крупными объединениями жизненных форм, выделяют более специфические индикаторы, например частных особенностей гидрологического режима (солености, температуры и пр.): В этом отношении очень ценны планктонные организмы, особенности биологии распределения которых могут служить в качестве показателей условий и происхождения разных вод (Виркетис, 1929). Весьма показательными в том же смысле оказываются и различные литоральные формы (Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Естественно при этом, что в качестве индикаторов могут использоваться только хорошо изученные организмы.

Основное значение жизненных форм заключается в том, что они отражают единство организмов со средой и поэтому для характеристики

природных условий географических зон им следует уделять внимание не меньшее, чем особенностям климата, рельефа, почв и растительности в целом (Ходашова, 1953). Более того, именно в жизненных формах, как в фокусе, проявляются обобщенно все наиболее специфичные черты ландшафта.

Каждая ландшафтная зона характеризуется своим спектром жизненных форм. Чем зона обширнее, тем и число населяющих ее жизненных форм будет больше. Одной какой-либо жизненной формой целые зоны характеризовать нельзя, почему и является неправильным выделение таких слишком уж неопределенных форм, как например, «пустынная» (Рустамов, 1954).

Из сказанного следует, что основой выделения и классификации жизненных форм нужно считать их отношения к ландшафту в целом. При этом необходимо принимать во внимание особенности распределения организмов по биотопам и отношения их к комплексу природных условий, а не к одному какому-нибудь фактору, хотя бы он был сам по себе исключительно важным.

Жизненная форма есть категория историческая. Характеризующий ее тип единых экологических, физиологических и морфологических приспособлений возникает в эволюции закономерно. Процесс образования биологического типа (жизненной формы), прослеженный шаг за шагом, раскрываемый на палеонтологическом материале, показывает нам, как в истории создавались приспособления к разным условиям среды (Борисяк, 1944).

Приведем еще один пример, который показывает, что в каждом случае имеется постепенный, последовательный и сходный процесс выработки этих жизненных форм в разных группах.

Всем хорошо известен так называемый «лошадиный ряд», начинающийся раннеэоценовыми мелкими предками появившихся позже трехпалых и, наконец, однопалых лошадей. Однако обратимся теперь для сравнения с лошадьми к совершенно другим копытным, среди которых одна своеобразная форма заслуживает особого внимания. Это так называемый тоатерий (*Thoatherium*) — представитель вымерших мезаксонных копытных отряда Litopterna. От кого произошли эти копытные, до сих пор точно неизвестно, однако можно с уверенностью сказать, что они никакого отношения не имели к отряду настоящих непарнокопытных. В эволюции литоптерн обнаруживается тем не менее то же направление филогенетических изменений ряда признаков, которое характеризует эволюцию лошадей. Весьма интересно, что миоценовый тоатерий был в свое время, по образному выражению, «больше лошадей, чем сама лошадь». У современных лошадей, как известно, сохраняются остатки боковых пальцев в виде так называемых грифельных косточек, а у тоатерия эти косточки исчезли почти полностью, и он был однопалым. Общая конфигурация черепа этого животного также напоминает лошадиный череп (рис. 5). В одном ряду с тоатерием находятся и другие литоптерны. Среди них мы встречаем также однопалого миоценового диадиафоруса (*Diadiaphorus*), у которого, однако, еще сохранялись рудиментарные боковые пальцы. Можно указать и на плейстоценовую макраухению (*Macrauchenia*), конечности которой были построены по типу, характерному для трехпалых лошадей.

Однако, подвергая эти ряды лошадей и литоптерн более детальному анализу, приходится убеждаться в том, что хотя сходство между ними по некоторым признакам очень большое, но в то же время имеются и существенные отличия. Так, скажем, карпальные и тарзальные элементы скелета конечностей, т. е. те элементы, которые являются опорой пальцев, построены, с точки зрения биомеханики, у тоатерия гораздо примитивнее, чем у однопалой лошади. Можно предположить, что тоатерии бегали хуже лошадей. Существенно различались и зубы

этих животных. Данные примеры еще раз показывают, что у разных видов, занимающих сходные зоны обитания, развиваются и сходные признаки, объединяющие эти виды на правах представителей одной жизненной формы. В то же время в этих случаях проявляются и общие закономерности исторического формирования таких признаков, что само по себе может служить существенным критерием для определения принадлежности разных видов к одной жизненной форме.

Изучение жизненных форм на палеонтологическом материале, помимо специального интереса, которое оно имеет для познания эволюции приспособлений, может оказать огромную помощь и в деле выяснения ландшафтных и климатических условий прошлого.

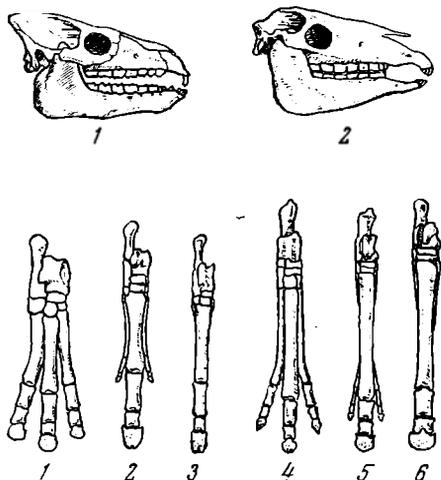


Рис. 5. Эволюция жизненной формы быстробегающих непарнопарых копытных в ряду литоптерн (левая половина рисунка) и лошадей (правая половина). Череп: 1—тоатерий (*Thoatherium*); 2—лошадь (*Equus*)

Скелет задних конечностей: 1—макраухения (*Macrauchenia*), плейстоцен; 2—диадиафорус (*Diadiaphorus*), миоцен; 3—тоатерий (*Thoatherium*), миоцен; 4—эогиппус (*Eohippus*), эоцен; 5—меригиппус (*Merihippus*), миоцен; 6—лошадь (*Equus*)

характеризуют те или другие формы брахиопод, моллюсков, кораллов и др. Так, например, раковины с толстыми створками характеризуют обитателей мелководья в прибойной зоне, а тонкостенные раковины моллюсков, брахиопод и фораминифер встречаются в иных условиях. Это же прекрасно показал А. Г. Эберзин (1951) в своих обстоятельных работах, посвященных неогеновым моллюскам СССР. Можно напомнить также известные исследования В. Г. Камышевой-Елпатьевской и А. Н. Ивановой (1953), проведенные по анализу палеоэкологических условий юрского и мелового бассейнов Саратовского Поволжья, населявшихся в разных местах теплолюбивыми или холоднолюбивыми формами, связанными с разными зонами побережья, или, наоборот, с местами удаленными от берега.

Ценной представляется и работа Н. К. Быковой (1953) по изучению отдельных жизненных форм на примере фораминифер, как это ею сделано для палеогена Ферганской долины, где она выделила несколько комплексов, основываясь на том, что в каждом комплексе доминируют раковины фораминифер: в одних случаях известковистые, а в другом — песчанистые. Последних было больше. На основании этого автор делает заключение о том, что преобладание таких фораминифер в данных фациях определяется развитием бескарбонатных осадков.

Здесь, например, стоит сослаться на интересные работы Р. Ф. Геккера (1934, 1940), в которых он подчеркивает, что в то время как в прежних палеоэкологических исследованиях уделяли внимание лишь морфофункциональному анализу отдельных ископаемых без учета природных комплексов форм, сейчас следует переходить к комплексному анализу существовавших в прошлом сообществ организмов и соответствовавшей им геологической обстановки. Такой комплексный метод Р. Ф. Геккер и развивает со своими сотрудниками. Он не называет отдельные группы организмов — комплексы форм — «жизненными формами», но по существу эти комплексы в большинстве случаев как раз им и отвечают. Например, мелководные формы или обитатели глубоководных бассейнов, жители спокойных рек или виды, населяющие волноприбойные зоны. При таком подходе удается выяснить и то, какие признаки ха-

Отмеченный здесь подход к жизненным формам, рассматриваемым в качестве определенных комплексов видов, дает наиболее правильное представление об этих формах и позволяет наилучшим образом использовать их как показателей характера окружающих условий. Следует отметить, что наилучшими такими показателями природных условий могут служить именно комплексы разных видов, относящихся к определенным жизненным формам, а не отдельные виды, которые своими приспособлениями в каждом случае отражают лишь частные особенности того или иного участка арены жизни.

Выше неоднократно подчеркивалось, что жизненные формы представляют собой типы приспособления организмов к определенным условиям среды, в соответствии с которыми они находятся (Кашкаров, 1945; Акимов, 1954, 1955). При этом следует иметь в виду общность всех приспособлений, среди которых ведущее место принадлежит экологическим чертам организмов. Этим жизненные формы существенно отличаются от так называемых «параллельных форм» морфологов, с которыми их пытались отождествлять (Северцов, 1937). Последние, однако, характеризуются обычно лишь отдельными какими-нибудь признаками строения и с жизненными формами совпадают далеко не всегда.

Рассмотренные здесь примеры должны показать общебиологическое значение жизненных форм. Это значение следует понимать не только в том смысле, что оно дает возможность единого подхода ко всем группам организмов, позволяет выделять такие формы среди всех организмов, а главным образом в том отношении, что жизненные формы представляют собой выразителей общебиологического приспособительного типа. В их чертах мы видим выражение морфофункциональной целостности организма, единого с условиями жизни. В данном случае «общебиологическое» понимается в том смысле, что оно объединяет черты строения организма с особенностями его функционирования и поведения в природе. Очень важно иметь в виду именно необходимость, а вовсе не только желательность такого подхода при решении всех современных филогенетических проблем. Хочется напомнить мудрое замечание выдающегося советского палеонтолога А. В. Мартынова (1938), который говорил, что в то время как раньше опирались на одну морфологию, пользуясь статически-морфологическим методом, сейчас уже этим удовлетворяться нельзя. Мы должны интересоваться особенностями экологической обстановки, в которой жил организм, работой его органов и на этой основе оценивать их структуру. Таким образом окажется возможным проникнуть в динамику эволюционного процесса.

В заключение можно сказать, что учение о жизненных формах в том виде, в каком оно здесь рассматривалось, представляет весьма перспективный путь развития современного естественно-исторического мышления, так как оно позволяет нам синтезировать данные трех основных разделов биологии. Здесь имеется в виду своеобразная «триада» — экология, физиология и морфология. Такой взгляд по существу характеризует не только закономерную логическую связь основных биологических наук, но он ориентирует нас и на необходимость совершенно определенного, последовательного подхода в решении всех вопросов, которые возникают перед нами при изучении любых организмов, с каких бы сторон мы их не рассматривали.

Изучая вымерший организм, который мы должны «оживить» своим исследованием, следует помнить о названной выше «триаде». Мы должны в своих исследованиях основываться на той обстановке, в которой этот организм жил, нам нужно понять смысл функционирования его органов, представить себе характер поведения организма в окружающей его среде и в свете этих представлений расшифровать

особенности его строения. Такой комплексный анализ будет плодотворным именно в том случае, если мы на каждый организм будем смотреть как на представителя определенного приспособительного биологического типа или, иначе, жизненной формы. Только в таком случае получают свое полное выражение наши представления о целостности организма и о его единстве с условиями жизни. Этим и определяется ценность учения о жизненных формах, которое в дальнейшем будет все больше и больше развиваться, в том числе и палеонтологами.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимов М. П. Понятие жизненной формы и его использование в экологических исследованиях. Третья экологическая конференция. Киев. Тезисы докладов, ч. I, 1954.
- Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов. БМОИП, т. LIX вып. 3, 1954.
- Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм — биоморф. Научн. зап. Днепропетровск. гос. ун-та, т. 51, сборн. работ биол. фак-та, 1955.
- Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев. Докл. АН СССР, т. XVI № 6, 1937.
- Банников А. Г. О зональном распределении жизненных форм грызунов Монголии. Докл. АН СССР, т. LV, № 8, 1947.
- Банников А. Г. О биологических группах копытных. Уч. зап. Моск. городск. пед. ин-та, т. XXXVIII, Кафедра зоол., вып. 3, 1955.
- Борисяк А. А. Халикотерий как биологический тип. Зоол. журн., т. XXIII, вып. 4, 1944.
- Быкова Н. К. Материалы к палеоэкологии фораминифер сузакского яруса палеогена Ферганской долины. Тр. Всесоюзн. нефтяного н.-и. геол.-разв. ин-та, нов. сер., вып. 73, 1953.
- Быстров А. П. Некоторые данные о скульптуре и росте накладных костей черепа стегоцефалов. Архив анатомии, гист. и эмбр., т. XIV, № 4, 1935.
- Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий. СПб., 1902.
- Виркетис М. А. К вопросу о распределении зоопланктона в горле Белого моря. Сб. «Новая земля», 1929.
- Геккер Р. Ф. К палеогеографии девона Русской платформы. Изв. Гос. геогр. об-ва, т. LXVI, вып. 3, 1934.
- Геккер Р. Ф. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции в 1934—1936 гг. Тр. Палеонт. ин-та. АН СССР, т. IX, вып. 4, 1940.
- Горбунов Г. П. Биологические индикаторы и их значение в исследованиях Арктики, Арктика, № 2, 1934.
- Гризебах А. Растительность земного шара. 1874—1877.
- Гумбольдт А. География растений. Идеи о физиогномичности растений. 1936.
- Гурьянова Е. Ф., Закс И. Г., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 1930.
- Ефремов И. А. Некоторые замечания по вопросам исторического развития динозавров. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. XLVIII, 1954.
- Ефремов И. А. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. LIV, 1954а.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. 1945.
- Камышева-Елпатьевская В. Г., Иваanova А. Н. Палеоэкология юрских и меловых бассейнов Саратовского Поволжья. Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, 1953.
- Колесников И. И. Адаптивные признаки в строении баклана. Вопр. экол. и биоценол. (№ 1), 1934.
- Конжукова Е. Д. Новые ископаемые крокодилы из Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. XLVIII, 1954.
- Конжукова Е. Д. Основные направления эволюционного развития лабиринтодентов. Докл. АН СССР, т. С, № 1, 1955.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии. 1934.
- Культиасов М. В. Проблема становления жизненных форм у растений. Пробл. ботаники, т. I, 1950.
- Мартинов А. В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Ч. I. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4, 1938.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. 1948.
- Рустамов А. К. Птицы Кара-Кумов. Ашхабад, 1954.
- Северцов С. А. Дарвинизм и экология. Зоол. журн., т. XVI, вып. 4, 1937.
- Серебряков И. Г. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР. БМОИП, т. LIX, вып. 1, 1954.
- Ходашова К. С. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, т. LIV, 1953.

Хозацкий Л. И. Жизненные формы как выразители единства организмов и среды. Научн. сессия биолого-почв. фак-та Ленингр. гос. ун-та, посвящ. столетию со дня рожд. И. В. Мичурина. Тезисы докладов. 1955.

Шульпин Л. М. Орнитология. 1940.

Эберзин А. Г. Солоноватоводные кардииды плиоцена СССР. Ч. II. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. XXXI, 1951.

Ян Чжун-цзян. О поведении и формах строения ископаемых животных. Кэсюэ тунбао, т. II, № 2, 1951 (на китайск. яз.).

Ga in s H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahr. Naturf. Ges. in Zürich, LXII, 1918.

Elton C., Miller R. The ecological survey of animal communities. Journ. Ecology, v. 42, No. 2, 1954.

Kühnelt W. Ein Beitrag zur Kenntnis tierischer Lebensformen. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 93, 1953.

Osborn H. F. The origin and evolution of life. London. 1918.

Raunkiaer C. The life form of plants and statistical Plant Geography. 1934.

Warming E. Über Sprossbau, Überwinterung, Verjüngung. Engler's Bot. Jahrb., 5, 1883.

В. Г. КАСЬЯНЕНКО

ЗНАЧЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО АНАЛИЗА СУСТАВОВ КОНЕЧНОСТЕЙ СОВРЕМЕННЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ДЛЯ ОСВЕЩЕНИЯ ФУНКЦИЙ КОНЕЧНОСТЕЙ ДРЕВНИХ ФОРМ

Чтобы составить возможно более точное представление о строении и функциях органов давно вымерших позвоночных, восстановить наиболее близкую к действительности картину их взаимоотношений со средой, мало найти и определить кости ископаемого животного. Для этого необходимо одеть эти кости мягкими частями или тканями и органами, которые бесследно исчезли, но своей жизнедеятельностью обусловили форму, структуру кости, ее рост и пропорции.

Прежде чем перейти к основному содержанию статьи, нельзя не вспомнить имени выдающегося морфолога П. Ф. Лесгафта, занимавшегося изучением строения тела человека и животных в неразрывной связи с внешней средой и образом жизни.

Призыв П. Ф. Лесгафта к морфологам научиться по формам органов «читать» их функции, его оригинальный метод функционального анализа скелета и мышц, с проверкой на живом организме, не в меньшей, если не в большей мере относится к палеонтологам.

Известно, как много дало А. А. Борисяку такое функциональное «чтение» костного рельефа на ископаемых костях. Блестящим примером этого чтения является функциональная оценка мышц сгибателей и разгибателей конечностей халикотерия, путем анализа рельефа его костей. Оригинальный вывод, полученный при этом А. А. Борисяком, о преобладающем развитии флексоров запястья и пальцев над экстензорами представляет значительный интерес как для древних, так и для современных четвероногих млекопитающих. У всех этих животных преобладание волярных (планторных) мышц конечностей над дорсальными установлено нами, как правило, независимо от того перебрасываются ли мышцы через открытый угол сустава или через вершину суставного угла. Такое преобладание мы объясняем большой силовой нагрузкой, падающей на мышцы-сгибатели при активной локомоторной опоре конечностей.

Чтобы реконструировать соединительнотканые образования и мышцы давно вымерших позвоночных, необходимо прежде всего установить закономерности формирования скелета на современных животных, чьи трупы доступны препарировке, на ком могут быть произведены непосредственные наблюдения в естественных или вольерных условиях и в эксперименте.

Необходимость таких сопоставлений прекрасно понимал В. О. Ковалевский, который неоднократно прибегал к функциональному анализу скелета и мышц современных млекопитающих при установлении их родословной. Его не удовлетворяли неточные сведения о суставном и мышечном рельефе костей, имеющиеся в анатомии современных млекопи-

тающих, и он сам многое сделал для освещения функциональной морфологии их органов движения. Приходится сожалеть, что до сих пор не обнаружены рукописи и атлас по сравнительной миологии современных млекопитающих, созданные в свое время В. О. Ковалевским.

Чтобы получить должное представление о строении, топографии и функции мышц, связок и других исчезнувших органов, необходимо владеть точным научно обоснованным критерием «чтения» этих органов по костям. Таким критерием должно служить не простое сопоставление фоссилизированных костей с костями родственных современных форм, а выработка точных остеологических индексов, по которым можно было бы реконструировать не только органы суставов, но и мышцы с их вспомогательными соединительнотканными органами, и сосуды и нервы, имеющие непосредственное отношение к эпифизам длинных костей, к коротким костям и образуемым ими суставам.

В процессе эволюции наземных позвоночных с переходом их к опоре и передвижению на суше и в дальнейшем с вторичным приспособлением ряда форм к водному, подземному образу жизни, к лазанию и летанию резко изменялись пропорции костей конечностей и других отделов скелета. Одновременно изменялись характер соотносительного развития мышц и их топография, форма костей и способ их соединений. Различие нагрузки, принимаемой костью, не могло не отразиться на ее внутренней макро- и микроструктуре.

Таких остеологических индексов, которые можно было бы научно обосновать на современных животных и по которым можно было бы с достаточной точностью судить о строении и отправлениях бесследно исчезнувших мягких частей (связок, мышц и других тканей) у давно вымерших животных, нам кажется целесообразным различать три:

- 1) форма и рельеф костей (суставной, мышечно-связочный, сосудисто-нервный);
- 2) пропорции костей и отделов скелета;
- 3) структура костей.

Для того чтобы по одному из этих индексов или, что точнее, по их сочетанию реконструировать образ жизни животного, необходимо знать тончайшую зависимость между формой, пропорциями и структурой костей, с одной стороны, и строением и функцией мышц, соединительнотканых образований и органов, не сохранившихся в ископаемом состоянии, с другой. Из названных трех остеологических индексов наиболее точен первый, но и второй и третий имеют большое значение, особенно в сочетании с первым, дополняя и углубляя его.

Чтобы дать более полную характеристику первого индекса, что и составляет главную задачу настоящей статьи, прежде всего остановимся на отдельных примерах, освещающих значение двух других индексов при определении характера нагрузки, падающей на скелет, и скорости передвижения животного. Таким образом, начнем с конца — с «чтения» функций кости по ее структуре.

До недавнего времени мы и на современных формах не умели по внутренней структуре кости не только определить животное, но и отличить кость животного от кости человека, что приводило иногда к неприятным казусам в судебной медицине. Последние сравнительногистологические исследования костей на разноплоскостных шлифах (в частности, исследования киевских гистологов) указывают на возможность определения по их структуре принадлежность животного к тому или иному семейству. Это уже большое достижение. Но автор хотел обратить внимание не на этот микроструктурный индекс, а на более доступный макроструктурный индекс, заключающийся в определении соотносительного развития компактного вещества в длинных и коротких костях. Примером специфической реакции компактного вещества кости на усиленную опорную и моторную нагрузку может служить хотя бы топо-

графия местного утолщения компакта в верхнем отделе 3-й пястной в 3-й плюсневой костях лошади.

В 3-й пястной кости, принимающей опорную нагрузку внутренним отделом верхнего эпифиза, компактная муфта кости обладает внутренним утолщением. В 3-й плюсневой кости, принимающей моторно-опорную нагрузку передним нажимом, компактная муфта кости утолщена резко спереди.

Таким образом, структура кости в той мере, в какой она сохраняется на фоссилизованных костях, не должна игнорироваться при определении характера и направления испытываемых ими нагрузок. Изменения же в топографии и развитии компактного вещества хорошо выражены на ископаемых костях.

Второй остеологический индекс — это учет пропорций костей и отделов скелета. Им издавна и наиболее широко пользуются в палеонтологии при определении принадлежности костей тому или иному животному, образа жизни и среды обитания вымерших форм. Этот индекс служит важным критерием для определения, в частности, функции конечностей бегающих, лазающих, плавающих, роющих животных. Пользуясь им, определяют характер не только рабочей функции конечностей, но и скорость передвижения животного.

Однако оказывается, что для определения характера и скорости передвижения важно знать пропорции не только костей конечностей. Иногда не менее, если не более, точным может быть этот индекс и на костях такого сложного отдела скелета, как череп. Познакомимся с одной интересной закономерностью, установленной одним из моих учеников Г. А. Гиммельрейхом, вот уже свыше 20 лет изучающим глотку и висцеральный скелет позвоночных как аппарат приема и препровождения пищи и воздуха. Им установлена тесная зависимость между количеством воздуха, пропускаемого через носоглотку при дыхании в единицу времени, и соотношением между твердым нёбом и областью так называемых хоан, крышу для которых образует основание черепа.

Оказывается твердое нёбо, а значит, горизонтальная часть нёбной кости, тем более смещены вперед, а следовательно и шире сообщение носа с глоткой, чем быстрее передвигается животное, и наоборот.

Сравним основание черепа двух представителей хищных млекопитающих — собаки и барсука, передвигающихся, как известно, с резко различной скоростью. У быстро бегущей собаки твердое нёбо смещено резко вперед, что обеспечивает широкое сообщение носа с глоткой и возможность интенсивного дыхания. У медленно передвигающегося барсука, наоборот, твердое нёбо резко смещено назад, перекрывая на значительном расстоянии основание черепа, далеко выступая назад за зубную аркаду. Сообщение носа с глоткой через хоаны в связи с этим узкое, и легкие в единицу времени получают ограниченное количество воздуха. Этот индекс пропорций на черепе проверен на всех млекопитающих. Он настолько специфичен, что дает возможность отличить быстро бегающих от медленно бегающих животных даже в пределах одного вида, например при сопоставлении представителей различных пород домашних собак.

Таким образом, для определения характера и скорости передвижения животных важны пропорции не только скелета конечностей и туловища, но и головы. Использование этого индекса дает много для определения функций органов движения животных, для реконструкции характера передвижений по скелету.

Но особенно важное значение для определения образа жизни позвоночных, прежде всего млекопитающих, и реконструкции среды их обитания принадлежит правильному «чтению» формы костей, функциональному анализу их мышечно-связочного и особенно суставного рельефа. Именно изменением этого рельефа кость живого организма особенно

тонко реагирует на изменение среды и образа жизни животного. Изучению в этом отношении суставов конечностей млекопитающих и посвящены исследования, проводимые морфологами отдела сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР.

Исследуя суставной, связочно-мышечный и сосудисто-нервный рельеф костей конечностей млекопитающих, изучая суставы конечностей и допускаемые ими движения, мы пользуемся комплексной методикой исторических, сравнительно-анатомических и функциональных сопоставлений. При этом мы стремимся проверить наши выводы на живом организме в естественных или вольерных условиях его жизни и путем эксперимента. Мы прибегаем также по возможности к прямой исторической документации, используя для этого ископаемый материал.

Соответственно неодинаковой среде и различному способу опоры и передвижения животных их суставы и образующие их поверхности обладают различной, но всегда строго специфической формой для данного сустава определенного животного.

Оказывается, что суставные поверхности по их рельефу и топографии являются почти столь же ярко выраженными «паспортами» животных, как и их зубная система.

Обычно суставные формы являются приближением к одному из двух геометрических тел: к шару или к цилиндру и их негативам. Но никогда в чистом виде эти формы в суставах не встречаются, представляя собой сложные комбинации, приближающиеся в одних суставах к блоку, в других — к винту. Иногда они являются незначительными отрезками шара большого диаметра и поэтому кажутся плоскими. Но во всех случаях эти суставные тела играют значительную направляющую и тормозную роль при движениях животного.

Целью наших исследований, проводимых на суставах современных млекопитающих, является установление зависимости между характером опоры, локомоторных и рабочих движений, между массой тела и скоростью движений, с одной стороны, и строением и функцией их суставов и мышц — с другой. Закономерности специфических зависимостей между формой кости с ее сложным рельефом и мягкими органами, обуславливающими этот рельеф, являются средством определения функции конечностей не только у современных животных, но и у родственных им древних форм.

Приведем несколько примеров установленных нами закономерностей, могущих быть использованными не только для точного определения принадлежности кости тому или иному животному, но и для функционального анализа суставов и мышц современных и древних форм. Так, нами установлена прямая зависимость между типом опоры конечностей и строением их суставов. Выяснено, что каждому из трех основных типов опоры (стопо-, пальце-, фалангохождение) отвечает свой тип строения суставов конечностей. Наиболее резкие изменения претерпевают при этом суставы периферических отделов конечностей, которые первыми принимают на себя противоудар от почвы при наступании и выполняют специфическую работу (автор имел в виду прежде всего суставы кисти и стопы). Однако и наиболее удаленные, и казалось бы, наиболее защищенные от такого воздействия суставы также подвержены специфическому влиянию типа опоры.

Так, например, у шаровидный сустав, как плечевой, обладает суставной головкой: шаровидной — у лазающих и водных форм, продольно-овальной — у всех прочих четвероногих млекопитающих.

Однако у пальцеходящих головка со слабо выраженной передней (экстенсорной) уплощенностью, а у фалангоходящих (копытных) — с сильно выраженным экстенсорным уплощением.

Соответственно специфичен и мышечный рельеф верхнего эпифиза: у лазающих — бугры в виде шероховатостей, у стопоходящих — бугры

на уровне головки. У пальцеходящих — бугры несколько выступают на головкой плечевой кости, а у фалангоходящих — бугры резко выступают вперед и над головкой плечевой кости.

Второй сустав, на который автор считает необходимым обратить внимание, — это один из наиболее сложных суставов тазовой конечности — коленный сустав. Этот сустав подвергся в нашей лаборатории все стороннему исследованию. Строение этого сустава, его суставный рельеф столь специфичны, что дают возможность составить полное представление о движениях, допускаемых как в этом, так и в смежных суставах. Известно, что одной из отличительных черт строения коленного сустава является наличие в нем хрящевых менисков.

Нами установлено, что у животных, тазовые конечности которых испытывают длительное опорное или опорно-локомоторное обременение, передние, а иногда и задние отделы этих менисков окостеневают. Каждый из двух мышечков бедренной кости накатывается при разгибании сустава на костный передний отдел своего мениска, как бы «выдавливая» его из сустава и в то же время находя на нем прочную опору в максимально разогнутом состоянии.

Кость в отличие от хряща обладает «неутомимостью», и таким образом обеспечивается длительная опора на разогнутых конечностях, например при сторожевых стойках у грызунов.

Обычно менисковые кости не монтируются при вязке скелета, но однажды автор обнаружил их на своем месте в скелете крупнейшего южноамериканского грызуна — водосвинки или капибара, экспонированного в Зоологическом музее АН СССР. Автор не был знаком с образом жизни этого грызуна, но в ответ на вопрос о назначении этих костей в его коленном суставе высказал мысль, что, очевидно, этот грызун длительно обременяет тазовые конечности в сторожевых стойках. Автор остался при своем мнении и тогда, когда в литературе не нашел подобных указаний. Но позже И. Д. Стрельников подтвердил это предположение, указав, что во время кормежки в болотах это животное пребывает длительное время в позе сторожевой стойки, чтобы видеть приближение хищников.

Так была «прочтена» функция тазовых конечностей животного, которое для автора было чем-то вроде неизвестного «ископаемого». Отсюда невольно рождается мысль: как плохо, что при раскопках часто игнорировались в прошлом мелкие кости, по которым порой можно «прочсть» больше, чем по крупным костям.

Не так давно мы обратили внимание еще на одну особенность коленного сустава. Оказывается, мениски не только могут быть резко перфорированы в центре, чем уже способствуют частичному соответствию суставных поверхностей мышечков бедренной и большеберцовой костей, но могут и вовсе отсутствовать. Так, мы не обнаружили их вовсе в коленном суставе слона. При этом было обращено внимание, что у слона и подколенный мускул ничтожный, так как, оказывается, этот мускул вращает конечность в коленном суставе, а мениски облегчают эти вращательные движения: нет менисков — нет вращений — почти нет и подколенного мускула. Отсутствуют и связочные ямки между мышечками большеберцовой кости для связок менисков; нет и выраженных мышечных линий для подколенного мускула на задней поверхности большеберцовой кости.

Установив эти зависимости (они описаны частично в недавно опубликованной статье П. М. Мажуги), мы решили «прочсть» коленный сустав древних хоботных и такого крупного млекопитающего из непарнокопытных, как шерстистый носорог. У последнего в коленном суставе есть оба мениска, но наружный перфорирован сильно в центре и потому снаружи имеется уже частичное соответствие в форме мышечков бедренной и большеберцовой костей. Что же касается мамонта,

то у него точно такая же картина суставного и связочно-мышечного рельефа, как и у современного слона. Это позволяет точно охарактеризовать движения, допускаемые в коленном суставе мамонта и других древних животных, связки и мышцы коленного сустава, реконструировав их с большой точностью.

Наряду с суставами, допускающими заметные движения, связанные с изменением позиции костей и углов, ими образуемых, имеются многочисленные мелкие суставы с плоскими разноплоскостными суставными поверхностями или фасетками. Эти суставы, именуемые плоскими или тугими, сосредоточены главным образом в нижних отделах конечностей, заметных движений они, как правило, не допускают, но значение их, как буферных и рассеивающих нагрузку (тяжесть тела, противоудары от почвы) образований, очень велико. Характерно, что таких суставов особенно много между рядами и внутри рядов запястья и предплюсны, которые не только передают тяжесть тела на пальцы, но и первыми принимают и рассеивают противоудары от почвы. Особенно богаты этими суставами конечности непарнопалых и среди них однопалых форм (т. е. животных с относительно менее устойчивой опорой). По фасеткам этих суставов, сопоставляя многопалых древних предков с современными формами, в свое время и были восстановлены В. О. Ковалевским этапы эволюции копытных.

Оказывается, что для того чтобы составить представление о норме таких плоских множественных сочленений, необходимо изучить большой количественный материал, иначе легко впасть в ошибку. Так, например, по Абелью, одним из диагностических признаков непарнопалых является отсутствие сустава между малоберцовой и пяточной костью, наличие которого характеризует парнопалых. Однако наши исследования показали, что такое сочленение у современной лошади отсутствует лишь в 11,6% случаев. Далее известны отличительные признаки предплюсневых костей гиппариона по сравнению с лошадью, но оказывается, ряд типичных признаков гиппариона (целостность суставных поверхностей центральной кости предплюсны и другие) можно встретить у современной домашней лошади и у лошади Пржевальского и наоборот.

Когда речь идет о норме сочленений предплюсны современных однопалых, приходится такой нормой считать наиболее часто встречаемое сочетание вариантов.

Весьма вариабильны суставные фасетки и формы кубовидной и центральной костей современных однокопытных. Эту вариабильность надо учитывать при определении ископаемых костей, так как она, может быть в меньшей мере, но свойственна была и диким предкам современных домашних животных.

Таковы некоторые примеры функциональных зависимостей, касающихся формы костей и их суставного и связочно-мышечного рельефа у современных форм, а также использования этих зависимостей при реконструкции конечностей древних форм и строения и функции их суставов и мышц.

Важность комплексного использования всех трех остеологических индексов в их естественном сочетании для таких реконструкций не может вызвать сомнений. Чем точнее будут установлены эти индексы для современных форм, тем обоснованнее сможет быть охарактеризована фауна вымерших млекопитающих и среда их обитания, тем правильнее будут диагнозы палеонтологов и их прогнозы для геологической науки.

В этой трудной, но многообещающей работе успех будет тем более ощутим, чем шире будет фронт морфо-функциональных и морфо-экологических исследований современных и древних животных, чем скорее будет восстановлен авторитет сравнительной анатомии в наших университетах, чем теснее будет творческий контакт между морфологами, экологами, палеонтологами и геологами.

Г. П. БАТАНОВА

К ЭКОЛОГИИ ФАУНЫ ДЕВОНСКОГО МОРЯ ВОСТОКА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Познание условий осадконакопления продуктивных толщ девона Востока Русской платформы в значительной степени связано с изучением экологии фауны, содержащейся в этих осадках.

Условия существования и образ жизни древних форм могут быть установлены путем изучения характера их захоронения и признаков пород, в которых они встречаются. Для Главного девонского поля экология фауны девона очень полно и детально дана Р. Ф. Геккером (Геккер Р. Ф., 1935а, 1935б, 1954). В настоящей статье приводится краткая палеоэкологическая характеристика девонского бассейна центральных областей Волго-Уральской области. Описание дается по стратиграфическим единицам, принятым в 1951 г. в Ленинграде при разработке унифицированной схемы для девона Русской платформы и западного склона Урала.

В нижнеживетских образованиях фауна встречается преимущественно на крайнем юго-востоке Татарии и в прилегающих районах Башкирии и Куйбышевской области. Наибольшим развитием здесь пользуются брахиоподы, пелециподы и криноидеи. Местами наблюдаются фораминиферы, табуляты, трилобиты и остракоды; изредка отмечаются головоногие, мшанки и птероподы.

В различных по составу породах встречается и разный состав ориктоценозов. Так, в Бавлинском районе в верхней части нижнеживетских образований содержится своеобразный комплекс фауны, имеющей в общих чертах доманиковый облик (Антропов, 1953). Здесь встречены лингулиды, пелециподы — *Schizodus* sp., *Pterochaenia* sp., *Leptodesma rogersi* Hall, остракоды родов *Coeloenella*, *Microcheilinella*, *Bairdia*, *Healdianella* (Эллерн С. и Иванова Е., 1954) и редкие бактриитоидеи — *Bactrites* sp.

Наличие в этих породах представителей остракод и пелеципод *Schizodus*, являющихся обитателями мелководной полосы моря с мягким дном (Геккер, 1935а), указывает на бассейн с мало подвижной водной средой.

Эта особенность раннеживетского бассейна на описываемой территории устанавливается и по характеру осадков, содержащих указанную фауну. Они представлены темно-серыми битуминозными известковистыми аргиллитами с включением пирита в виде пленок на поверхности ядер пелеципод или мелких обособленных стяжений. Наличие пирита указывает, по данным Л. М. Миропольского, на сероводородное брожение в осадке при разложении органического вещества.

В серых, иногда доломитизированных известняках этого же района содержится иной комплекс форм. Здесь преобладают криноидеи — *Cypressocrinus rossicus* Anthr. (Антропов, 1954), табуляты — *Favosites*

goldfussi Orb., *Pachyfavosites polymorphus* Gold., мшанки — *Nematorpora bavlensis* Anthr., брахиоподы — *Stropheodonta* cf. *uralensis* Verp., *Atrypa* aff. *pseudobaschkiricum* Tschern., *Athyris* ex gr. *concentrica* Buch, *Ilmenia subumbona* Hall и трилобиты — *Dechenella*.

Ориктоценоз форм, перечисленный для известняков подъяруса крайнего юго-востока Татарии, свидетельствует о режиме открытого моря и небольших глубинах его с довольно многочисленным бентосом, существовавшим в момент отложения этих осадков.

Наличие в нижнеживетских известняках Бавлинского района большого количества члеников криноидей, обломков раковин брахиопод *Konchidium*, *Atrypa* и трилобитов, свидетельствует о некоторой подвижности вод в момент отложения карбонатных осадков.

Западнее дд. Бавлы и Чалпы за полосой выклинивания карбонатных прослоев, в разрезе верхней части нижнеживетских образований из фауны встречаются лишь лингулиды, т. е. формы, типичные для опресненных краевых частей моря. На западе Татарии у дд. Верхний Услон, Кукмор и в центральной Татарии у д. Булдырь в раннеживетское время была суша.

В Туймазинском районе Башкирии в известняках верхней части нижнеживетского подъяруса встречаются банки *Stropheodonta uralensis* Verp., а на Шкаповской площади масса члеников *Cupressocrinus rossicus* Anthr. и единичные брахиоподы *Chonetes*, *Atrypa*, *Camarothechia*, лежащие в плоскости наложения породы.

В северной части Куйбышевской области фауна в нижнеживетских известняках встречается преимущественно в виде обломков. Из целых форм здесь были встречены лишь остракоды, которые прослеживаются преимущественно в глинистых известняках.

Описанные комплексы форм из аргиллитов и известняков раннеживетских образований крайнего юго-востока Татарии и западной Башкирии, характер захоронения организмов (в виде обломков раковин и банок в известняках и сравнительно хорошо сохранившихся раковин пеллеципод и остракод в аргиллитах) свидетельствуют о том, что здесь в раннеживетское время была шельфовая зона моря, для которой характерны быстрая смена осадков в пространстве (и времени) в связи с изменением силы и направления течений, а также смена газового режима и солености вод.

В Пермской области (дд. Батуи, Лобаново) в раннеживетских известняках в большом количестве встречаются биогермы, образованные таблятами: *Favosites*, *Syringopora*, *Thamnopora*, *Alveolites*, и члениками криноидей. В залегающих в кровле раннеживетских образований темносерых аргиллитах и мергелях чаще всего отмечаются хвостовые и головные щиты трилобитов — *Paradechenella markovskii* Z. Max и *Paradechenella mucronata* Z. Max. Комплекс форм свидетельствует о нормальном морском режиме бассейна в Пермской области в период отложения этих осадков и дифференциации фауны в связи с изменением состава и плотности грунта.

Фауна верхнеживетского подъяруса характеризуется, с одной стороны, появлением новых форм — *Agoniatites* sp., *Theodossia schülkei*, *Atrypa desquamata* Sow., а с другой — тем, что несет элементы преемственности от фауны раннеживетского времени — *Cupressocrinus rossicus* Anthr., *Ilmenia subumbona* Hall *Dechenella*.

По количеству форм в позднеживетском фаунистическом комплексе преобладают брахиоподы, пеллециподы и гониатиты. Кроме них, были встречены фораминиферы, кораллы, криноидеи, трилобиты, остракоды, филлоподы и остатки рыб.

В различных по составу породах позднеживетского подъяруса, отражающих фацialsные различия отдельных участков верхнеживетского бассейна, встречаются и отличные комплексы форм. Так, в зеленовато-

серых сидеритовых аргиллитах встречаются лишь филлоподы — *Asmusia membranacea* Pacht, *Asmusia pogrebovi* Lutk. — формы, обычные для солоноватоводных и опресненных бассейнов. В темно-серых тонко-слоистых аргиллитах распространены лингулиды, пелециподы *Pterochaenia* sp., *Buchiola* cf. *misera* Holz., *Aviculopecten* sp., *Leptodesma rogersi* Hall, *Paracyclas infradomanica* B. Nal., гониатиты *Agoniatites* sp. и остракоды. В известняках преобладают типично морские формы — криноидеи *Cupressocrinus rossicus* Anthr., брахиоподы — *Atrypa desquamata* Sow., *A. zonata* Schnur, *Theodossia* aff. *schülkei* Keys., *Spirifer* cf. *aviceps* Keys., *Ilmenia subombona* Hall, трилобиты — *Dechenella romanovskii* Tschern.

Прослеживая изменение фауны в пространстве, следует отметить, что в южной полосе центральной и восточной Татарии, западной Башкирии и в северо-восточной части Куйбышевской области фауна беспозвоночных характеризуется типично морскими формами (криноидеи, брахиоподы, гониатиты, трилобиты), тогда как в более северных частях Татарии преобладают эвригалинные формы (лингулиды, эстерии), причем раковины лингулид и эстерий здесь встречаются обычно в виде обломков. Такой характер распределения фауны в пространстве указывает, что в позднеживетское время на юге Татарии и в прилегающих районах Башкирии и Куйбышевской области были относительно более глубокие участки моря и с более нормальным солевым режимом, тогда как на остальной территории Татарии (за исключением центральной и северной части Татарского свода, где в позднеживетское время была суша) находилась мелководная часть бассейна.

В породах пашийской свиты¹ фауна встречается редко. Представлена она небольшим числом форм и довольно однообразна в видовом отношении. Наиболее часто встречаются лингулиды и филлоподы. Остальные группы — криноидеи, цефалоподы — наблюдаются единичными экземплярами. Сохранность фауны в пашийских отложениях различная. В конгломератах прослеживаются лишь окатанные обломки раковин *Vactrites* sp. и стеблей Crinoidea. В аргиллитах преобладают цельные раковины лингулид и эстерий. Очень редко встречаются толстоственные раковины лингулид в алевролитах (Батанова, 1955).

Как видно, фауна беспозвоночных, обнаруженная в породах пашийской свиты в Татарии, представлена преимущественно эвригалинными формами — лингулидами, филлоподами. Это свидетельствует о том, что в пашийское время территория Татарии была покрыта мелким морем с пониженной соленостью вод. На это указывает не только фауна, но и состав пород, представленных осадками мелкоморья: песчаниками и алевролитами, часто переполненными растительными остатками, с про-слоями конгломератов, аргиллитов и реже известняков.

На севере центральной Татарии и в пашийское время была суша.

Породы кыновской свиты содержат более богатую фауну, чем нижележащие пашийские образования. Наибольшим развитием здесь пользуются кораллы и брахиоподы. Встречаются они преимущественно в известняках. Кроме них, наблюдаются криноидеи, черви, пелециподы, гастроподы, цефалоподы, остракоды и остатки панцирных рыб. В алевролитах, а также в зеленых и коричневых сидеритовых разностях аргиллитов, из фауны отмечаются только обломки раковин лингулид.

Комплекс фауны, встреченный в известняках кыновской свиты: кораллы — *Megaphyllum paschiense* Soschk., брахиоподы — *Schizophoria striatula* Schloth., *Atrypa* ex gr. *aspera* Schl., *Camarotoechia* ex gr. *livonica* Buch, *Cyrtospirifer murchisonianus* Verh. (non Kоп.), гониатиты — *Koenenites naliokini* Ljasch., характерен для неритовой зоны

¹ К ней мы относим лишь верхнюю часть «пашийской» свиты, выделенной в 1951 г. на конференции в Ленинграде.

моря. Этому не противоречит наличие в разрезе кыновской свиты и прослоев сидеритоносных аргиллитов. Они, по данным Н. М. Страхова (1947), могли отлагаться также в области шельфа.

Захоронение органических остатков на юго-востоке Татарии и западной Башкирии в глинистых известняках в виде обломков и отдельных, преимущественно брюшных, створок указывает на наличие течений и привнос раковин из других фаций.

В северной части Татарского свода в конце кыновского времени отлагались коралловые известняки, характерные для рифовых фаций морского мелководья. Коралловые известняки здесь переслаиваются с глинистыми брахиоподовыми известняками. Брахиоподы лежат в плоскости наложения пород и часто представлены отдельными створками, что также указывает на движение воды и перенос раковин.

Встреченные у дд. Мордовской Акташ и Аракино в кровле кыновской свиты прослой темно-серых известняков и аргиллитов с комплексом форм доманика (*Buchiola*, *Tentaculites*, *Styliolina*, *Bactrites*) свидетельствуют о появлении здесь в кыновское время осадков фации, близкой к фации доманика.

Наибольшим развитием среди форм, встреченных в саргаевской свите, в видовом отношении пользуются пелециподы и брахиоподы. Строматопоры, птероподы, головоногие и остракоды встречаются иногда в большом количестве особей, но бедны видами. Криноидеи отмечаются единичными находками.

В саргаевское время наблюдалось довольно быстрое изменение комплексов фауны в пространстве, вызванное сменой условий существования организмов. На площади Шугуровского участка в Татарии и в северной части Куйбышевской области (д. Боровка) преобладали такие группы животных, как лингулы и птерохении. В саргаевское время здесь появляются *Lingulipora bicostae* В at., *Pterochaenia elmensis* Clarke, *P. timanica* Hall, *Paracardium doris* Hall.

Однако формы эти оказались приспособленными к строго определенным условиям среды и поэтому в доманиковом время, несмотря на близость условий, эти виды исчезают. Своеобразие состава придонной фауны саргаевского времени (*Lingulipora*, *Liorhynchus*, *Pterochaenia*, *Buchiola*, остракоды) в Шугуровском районе и на севере Куйбышевской области объясняется, вероятно, обособленностью этого участка, представлявшего углубление, где отлагались глинистые осадки и движение воды было более замедленным, а в связи с этим был нарушен и газовый режим. Это и привело к существованию на данном участке саргаевского бассейна лишь определенных форм.

На остальной части территории Татарии, западной Башкирии и северной Удмуртии была более или менее нормальная обстановка морского бассейна, на что указывает ориктоценоз форм, встреченных в саргаевских известняках. В состав его входят типично морские формы — строматопоры, замковые брахиоподы *Ladogia simensis* M a r k., *Hypothyridina calva* M a r k., *Anatrypa timanica* M a r k., *Lamellispirifer* cf. *novosibiricus* T o l l, гониатиты — *Timanites acutus* K e y s. В прослоях мергелей здесь встречаются *Lingulipora subparallela* (S a n d.), *L. bicostae* В at., *Pterochaenia timanica* L a m., *Buchiola* sp. indet.

Для севера Татарии особенно характерны для саргаевских образований ценостеумы строматопор — обитателей участков моря с малым привносом терригенного материала.

Фауна доманиковой свиты связана со своеобразным этапом в истории развития девонского бассейна. Особенности доманиковой фации обусловили своеобразный характер пород доманиковой свиты и специфичность комплекса встречающейся в них фауны.

В составе фауны доманиковой свиты неизменными членами (из планктонных организмов) являются многочисленные птероподы — *Tenta-*

culites и *Styliolina*, а из придонных брахиоподы — *Lingulidae*, *Liorhynchus*, пелециподы — *Buchiola*, остракоды — *Primitia*. Характерны головоногие: *Bacrites* и *Gephyroceras*. Своеобразие фауны заключается в богатстве экземпляров перечисленных форм и в отсутствии в ее составе кораллов и трилобитов. Сложена доманиковая свита битуминозными известняками, мергелями и горючими сланцами. Характерной особенностью доманика является окремнение перечисленных пород.

В породах доманиковой свиты фауна распределяется неравномерно. Так, например, серые и коричневато-серые битуминозные известняки обычно переполнены остатками фауны. Здесь преобладают брахиоподы — *Stropheodonta interstitialis* Buch, *Chonetes setigera* Hall, *Chonetipustula petini* Nal., *Liorhynchus paulovi* Müfke, *L. quadricostatus* Van., *Atrypa uralica* Nal., *Eoreticularia pachyrincha* Vern., гастроподы — *Naticopsis*, *Macrocheilus*, пелециподы — *Buchiola* ex gr. *retrostriata* Buch, головоногие — *Bacrites*, *Orthoceras*, *Gephyroceras*. Следует при этом отметить, что в известняках раковины часто встречаются в виде обломков или сильно потертыми (*Lingula*, *Buchiola*, *Tentaculites*), с плохо сохранившейся скульптурой. Приведенный ориктоценоз форм, наблюдаемый в известняках, и характер сохранности раковин свидетельствуют о режиме открытого моря с подвижной водной средой в момент отложения этих осадков.

Прослой мергелей среди известняков доманиковой свиты содержат иной комплекс форм. Из брахиопод здесь чаще встречаются лингулиды — *Orbiculoides* sp. и *Liorhynchus megistanus* Le Hon, из пелеципод — *Pterochaenia*, из птеропод — *Tentaculites*, *Styliolina*. К перечисленным формам нередко присоединяются остракоды. Таким образом, придонная фауна в мергелях представлена более бедно. Раковины брахиопод (*Liorhynchus*) в мергелях значительно тоньше, обломков раковин встречается меньше, чем в известняках, хотя формы часто деформированы, раздавлены. Лучшая сохранность форм, меньшая толщина раковин, преобладание лингулид, птерохений, остракод и большее содержание органического вещества в мергелях указывают на более устойчивый характер бассейна в период отложения карбонатно-глинистых осадков.

Территориально распределение фауны также было неодинаково. Наиболее богато фаунистически охарактеризована доманиковая свита в районе д. Бавлы, где она представлена преимущественно известняками. Здесь в доманиковое время, вероятно, находился наиболее повышенный участок дна моря и имело место некоторое движение воды, создававшее нормальный газовый режим. На дне селилась богатая фауна с преобладанием форм открытого моря. Именно здесь встречаются из замковых брахиопод — *Stropheodonta*, *Chonetes*, *Chonetipustula*, *Liorhynchus*, *Atrypa*, *Pyramidalia*, крупные *Eoreticularia*, гастроподы — *Naticopsis*, *Macrocheillus*, гониатиты — *Gephyroceras*. На северо-западе Татарии (д. Янга-Аул) в начале доманикового времени также существовали условия моря с нормальным газовым и гидрохимическим режимом, при котором шло отложение светлых известняков с крупной брахиоподовой фауной (*Liorhynchus* и *Atrypa*).

Там, где доманик представлен более глинистыми разностями пород — мергелями (дд. Ерыклы, Шугурово, Боровка, Тукмак и др.) и глинистыми известняками, состав придонной фауны доманиковой свиты иной. Из брахиопод здесь преобладают лингулиды. Замковые брахиоподы представлены единичными мелкими *Chonetes*, *Liorhynchus*, *Septalaria* и *Eoreticularia*. Местами (д. Ерыклы, скв. Р-6) отмечается обилие остракод — *Primitia*. Для пелитоморфных битуминозных и глинистых известняков Мусабавской, Елабужской площадей в Татарии, Чекмагушской площади в Башкирии и Голышурминской в Удмуртии характерен ископаемый биоценоз форм, состоящий преимущественно из пелеципод —

Buchiola, *Pterochaenia*, *Posidonia*, с единичными брахиоподами — *Lingulipora*, *Chonetes* и крупными гониатитами — *Gephyroceras*.

В мендымское время происходит расцвет фауны девонского периода на территории Татарии. Это связано с дальнейшим развитием и углублением бассейна в мендымское время, с меньшим привносом терригенного материала и установлением более нормального газового режима.

В ориктоценоз форм, встреченных в серых известняках мендымской свиты, входят преимущественно организмы прикрепленного и подвижного бентоса: гидроидные полипы — *Aulopora* sp., ругозы — *Macqua berdensis* Sosh., брахиоподы — *Hypothyridina* cf. *cuboides* Sow., *Hypothyridina coronula* Drev., *Atrypa postularica* Mark., *A. planosulcata* Vebs., *Cyrtospirifer tenticulatum* Veug., *C. conoideus* Roem., *Pyramidalia* Phill.; пелециподы — *Buchiola*, *Ontaria*, *Cardiola*, частично гастроподы — *Macrocheilus*, *Bellerophon*, остракоды — *Primitia* и трилобиты — *Goldius*. В значительно меньшем количестве наблюдаются нектонные (головоногие) и планктонные (птероподы) формы.

Слабая дифференциация органических остатков в мендымских известняках по размерам (встречаются совместно и крупные и мелкие раковины), наличие форм, захороненных в вертикальном прижизненном положении (*Eoreticularia*, мелкие *Manticoceras*, *Buchiola*), довольно хорошая сохранность раковин — все это свидетельствует о том, что здесь представлены в основном ископаемые биоценозы, захороненные на месте существования. Движение же вод было ослабленным, хотя, судя по обилию организмов, в придонных участках были оптимальные условия для развития довольно многообразного бентоса.

Обстановка обитания организмов в течение мендымского времени, однако, не была постоянной на территории Татарии. Если в районах дд. Янга-Аул, Аракчино, Шугурово и Бураново фации, существовавшие в первой половине мендымского времени, были близкими к обстановке накопления осадков доманика, то к концу мендымского времени условия изменились, море стало более открытым и привнос глинистого материала уменьшился. Наоборот, на территории дд. Тукмак — Васильевка — Альметьево и у д. Бавлы к концу мендымского времени установились условия, близкие к обстановке доманиковой фации, тогда как в начале господствовали условия открытого моря. В связи с этим изменился и состав фаунистических комплексов. В нижней части прослеживаются строматопоры, брахиоподы *Stropheodonta*, *Gypidula*, *Hypothyridina*, большое количество гониатитов *Manticoceras intumescens* Veug., а в верхней части преобладают *Lingula*, *Buchiola*, *Tentaculites*, *Styliolina*. Гониатиты же отмечаются лишь единичными экземплярами.

В Акташском районе для нижней части мендымской свиты, сложенной светло-серыми известняками, характерен ориктоценоз, для которого ведущей группой организмов являются гониатиты *Manticoceras intumescens* Veug. Мелкие гониатиты расположены вертикально в породе, а крупные, вероятно вследствие тяжести раковины, лежат в плоскости наложения. Совместно с гониатитами были встречены бентонные формы — пелециподы *Buchiola scabrosa* Clarke, *Cardiola* sp. nov.

Многие экземпляры бухиол захоронены в вертикальном положении, что может быть связано с тем, что эти пелециподы, прикреплявшиеся ко дну или другим предметам биссусом, после гибели быстро засыпались осадком.

В районе дд. Шугурово, Аракчино, Янга-Аул в нижней части свиты в темно-серых битуминозных известняках встречается ископаемый биоценоз, в состав которого входят *Lingula*, *Buchiola*, *Primitia*. К этому биоценозу присоединяется танатоценоз планктонных форм *Tentaculites* и *Styliolina*.

В верхней части мендымской свиты на этих участках ископаемый биоценоз значительно богаче и представлен типично морскими придон-

ными формами, как-то: *Stropheodonta*, *Gypidula*, *Pugnax*, *Hypothyridina*, *Atrypa*, *Cyrtospirifer*, *Goldius*.

Фауна в позднефранских образованиях по видовому составу значительно отличается от фауны нижележащих образований. Преобладающими в количественном и видовом отношении в позднефранских отложениях являются брахиоподы. Среди них появляются новые виды, характерные для позднефранских образований, — *Theodossia katavensis* Nal., *Th. evlanensis* Nal., *Th. livnensis* Nal. Значительно реже встречаются криноидеи, гастроподы и остракоды. Единичными находками отмечаются табуляты, пелециподы, гониатиты и филлоподы.

Фауна позднефранских отложений немногочисленна, остатки ее рассеяны в породах. Брахиоподы располагаются обычно брюшными створками вверх. Встречаются раковины брахиопод с искривленными макушками (мелкие *Theodossia*). Это свидетельствует о тесном примыкании ареа к месту прикрепления. Легкие формы — *Chonetes*, *Streptorhynchus* и остракоды встречаются часто в виде отдельных створок, криноидеи — только в виде члеников и обломков стеблей. Все это свидетельствует о том, что здесь мы имеем дело с танатоценозом и что в момент отложения осадков имело место движение воды.

Состав фауны, встреченной в основании верхнефранских отложений на северо-западе Татарии у дд. Аракчино, Янга-Аул, указывает, что осадконакопление в начале позднефранского времени шло в полузамкнутом сильно опресненном бассейне, где жила специфическая фауна лингул, редких краний, пелеципод и эстерий.

К концу позднефранского времени на северо-западе Татарии устанавливаются условия открытого моря, происходит осаждение в основном карбонатных осадков, среди которых преобладают известковистые. Из фауны на этом дне селятся брахиоподы семейства Spiriferidae — *Theodossia evlanensis* Nal., *Th. livnensis* Nal., пелециподы и гастроподы. Фауна эта мелкорослая и имеет угнетенный облик, что вызвано повышенной соленостью вод на этом участке. Об этом свидетельствуют прослой доломитов и включения ангидрита среди известняков верхней части позднефранских образований.

На большей части территории юго-восточной Татарии и прилегающих районов Удмуртской и Куйбышевской областей (за исключением района дд. Шугурово, Алтунино, где шло осаждение доломитов и ангидритов) открытое море было с начала позднефранского времени. На дне его селилась сравнительно богатая фауна брахиопод — *Productella murchisonianus* Kon., *Hypothyridina* sp., *Pugnoides triaequalis* Goss., *Cyrtospirifer markovskii* Nal., *C. cf. seorsus* Mark., *Pyramidalia simplex* Phill., *Theodossia cf. katavensis* Nal., и, изредка, аулопор и криноидей.

Таким образом, во второй половине позднефранского времени (а на юго-востоке с самого начала) большая часть территории Татарии представляла сублиторальную зону открытого моря с нормальной соленостью вод, подвижной водной средой и уплотненным известково-глинистым дном. Лишь временами в связи с кратковременными отступлениями берега фации открытого моря сменялись (дд. Янга-Аул, Васильевка, Тукмак) более мелководными фациями с малоподвижной, возможно несколько опресненной водной средой и более мягким глинистым дном, на котором селился совершенно иной биоценоз — *Lingula*, *Liorhynchus*, *Ostracoda*.

Таким образом, смена экологических обстановок в девонское время на территории Татарии тесно связана с особенностями этапов геологической истории этого участка Русской платформы. Состав фаунистических комплексов живетских и франских отложений Татарии свидетельствует о накоплении этих осадков в условиях эпиконтинентального морского бассейна. До кыновского времени море это омывало островную сушу, что подтверждается отсутствием местами осадков живетского и

пашийского времени и постепенной сменой условий открытого моря условиями опресненных побережных водоемов.

Наиболее мелководным это море было в момент отложения пашийских осадков, в которых встречаются в большом количестве растительные остатки и эвригалинная фауна лингулид и эстерий.

Характерным для девонского бассейна территории Татарии является миграция фации типа доманика, начиная с раннеживетского времени, что вело к миграции изменившейся во времени, но все же специфической фауны, связанной с этой обстановкой.

ЛИТЕРАТУРА

- Антропов И. А. О находках *Nematopora* и других мшанок в девоне Востока Русской платформы. Докл. АН СССР, т. 91, № 3, 1953.
- Антропов И. А. Об остатках *Cupressocrinus* и их стратиграфическом значении в девоне Волго-Уральской нефтеносной области. Изв. Каз. филиала АН СССР, сер. геол., № 2, 1954.
- Батанова Г. П. Стратиграфия франских отложений в Татарской АССР. Докл. АН СССР, т. 89, № 1, 1953.
- Батанова Г. П. Лингулиды девонских отложений центральной части Волго-Уральской области. Изв. Казанского филиала АН СССР, сер. геол., № 5, 1955.
- Геккер Р. Ф. Жизнь в девонском море. Изд. Палеонт. музея АН СССР, 1935а.
- Геккер Р. Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IV, 1935б.
- Геккер Р. Ф. Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. Изв. АН СССР, сер. геол., № 4, 1954.
- Егорова Л. Н. Новые данные по распределению остракод в отложениях живетского яруса. Докл. АН СССР, т. 94, № 3, 1954.
- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева моря и Белого моря. Тр. Плавуч. мор. научного ин-та. т. II, вып. 4, 1927.
- Миропольская Г. Л. Новые данные о литологии пашийской свиты на Востоке Татарии. Докл. АН СССР, т. 98, № 3, 1954.
- Рождественская А. А. О верхней границе живетского яруса в Западной Башкирии по фауне остракод. Докл. АН СССР, т. 99, № 3, 1954.
- Страхов Н. Г. Железородные фации и их аналоги в истории Земли. Тр. ин-та геологических наук АН СССР, вып. 73, 1947.
- Эллерн С. С. и Иванов Е. Е. Палеофаунистическая характеристика девонских отложений Татарской АССР. Уч. зап. КГУ, т. 114, кн. 7, геология, 1954.
-

Г. И. ДЕМБСКАЯ

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПЛОЩАДНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
БИОФАЦИАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ
В НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ ГОРИЗОНТАХ
ВОРКУТСКОЙ СВИТЫ
(НИЖНЯЯ ПЕРМЬ ПЕЧОРСКОГО БАССЕЙНА)**

В 1937 г. К. Г. Войновский-Кригер и В. В. Погоревич, изучая фаунистические комплексы воркутской свиты по материалу Воркутского каменноугольного месторождения, установили ряд фаунистических (и частью флористических) горизонтов и зон, позволивших впервые с достаточной уверенностью производить корреляцию удаленных друг от друга разрезов.

На основе биофациальных данных воркутская свита была разделена на две подсвиты — нижнюю и верхнюю и, кроме того, на несколько мелких единиц — пакетов, из которых каждый характеризовался определенным фаунистическим комплексом.

С открытием новых угольных месторождений ряд фаунистических горизонтов и зон оказалось возможным проследить на значительной (в настоящее время около 1000 км²) площади. Таким образом, разрезы месторождений, открытых позднее, удалось с полной достоверностью увязать с эталонным воркутским разрезом и создать общую стратиграфическую схему воркутской свиты северо-восточной части Печорского бассейна. Первоначальная схема за прошедший период уточнялась и дополнялась, не претерпевая, однако, принципиальных изменений.

В настоящее время воркутская свита делится на 14 пакетов, обозначенных заглавными буквами латинского алфавита в следующем порядке снизу вверх: T, S, R, P, O, N, M, L, K, J, H, G, F и E. Горизонт с фауной обозначается заглавной буквой того пакета, к которому он приурочен, с добавлением другой латинской буквы, например, Na, Mh, Ma, Pc, Oa и т. п.

Фаунистические горизонты, являющиеся весьма существенными, а в первые годы разведки единственными достоверными коррелятивными реперами, все последующие годы тщательно изучались на огромном фактическом материале из многих сотен буровых скважин (для отдельных горизонтов 200—400 точек).

Воркутская свита, как это установлено литологическими и палеонтологическими исследованиями, характеризуется пестрой сменой разнообразных фаций. Образование ее связано с периодическими морскими ингрессиями в обстановке равнинного рельефа предгорий Палеоурала.

Типичная палеогеографическая картина северо-восточной части Печорского бассейна в период образования воркутской свиты — более или менее обширная пресноводная или солоноватоводная лагуна, отделен-

ная баровой пересыпью от морского бассейна нормальной или (в верхней части свиты) пониженной солености.

Изучая биофации воркутской свиты, В. В. Погоревич разделил все имеющиеся наборы фаунистических комплексов на две большие фациальные группы.

1. Морские (от фаций моря нормальной солености до солоноватоводных лагунных фаций).

2. Пресноводные.

Морские фации характеризуются массовым распространением замковых брахиопод — *Productus (Waagenoconcha) sp. sp.*, *Productus (Lipoproductus) cora* Ogb., *Chonetes (Paeckelmannia) sp. sp.* и др. в комплексе с пелециподами *Modiolopsis sp. sp.*; *Aviculopecten mutabilis* Lich., *Pseudamusium sericeum* Verp. и др. и некоторых гастропод. Характерной особенностью лагунно-морских фаций является присутствие в комплексе фауны пелеципод угнетенного облика, например *Leda postinflata* sp. nov., *Pseudamusium ex gr. pussillum* Sloth.? и др., совместно с массовыми *Dentalium (?)* sp. и некоторыми мелкими гастроподами. Крайней в ряду лагунно-морских фаций, т. е. наиболее опресненной, является фация, характеризующаяся массовым развитием мелких *Lingula orientalis* Gol. и *L. credneri* Gein. при отсутствии других форм.

Пресноводные фации характеризуются комплексом пелеципод семейства Anthracosiidae совместно с филлоподами и остракодами.

В процессе определения фауны из буровых скважин с коррелятивными целями были замечены значительные различия в комплексе одного и того же горизонта в различных, удаленных друг от друга, площадях разведки.

Затруднения, возникающие при корреляции далеко отстоящих разрезов, вследствие изменений комплексов фауны в каждом горизонте, заставили исследовать закономерности этих изменений. С этой целью составлялись карты распределения биоценозов отдельных морских горизонтов на площади, с использованием всего имеющегося фактического материала по каждому горизонту.

В результате проделанной работы выявилось следующее.

1. Полное отсутствие в средней части воркутской свиты (пакеты Р-М) горизонтов, представленных на изученной площади только одной типично морской фацией.

2. Наличие горизонтов, включающих только лагунно-морские фации.

3. Наличие горизонтов на всей площади их распространения, представленных только крайней лагунной фацией с массовыми *Lingula orientalis* Gol. и *L. credneri* Gein.

4. Наличие переслаивания различных биофациальных комплексов (морских, лагунно-морских и пресноводных) в вертикальном разрезе одного горизонта на всем его протяжении, или хотя бы в отдельных участках площади.

Переслаивание проявляется во всех тех изученных горизонтах, которые и на площади их распространения представлены более чем одной фацией. Такое переслаивание иногда известно даже в небольшом вертикальном интервале (1—2 м), а отдельные, резко отличающиеся по составу фауны, слои в некоторых случаях имеют мощность 5—10 см. Обычно мощность их больше.

5. Типично морская фация всегда расположена в западной или северо-западной части изученной площади. Простираение отдельных фациальных зон во всех горизонтах однообразно и повторяет направление береговой линии, идущей в изученном районе с северо-востока на юго-запад.

Биоценозы одинакового фациального значения в различных горизонтах занимают различные, т. е. большие или меньшие площади, и гра-

ницы их распространения в разных, даже близких по положению в вертикальном разрезе горизонтах, не совпадают.

Остановимся на рассмотрении распределения фаций и их палеонтологической характеристике для двух наиболее типичных горизонтов — горизонта Na (средняя часть пакета N) и горизонта Oh (граница пакетов O и N).

В северо-западном участке горизонт Na представлен песчаниками с многочисленными разрозненными члениками криноидей, массовыми *Chonetes (Paeckelmannia)* sp. и с незначительным количеством других брахиопод — *Neophricodothyris* sp. sp., *Rhynchopora* sp. sp., *Spirifer* sp. sp. и др., пелеципод — *Aviculopecten mutabilis* Lich., *Pseudamusium sericeum* Verp., *Astartella multicosata* sp. nov. и др., а также некоторых гастропод. Фауна носит следы пересортировки: створки раковин обычно разрознены, ориентировка разнообразна; преобладают скопления налегающих друг на друга створок. Однако возможность далекого переноса от места обитания для ведущих форм комплекса исключена.

Неизвестны следы окатанности раковин, исключительно редки их обломки, часто сохраняются тонкие, легко обламывающиеся части раковин (иглы на замочном крае *Chonetes*, ушки пектинид и т. п.). Чуждым биоценозу элементом могут являться только криноидеи, обычно присутствующие в виде разрозненных члеников или даже их обломков. Сохранность фауны хорошая, створки либо полностью сохранившиеся, либо частично выщелоченные. Встречаются внутренние ядра. Скульптурные ядра чрезвычайно редки.

В направлении к востоку и юго-востоку (Нижне-Сыръягинское месторождение и северная часть Воркутского) комплекс горизонта характеризуется иными количественными соотношениями перечисленных форм — уменьшаются в количестве *Chonetes (Paeckelmannia)* sp., увеличивается количество *Neophricodothyris* sp. и пелеципод, в частности *Astartella multicosata* sp. nov. Таким образом, переход к следующей фации происходит постепенно.

Далее на юго-восток биоценоз меняется. В южной части Воркутского и в Юньягинском месторождении (юго-восточное направление) господствующей формой в комплексе горизонта Na является *Astartella multicosata* sp. nov. вместе с многочисленными пелециподами — *Allorisma altirostratum* Meck et Hayd., *Pinna* sp. sp., *Leda sinuata* sp. nov., *Leda postinflata* sp. nov., *Pleuromya* sp. sp. и др. немногочисленных гастропод и *Dentalium* (?) sp. Из брахиопод присутствуют: *Rhynchopora* cf. *geinitziana* Verp., некоторые другие ринхонеллиды, *Lingula arctica* Milor. и *Orbiculoidea* sp. sp. Исключительно редко попадаются отдельные створки *Chonetes (Paeckelmannia)* sp. Вмещающая порода — алевролит. Сохранность — исключительно скульптурные ядра. Следы переноса основных форм комплекса отсутствуют. Нередки находки *Astartella*, *Allorisma*, *Pinna* и других пелеципод в прижизненном положении, створки раковин сомкнуты. Отдельные виды представлены особями разнообразного возраста — от самых молодых до вполне зрелых. Для ряда форм с несомненностью установлена одновременная гибель на месте обитания.

В нескольких точках южной части Воркутского месторождения горизонт Na представлен лагунной фацией с многочисленными *Dentalium* (?) sp. в сопровождении мелких угнетенного облика пелеципод — *Leda postinflata* sp. nov., *Pseudamusium* ex gr. *pusillum* Sloth (?), *Nucula* sp. sp., *Nuculopsis convexa* sp. nov. и др. и некоторых мелких гастропод. Вмещающая порода — аргиллит.

В разрезе горизонт включает две (а в отдельных участках и более) налегающие друг на друга фации. В кровле хонетесовой и, отчасти, астартеллевой фации размещается слой аргиллита с весьма своеобраз-

ным фаунистическим комплексом. Ведущее место в этом комплексе принадлежит *Schizodus* cf. *wheeleri* Swal., своеобразным *Pleuromya* и оригинальным проблематикам, именуемым нами «Problematica Na» (мелким тельцам неизвестного происхождения).

Кроме перечисленных форм, встречаются и другие пелециподы: мелкие, угнетенного облика *Leda postinflata* sp. nov., своеобразные мелкие *Aviculopecten*, *Nucula* cf. *ufimskiana* Krot., *Modiola* (?) *occidentalis* sp. nov. и др.

Фация эта чрезвычайно своеобразна и тождественного комплекса в разрезе воркутской свиты до настоящего времени не обнаружено.

В кровле денталиевой лагунно-морской фации в южной части Воркутского месторождения лежит слой углистого аргиллита с *Lingula orientalis* Gol. без примеси других форм. Не исключена возможность постепенного перехода северо-западной фации со *Schizodus wheeleri* Swal. в юго-восточную с *Lingula orientalis* Gol. Однако недостаточность материала вынуждает отложить решение этого вопроса на будущее. В отдельных участках известны прослой лагунных фаций в почве хонетесовой и астартеллевой фаций.

Аналогичная картина наблюдается и в горизонте Oh, в котором близкая к типично морской фация с крупными *Schizodus* sp., *Leda sinuata* sp. nov. и др. расположена на северо-западе; на юго-восток от нее расположена лагунная фация с *Dentalium* и мелкими пелециподами; крайней юго-восточной фацией является фация с *Lingula orientalis* Gol., протягивающаяся от Усинского через южную часть Воркутского и Юньягинского на Верхне-Сыръягинское месторождение, т. е. с юго-запада на северо-восток.

Изучение ряда других горизонтов средней части воркутской свиты показало, что если морской горизонт имеет в своем составе фацию с *Lingula orientalis* Gol. без примеси других форм, то эта фация распределяется по южной и восточной окраинам площади распространения горизонта.

Кажущимся исключением из этого правила представляется горизонт Оа (пакет О).

В северо-западном участке (средняя часть Воргашорского месторождения) горизонт Оа представлен типично лагунной фацией с *Lingula orientalis* Gol. без примеси других форм. Здесь же в отдельных участках обнаружено исключительно редко наблюдаемое в воркутской свите явление смещения *Lingula orientalis* Gol. либо с пелециподами семейства Anthracosiidae (в одном напластовании, т. е. на одной поверхности слоя), либо с мелкими, угнетенного облика, морскими формами (также в одном напластовании).

В юго-восточном направлении полосой, простирающейся с юго-запада на северо-восток от Усинского месторождения через Воркутское и Юньягинское к Нижне-Сыръягинскому, располагается фация с комплексом, в котором доминируют крупные пелециподы — *Leda sinuata* sp. nov. *Thracia* (?) *undata* sp. nov., некоторые *Pleuromya*, *Pinna* и т. д., присутствуют различные гастроподы и в небольшом количестве брахиоподы — *Canocrinella* sp. (cf. *canocrini* Verp.?), *Chonetes* (*Paeckelmannia*) sp. и др. Усиление морских элементов фауны резко выражено в юго-западном направлении, а именно на западе и севере Усинского месторождения.

В наиболее восточном — Верхне-Сыръягинском месторождении горизонт Оа представлен типично лагунной фацией с *Lingula orientalis* Gol. без примеси других форм.

Такое распределение биофаций, по нашим представлениям, не противоречит общим закономерностям распределения их в морских горизонтах, но обусловлено значительными изменениями в конфигурации береговой линии. В период образования горизонта Оа Воргашорский

участок оказался приподнятым над уровнем моря и сообщение Воркутской лагуны с морским бассейном происходило в районе нынешнего Усинского месторождения. В Верхне-Сыръягинском месторождении проявляется краевая (юго-восточная) лагунная фация.

Горизонты, на всем своем протяжении включающие только одну фацию с *Lingula orientalis* G o l. без примеси других форм, обычно занимают сравнительно небольшие площади и являются остатками локализованных лагун.

Примером такого горизонта может служить горизонт Nb (пакет N), известный в южной части Воркутского и в северной части Усинского месторождений, и отсутствующий на всей остальной разведанной площади.

В. В. ПОГОРЕВИЧ

СОХРАННОСТЬ РАКОВИН ПЕЛЕЦИПОД В ВОРКУТСКОЙ СВИТЕ ПЕЧОРСКОГО БАСЕЙНА И ФАКТОРЫ ДИАГЕНЕЗА

При проведении работ по определению и детальному изучению фауны воркутской свиты постоянно приходится учитывать большую ограничивающую роль состояния сохранности остатков фауны.

Обширный фактический материал, накопленный в крупнейшем промышленном районе Северо-Востока Печорского бассейна — Воркутском, позволяет обобщить наблюдения над характером сохранности погретенных раковин и попытаться выяснить условия возникновения разных форм сохранности. Этому особенно способствует фациальное разнообразие вмещающих осадков.

Угленосная терригенная воркутская свита кунгурского возраста в отличие от подстилающей артинской юнъягинской свиты, образовавшейся в условиях открытого моря, формировалась в условиях полузамкнутых лагун. Характерно отчетливое циклическое строение толщи, геотектонически обусловленное ритмическими колебательными движениями при общем погружении. Этим определяется разнообразие и повторяемость фациальных условий, указывающих на лагунное осадконакопление — от наземных (угли) до морских фаций (слой с морской фауной). Важнейшей особенностью его водного режима были колебания солености (от нормально морской и солоноватоводной до пресноводной среды). Это установлено по нахождению в определенной последовательности в разрезе экологически различных групп фауны: морской, солоноватоводной и пресноводной.

Морские осадки имеются только в нижней подсвите, преобладая в низах и постепенно уменьшаясь кверху. В верхней подсвите остаются только пресноводные осадки, чередующиеся в нижней подсвите с морскими и солоноватоводными (1948).

Такой состав отложений дает возможность наблюдать характер сохранения раковин, заключенных в фациально различных литифицированных осадках разного гранулометрического состава.

Фауна воркутской свиты довольно разнообразна. В нижней подсвите многочисленны пелециподы, брахиоподы, нередко гастроподы, филлоподы, остракоды, мшанки, криноидеи, скафоподы; редки корненожки, насекомые, рыбы и др. В верхней подсвите остаются только пресноводные пелециподы, филлоподы, насекомые, рыбы, остракоды. Вся свита богата остатками флоры.

Господствующей группой являются пелециподы, составляющие главную часть материала и представленные наиболее разнообразными экологически группами: морскими, солоноватоводными и пресноводными. Поэтому именно пелециподы представляют основной объект

наблюдений; среди них особенно важны пресноводные антракозиды (относящиеся к родам *Anthraconauta*, *Anthraconata*, *Sincmya* gen. nov. по *Palaeonodonta*, *Palaeomutela*, *Concinnella* gen. nov. и др.), дающие наиболее полные данные для решения вопроса о происхождении наблюдаемых типов сохранности раковин.

Для всей серии местных пермских осадков характерно неполное сохранение вещества раковин. Последнее лучше сохранялось в осадках морской юньягинской свиты и в самых нижних пакетах воркутской свиты, где преобладали морские условия осадкообразования; представители пресноводной антракозидовой фауны здесь только появляются и у них также лучше сохраняется раковинное вещество.

В зонах массового распространения антракозид, начиная от средних пакетов воркутской свиты, сохранение невыщелоченных створок становится большой редкостью. Здесь подавляющая масса находок представляет почти полностью выщелоченные остатки створок.

Часто сохраняются остатки рогового слоя раковин антракозид в виде тонких пленок на ядрах и плоских отпечатках, которые иногда вовсе лишены и этих следов раковинного вещества. Последняя черта в особенности характерна для остатков морских пелеципод, выщелоченные экземпляры которых изредка несут лишь слабые «примазки» рогового вещества.

Другой крупнейший фактор состояния сохранности раковин — их посмертная деформация, и в этом отношении воркутские антракозиды оказались одной из наиболее «пострадавших» групп местной фауны (наряду с филоподами).

Если морские пелециподы представлены ядрами, нередко не утратившими первичный рельеф, чаще встречаясь в более грубых осадках, то антракозиды, находимые почти исключительно в тонких глинистых осадках, как правило, несут следы самой резкой деформации раздавливания. Обычный тип их сохранения — плоские отпечатки на плоскостях наслоения без вещественных ядер, или ядра, мало отличающиеся от плоских отпечатков, представляющие тонкие почти плоские линзы вещества субстрата, выполняющего внутреннюю полость раковин или створок.

Только благодаря редким отклонениям от такого преобладающего типа сохранения все же представляется изредка возможность наблюдать строение раковин в менее поврежденном виде.

Морские пелециподы и в тонких осадках не показывают такой степени сплющивания.

Изучение многих деталей строения раковин в столь плохом состоянии сохранности вообще доступно только благодаря одной существенной и постоянной особенности: искажение внешних очертаний в общем незначительно, и поверхности ядер и отпечатков всегда несут отчетливые позитивные следы внешней скульптуры.

Такой основной характер состояния сохранности раковин пелеципод в воркутской свите в общем аспекте и в различных вариациях свойственен и всем другим местным группам ископаемых, разумеется, с их особой спецификой, связанной с составом их вещества.

Уже в начальной стадии изучения местной фауны состояние сохранности раковин ощутительно сказывалось на практическом использовании получаемых результатов в целях разведочной корреляции. Если типичные и достаточно полные экземпляры определяются сравнительно легко, то в большой массе фрагментарного и деформированного материала разобраться значительно труднее; весьма большая доля определений не уточняется более чем со знаками *cf.*, *ex gr.*, *sp. indet.*, с вопросами, а в иных случаях — не более точно, чем в порядке отнесения к целой группе, например к антракозидам. Трудность выяснения систематического положения некоторых форм и даже групп связана

именно с неудовлетворительной сохранностью материала, так как решающий признак — устройство замка, по условиям сохранности остается часто не выясненным.

Среди местных антракозид существует целая группа форм не определившегося еще таксономического значения, по общему габитусу обычно относимых условно к палеомутелам, так называемого «индифферентного» очертания, вследствие большого внешнего сближения. На деформированном материале до настоящего времени эту группу не удавалось расчленить из-за «смазывания» мелких признаков, хотя нет сомнения, что она включает разные формы. Эти пелециподы прекрасно демонстрируют возникновение «деформационной псевдоконвергенции», доказанные примеры которой приводит Л. Л. Халфин в работе по пелециподам Кузбасса (1950), обозначая ее термином «посмертная конвергенция». Он описывает аналогичные трудности с изучением фауны в Кузбассе, связанные с плохим состоянием сохранности раковин.

Эти примеры наглядно показывают огромную лимитирующую роль такого состояния сохранности раковин в выяснении их истинной природы, вызывая интерес к изучению этого явления.

Ближайшие причины такого характера сохранения раковин были известны давно: выщелачивание раковинного вещества погребенных раковин и их раздавливание в результате уплотнения вмещающей породы. Нетрудно заметить, что указание на эти причины ничего не выясняет в отношении сущности закономерностей, которые обуславливают наблюдаемое состояние сохранности раковин.

Таким образом, возникает вопрос о значении закономерностей диагенетического процесса в создании конечного вида сохранности раковин.

Правильное понимание значения сохранности раковин в практике палеонтологических работ показал Л. Л. Халфин (1950) в работе о пелециподах угленосных отложений Кузбасса. Из сообщения Халфина видно, что состояние сохранения пелеципод в Кузбассе вполне аналогично положению с ним в воркутской свите. В последней имеется, однако, ценное преимущество: возможность наблюдать характер сохранения раковин и других морских групп (и не только пелеципод) в разнообразных условиях одной серии осадков. Халфин отмечает следующие характерные черты сохранения раковин: а) «никогда не сохраняется вещество створок» (за редкими исключениями); б) ядра «всегда представляют собой скульптурные, а не внутренние ядра... и я не могу сейчас представить себе, какими причинами обусловлено такое состояние сохранения пелеципод Кузбасса». Рассматривая вопрос о «характере деформации» и вопрос о «природе деформирующей силы», Халфин констатирует как типичный случай «простое раздавливание» раковин без признаков влияния тектонических сил и различную степень этого сплющивания. Далее он приходит к выводу, что раздавливающее усилие, ориентированное нормально к наслоению, представляет простое «статическое давление позднее отложившихся пород».

Следующий вывод этого автора состоит в том, что «степень деформированности (расплющенности) раковин тем более, чем более тонким является состав вмещающей породы». Приведя не вызывающие сомнения примеры, автор далее делает заключение: «Эти эмпирические данные легко могут быть объяснены: очевидно, более тонкий материал подвергался впоследствии более сильному уплотнению под влиянием давления позднее отложившихся масс». Отсюда и большее или меньшее раздавливание раковин.

Из приведенных данных видно, что Халфин рассматривает явления, связанные с диагенезом осадков. Однако предлагаемое им толкование природы факторов деформации раковин нельзя признать убедительным.

Более того, ставя вопрос о природе появления данного состояния сохранности, он прямо указывает на непонятность одной его стороны — наличия только скульптурных, а не внутренних ядер раковин. Решая же вопрос о природе деформирующей силы, Халфин приходит к явно не точным выводам.

Известно, что главная стадия диагенеза осадка в основном заканчивается цементацией, закрепляющей и фиксирующей степень уплотнения осадка. Ясно, что в этом последнем состоянии действующее усилие вполне отвечает простому статическому давлению веса покрывающих осадков. Но оно уже не раздавливает зацементированную в породе раковину.

Следовательно, раздавливание происходит раньше, до литификации осадка, в состоянии его идущего диагенетического преобразования.

Поэтому для выяснения причин и условий деформации следует установить характер этого состояния осадка и природу сил, действующих в этом состоянии.

Известно, что наибольшую объемную усадку в процессе диагенеза показывают наиболее тонкие глинистые осадки, — именно тот субстрат, который свойственен среде обитания пресноводных пелеципод. Объемное сокращение при диагенетическом уплотнении осадка тем больше, чем тоньше осадок, как правильно отметил Л. Л. Халфин.

Причина известна: водопоглощающая способность осадка увеличивается с возрастающей тонкостью его частиц.

Усадка аргиллитов, видимо, весьма значительна. Например, для алевролитов наши подсчеты в нескольких конкретных случаях (Войновский-Кригер и Погоревич, 1947) дают сокращение объема некоторых воркутских алевролитов на 30—50%; в действительности эта цифра, вероятно, больше, так как невозможно учесть ту усадку, которая могла не влиять заметно на деформацию образцов.

Усадка аргиллитов, понятно, должна намного превосходить подобную усадку алевролитов.

Минеральные частицы в твердой фазе занимали только часть объема первичного осадка. Остальную объемную часть первичного осадка составляла вода, и самый процесс уплотнения обусловлен дегидратацией осадка.

Нетрудно представить себе, каково было первичное состояние илстого осадка и какие изменения вызывало его обезвоживание.

Ясна весьма большая первичная подвижность такого ила, насыщенного водой. В зависимости от тонкости зерна этот ил должен был находиться первоначально в состоянии, близком к взвешенному, — в текущем состоянии.

Позже, в ходе диагенетического обезвоживания, должно было происходить его постепенное отвердевание с возрастанием вязкости, — в полной гамме переходов от текучего состояния до почти полностью обезвоженного, сильно уплотненного, причем, текучая и, позже, пластичная подвижность ила постепенно ослаблялась, но не утрачивалась до литификации. Именно эта подвижность является самым существенным качеством такого состояния ила. В таком состоянии не могло действовать простое статическое давление веса налегающих масс (как это нередко считается).

На самом деле незатвердевший подвижный ил должен подчиняться всестороннему гидростатическому давлению.

Следует напомнить, что любое гидростатическое или статическое давление не может дать раздавливающий эффект без свободного объема.

В результате обезвоживания в самом осадке появляется свободный объем, но пока сохраняется достаточная подвижность вещества осадка действующее гидростатическое давление не может раздавливать вклю-

ченные в этот осадок раковины, если они были целы. Соппротивление жесткой раковины может еще преодолевать раздавливающие усилия, пока подвижные частицы ила еще способны к обтеканию раковины, стремясь во время усадки породы заполнить под действием гидростатического давления всякий освобождающийся объем и восстановить равновесие среды.

Теперь следует выяснить, когда наступает такое состояние субстрата, при котором возможно раздавливание раковины, и чем оно обусловлено.

Отметим прежде всего, что первичная оводненность ила и скорость его обезвоживания должны быть различны в разной водной среде — кислотной пресноводной (богатой гуминовыми кислотами в обстановке торфообразования) и богатой электролитами морской водной среде.

Известно, что соленая морская водная среда сильно ускоряет процесс осаждения глинистого осадка. Морские илы, вероятно, значительно скорее теряют состояние высокой подвижности, так как, видимо, они были менее гидратированы с самого начала.

Поэтому общая их усадка должна быть гораздо меньше усадки пресноводных илов. Можно думать, что это является одной из главных причин заметно меньшего сплющивания раковин морских и солоновато-водных пеллеципод. Во всяком случае различная длительность текучего и пластического состояния морских и пресноводных илов должна иметь сильное влияние на характер деформаций, который действительно различен у раковин морских и пресноводных групп местной фауны.

С увеличением плотности осадка возрастает его вязкость и постепенно теряется подвижность. Внешнее давление проявляется прежде всего в качестве ориентирующего направление сплющивания, но не решающего фактора, пока субстрат еще подчиняется законам гидростатического давления. (Вывод Халфина о том, что расположение самих раковин в плоскостях наслоения обязано ориентирующему действию статического давления неточен. В условиях полно действующего гидростатического давления ориентирующее значение могли иметь только собственный вес и форма раковин.

Вследствие сильного уменьшения подвижности осадка, по мере увеличения его уплотненности и вязкости, сильно возрастает сцепление его частиц. Их способность к обтеканию раковин уменьшается, возникает сильное внутреннее напряжение.

Именно это напряжение и является решающим фактором деформации раковин. На некотором уровне уплотнения и вязкости сила трения настолько сокращает текучесть осадка, что создается перевес над жестким сопротивлением раковины. При дальнейшем диагенетическом сокращении объема осадка последний увлекает, прихватывает жесткую створку, которая подвергается деформации в виде изломов с смещениями, часто искажающими первичные очертания.

Наиболее важное следствие, вытекающее отсюда, состоит в том, что природа деформирующей силы не лежит вне осадка. Она обусловлена взаимодействием давления, состояния осадка (особенно возрастания сил сцепления частиц) и сопротивляемости раковины, следовательно, не только внешними (давление), но и внутренними факторами, присущими качественно изменяющемуся состоянию субстрата и самой раковины.

По мере уплотнения осадка и ослабления его подвижности, вероятно, возрастает деформирующая способность и внешнего давления.

Однако в поздних стадиях уплотнения, когда основное сокращение объема породы и вместе с ним деформация раковины уже произошли, внешнее давление, по-видимому, уже не имеет заметного деформирующего значения и совсем утрачивает его после литификации.

Таков общий механизм условий деформации захороненных раковин и природа действующих здесь сил, как это представляется в свете изучения фактического материала.

В этом состоит, однако, только часть общих условий возникновения конечных форм состояния сохранности раковины, так как пока рассматривались только условия деформации раковин, не утративших раковинное вещество. Столь же важным в этих общих условиях является характер выщелачивания раковин.

Выщелачивание (растворение) известкового вещества раковин вообще происходит не всегда. Мы встречаем и полно, и слабо, и вовсе не выщелоченные раковины. Это зависит от различного химизма как водной среды, так и субстрата, включающего раковины, и водных растворов, циркулирующих в этом субстрате. Водная среда, включая и водные растворы субстрата, может быть щелочной, богатой электролитами, как, например, морская, и может быть кислотной с сильной растворяющей активностью, например богатой CO_2 и органическими кислотами в пресноводной обстановке торфообразования (характерной для условий углеобразования в воркутской свите). Она может характеризоваться самыми различными комбинациями химизма между этими крайними состояниями. Например, кислотность пресноводной среды может быть очень слабой. Субстрат может содержать много извести, нейтрализующей кислотность среды, или может совсем не иметь ее и т. д.

Не требует пояснения, что именно от этих общих условий зависит возможность выщелачивания известковой раковины и его интенсивность.

Фактические данные для воркутской свиты отчетливо демонстрируют разные отношения захороненных раковин к различным условиям водной среды. В нижних толщах, образовавшихся в условиях преимущественно морского режима, наблюдается заметно более слабое выщелачивание раковин, чем в средних толщах, отложившихся в пресноводных условиях, в которых слои с морской и солоновато-водной фауной тонки и редки; здесь наблюдается самое сильное и полное выщелачивание раковин.

Кроме этих внешних условий выщелачивания известкового вещества раковины, следует учитывать отношение самой раковины к действию внешних факторов выщелачивания.

Оно складывается из органической сопротивляемости раковин растворяющему действию химизма среды и доступности раковины воздействию на нее этой среды.

Понятно, что на раковину химизм среды одинаково действовал (поскольку он сохранился) и в прижизненном, и в посмертном состоянии. Однако растворения раковин живых моллюсков не происходило, так как известно, что организм моллюска адаптивно выработал защитные приспособления (Борисяк, 1899). Наружной защитой является внешний роговой слой вещества раковин пелеципод. Мягкое тело моллюска защищает известковые слои раковинного вещества изнутри.

Известковистые слои раковины, следовательно, были недоступны в прижизненном состоянии действию химизма водной среды. Следует особо подчеркнуть, что защитная внешняя роговая оболочка пресноводных пелеципод, как известно, гораздо мощнее, чем у морских пелеципод, именно ввиду большого усиления растворяющего действия химизма пресных вод.

В посмертном состоянии одна из защит раковины исчезает: после удаления мягкого тела животного внутренние известковые слои раковинного вещества становятся доступны действию химизма среды — водных растворов субстрата, в котором захоронена раковина. Поэтому может происходить непосредственное выщелачивание внутренних из-

вестковых слоев раковины, зависящее в этом случае только от химизма среды.

Растворение раковинной извести может идти замедленно (его может и вовсе не быть), с большим запаздыванием относительно хода диагенетического уплотнения осадка. В этом случае жесткая сопротивляемость раковины раздавливанию должна сохраняться длительное время, причем величина сопротивляемости тем больше, чем толще створка раковины и сложнее ее скульптурный рельеф; в результате деформация раковин иногда не происходит.

Противоположный случай раннего выщелачивания раковин, в первичных стадиях диагенеза, рисуется иначе.

В условиях повышенной кислотности среды известковое вещество раковины должно растворяться весьма быстро; всякие замедления могут быть связаны только с изменениями химизма среды. Но в общем случае раннего выщелачивания (это характерно именно для пресноводных антракозид) разъедание раковинной извести должно опережать диагенетическое уплотнение и усадку субстрата. Очевидно, к началу заметной усадки и увеличивающейся плотности субстрата от раковинного вещества остается только устойчивая наружная роговая оболочка и, может быть, некоторые остатки известкового вещества (в зависимости от интенсивности выщелачивания), особенно в утолщенных частях раковины, например, на замочной площадке створок.

Эта оболочка эластична и должна поддаваться деформациям без заметного сопротивления. Изломов не будет, характерно сморщивание выпуклости рельефа, либо плавная деформация без следов нарушений целостности створки. Никаких сильных боковых смещений створки, а значит, и заметных искажений в очертаниях не будет, так как при сплющивании контур створки будет проектироваться нормально к горизонтальной плоскости, если створка уже лежала в этой плоскости.

Именно это и наблюдается в действительности в большинстве случаев на характере сохранности воркутских антракозид, полностью или частично сплюснутых, с остатками пленок рогового вещества или вовсе без него.

Кроме этих основных форм соотношений качественного состояния осадка, диагенетически изменяющегося, и характера выщелачивания раковин, обусловленного химизмом среды, возможны различные комбинации, которые мы и наблюдаем в действительности.

Но это не представляет еще полной картины процесса.

Необходимо выяснить, почему сохраняются и, как правило, весьма четко на отпечатках и ядрах раковин даже при полном удалении раковинного вещества скульптурные детали внешнего первичного строения.

Частично это уже выяснено выше, так как показано, что наиболее долго сохраняется внешний слой раковины, несущий и защищающий скульптурные элементы створки.

Напомним, что илестый субстрат наиболее длительно сохраняет текучую и позже пластичную подвижность и подчиняется законам гидростатического давления.

В начальной стадии захоронения раковины этот субстрат пластически выполнил все полости раковины, освобожденные после утраты мягкого тела моллюска. Это выполнение образовывало внутреннее ядро раковины или створки, которые, таким образом, облекались субстратом со всех сторон.

При диагенетическом уплотнении илестой породы ее подвижность сокращалась, но не исчезала полностью до окончательного затвердения (цементации). Поверхность породы, облекавшей створку, негативно воспроизводила детали рельефа — внешнего, с его скульптурой, и внут-

ренного, с его деталями строения — мускульными впечатлениями, зрительным аппаратом и пр.

В течение всего периода выщелачивания детали наружного отпечатка сохранялись без изменений благодаря устойчивости рогового слоя, закрепляясь при уплотнении породы. Деформация сплющивания нарушала наиболее крупные элементы рельефа — общую вздутость, киль. Нет сомнения, что мелкие детали — скульптурные, должны были сильнее сопротивляться раздавливанию и тем больше, чем мельче в резке они были, аналогично гофрированному железу. Следовательно, именно они должны сохраняться в конечном результате лучше всего.

Наблюдения на фактическом материале не только подтверждают это, но и показывают, что в ряде случаев даже при полном выщелачивании и сплющивании самые мелкие детали скульптуры — струйчатость, мелкая ребристость, не показывают заметной разницы по сравнению с невыщелоченными экземплярами.

Но сущность дела состоит не в одном только сохранении деталей внешней скульптуры роговым слоем и негативного отпечатка их — породой. Следует выяснить, что происходит с негативным отпечатком внутренней поверхности створки на ядре.

Во всем воркутском материале никогда не было встречено «настоящих» внутренних ядер — только с негативным отпечатком внутренней поверхности и отсутствием отпечатка наружной, скульптурированной поверхности, при отсутствии выщелоченной раковины и при сохранении сплошности в породе. В этом смысле все имеющиеся ядра являются «скульптурными», а не «внутренними»¹.

Все известные случаи сохранения внутренних ядер только с отпечатком рельефа внутренней поверхности створки всегда объясняются сохранением невыщелоченной створки или последиагенетическим выщелачиванием створок в цементированной породе; в последнем случае всегда остается свободная полость в жесткой породе, не способной восстановить сплошность (вероятно, за исключением случаев сильных тектонических напряжений).

Этот весьма важный факт помогает выяснить, в каких вообще случаях внутренний отпечаток исчезает.

Если внутренний отпечаток теряет защиту со стороны створки (в результате ее выщелачивания) от действия деформирующей силы до литификации, в еще подвижном состоянии субстрата, то ядро, не имея достаточного собственного сопротивления деформации вследствие пластического состояния, постепенно утрачивает рельеф первичного внутреннего слепка.

Устойчивость наружного отпечатка всегда больше, так как сохраняется его защита — роговой слой — во всяком случае дольше, чем защита внутреннего слепка — известковые слои раковинного вещества; если роговой слой исчезает, то последним.

По мере выщелачивания внутренних известковых слоев освобождается постепенно объем, занимаемый ими. Совершенно неизбежно этот объем под действием гидростатического давления пластично заполняется прилегающей породой ядра, еще подвижной. Поэтому внутреннее ядро в состоянии высокой подвижности частиц не может сохранять отпечатка внутренней поверхности створки.

Эта поверхность постепенно разъедается и внутреннее ядро непрерывно воспроизводит меняющийся рельеф внутренней поверхности

¹ Необходимо себе ясно представить, что на «скульптурные» и «внутренние» ядра разделение совершенно условно, так как все ядра являются внутренними; под указанными выше терминами следует понимать внутренние ядра, сохранившие отпечаток внутренней поверхности, и внутренние ядра, скульптурированные позитивным воспроизведением отпечатка внешней поверхности створки.

створок (возможны, впрочем, частичные уклонения при большой плотности породы).

Этот процесс в общем случае (характерный для воркутских антракозид) заканчивается на достижении ядром внутренней поверхности роговой пленки внешнего слоя раковины и, следовательно, на конечном воспроизведении ее рельефа. Последний отвечает внешнему скульптурному рельефу раковины. Он может изменяться дальше только в случае диагенетической деформации путем сплющивания, обязанной общей усадке породы.

Так как раковины антракозид выщелачивались весьма рано, то надо думать, что именно поэтому сплющивание их ядер было наибольшим. Наиболее крупный элемент рельефа — общая выпуклость, утрачивался более всего, грубые складки — меньше, а тонкие детали, для сохранения которых уже имела значение сопротивляемость оставшегося хитина, усиленная тонкой скульптурной гофрировкой, имели наибольшую возможность лучшего сохранения.

В этом заключается механизм сохранения элементов внешнего рельефа, позитивно отпечатавшихся на внутреннем ядре.

Сохранение или исчезновение роговой пленки не может уже существенно повлиять на дальнейшее искажение отпечатка вследствие ее ничтожной толщины.

После исчезновения хитина остается некоторая поверхность раздела внутри сплошной породы, воспроизводящая отпечатавшийся рельеф, и ее дальнейшее искажение целиком подчинено только одной усадке породы, так как все прочие факторы ее деформации исчезли. При расколе породы эта поверхность, точнее — две сходящиеся поверхности, обычно легко обнажаются, вероятно, вследствие ослабленного сцепления частиц между ними.

Такова сущность процесса в целом.

Фактические материалы по пелециподам воркутской свиты подтверждают и обосновывают эту общую картину процесса, причем не известны случаи, которые не могут быть объяснены на этой основе.

Следует напомнить еще раз, что этот общий тип процесса можно развить во всем многообразии реально существовавших комбинаций различных условий. Ряд подтверждающих фактов дают некоторые наблюдения над характером сохранения раковин морских и солоноватоводных пелеципод.

В некоторых случаях следы действия некоторых факторов происшедшего процесса на раковинах морских пелеципод показывают особенностями, вполне объяснимые на основе выясненных здесь условий.

У морских пелеципод точно так же все ядра раковин — скульптурированные, но имеются отклонения от этого общего положения. Так, следы рогового слоя встречаются значительно реже и слабее. Это должно быть связано с большей тонкостью рогового слоя, так как морские формы менее нуждались в сильном прикрытии в связи с иным химизмом среды. Это сказывается на случаях некоторого сглаживания воспроизведенной внешней скульптуры. Деформации слабее по причине другого химизма, вызывавшего сильное запаздывание выщелачивания при слабой кислотности среды. Сама возможность коррозии морских раковин должна быть связана с изменениями химизма водных растворов субстрата при колебаниях солевого режима в лагунах. Поэтому выщелачивание должно было происходить в более поздних сравнительно с установленными для антракозид стадиях диагенеза субстрата. В результате вещество ядра могло иногда труднее поддаваться трансформации отпечатавшегося внутреннего рельефа, не говоря уже о внешнем. Доказательством этому является сохранение в некоторых случаях следов отпечатка наиболее резких элементов внутреннего рельефа на ядрах, в виде сильно сглаженных отпечатков замочного

аппарата нукулид или резкого переднего валика у модиолопсид (некоторые примеры такой формы сохранности отмечались Г. И. Дембской). Это должно зависеть от большей длительности выщелачивания утолщенных элементов створок; при некоторой проницаемости тонкого рогового слоя выщелачивание раковинной извести частично могло происходить через этот слой, вследствие чего возникали вмятия облегающей породы в соответственные впадины на ядре.

В результате этого получалось частичное совмещение на ядре более полно выраженных внешних скульптурных элементов и отдельных следов внутренних элементов рельефа. У раковин антракозид такие совмещения неизвестны.

Проявления происшедшего процесса, разумеется, не исчерпываются приведенными особенностями.

Таким образом, весь комплекс действующих в процессе диагенеза всдуших факторов и условий возникновения конечных (фиксированных в литофицированной породе) форм состояния сохранности раковин для условий образования воркутской свиты представляется достаточно определенным.

Он складывается из взаимодействия и соотношения в ходе диагенеза следующих факторов и условий: характера осадка и изменений его качественного состояния (от подвижного — до затвердевшего) в зависимости от величины гидратации; характера проявления деформирующих сил, связаных с гидростатическим давлением и возрастанием внутренних сил сцепления частиц в осадке; химизма среды и его изменений; сопротивляемости раковин деформирующим силам, зависящей от крепости самой раковины и характера ее выщелачивания, обусловленного различными стойкостью и отношением разных слоев раковинного вещества к химизму среды; соотношения времени выщелачивания, хода и степени дегидратационной усадки породы.

Здесь дана только общая схема условий и факторов, управляющих изменениями, которым подвергались захороненные в осадке раковины в процессе его диагенетического преобразования. Мы наблюдаем только конечный результат — ту или иную конкретную форму состояния сохранения раковины.

Действительность сложнее, в деталях она многообразнее, но все наблюдаемые формы сохранения находят объяснение в рамках указанных закономерностей. Например, здесь не рассматривались формы, образующиеся в результате замещения раковинного вещества во время диагенеза. В воркутской свите замещения раковин (пиритизация, сидеритизация) наблюдаются сравнительно редко и не показывают изменений отношения к факторам деформации.

Перекристаллизация раковинного вещества до цементизации возможна, но, по-видимому, не изменяет отношения к внешним факторам.

Происхождение наблюдаемых форм сохранности раковин рассматривалось здесь только в отношении одной группы организмов — пелеципод, главным образом антракозид, и преимущественно в илистых осадках, так как наибольшее разнообразие для наблюдений дает именно этот материал.

Попутные наблюдения все же показывают, что встречаемые формы сохранения всех органических остатков обусловлены этими же факторами диагенетического процесса; различия зависят от состава вещества этих остатков и его преобразования или сохранения при взаимодействии с внешней средой. В отношении условий сохранения растительных остатков некоторые существенные соображения выдвинул ранее А. Н. Криштофович (1947); наблюдения над характером сохранения флоры в воркутской свите являются подтверждающими.

Следует отметить, что мы не касались другой группы факторов, влияющих на создание конечных форм сохранности раковин — после-

диагенетических, поскольку их влияние в воркутской свите выражено весьма слабо и их происхождение очевидно.

После литификации осадка остаются возможными деформации тектонического происхождения, вызванные сжатием или растяжением пород, дизъюнктивными смещениями и метаморфизмом.

Вещество раковин, уцелевших в стадии диагенеза, иногда выщелачивается в цементированной породе и замещается другим, либо оставляет пустоту. Именно в этом случае можно наблюдать ядро с полностью сохранившимся отпечатком внутренней поверхности створки, позволяющим изучать ее строение на ядре. К сожалению, такие случаи в воркутской свите весьма редки.

Попытка выяснить условия возникновения различных форм сохранения ископаемых пеллеципод воркутской свиты была вызвана соображениями и практического порядка.

Имея реальные представления о характере изменений, которым подвергались ископаемые остатки со времени захоронения, оказывается возможным подойти с более надежными основаниями к изучению некоторых черт строения раковин, искаженных деформацией и выщелачиванием. В этом деле, кроме прямых признаков строения раковин, могут принести пользу и те косвенные указания, которые фиксированы не только на самом остатке раковины, но и во вмещающей породе. Понимание характера и степени изменений, которым подвергалась раковина, может помочь выяснению ее истинного строения.

ЛИТЕРАТУРА

Борисяк А. А. Введение в изучение ископаемых пеллеципод. Зап. Имп. минер. об-ва, 2 сер., ч. 37, 1899.

Войновский-Кригер К. Г. и Погоревич В. В. Опыт определения степени сокращения при диагенезе некоторых нижнепермских алевролитов. Изв. АН СССР, сер. геол., № 2, 1947.

Войновский-Кригер К. Г., Погоревич В. В., Эйно О. Л. Стратиграфия нижнепермских отложений Воркутского угленосного района. Сов. геол., № 33, 1948.

Криштофович А. Н. Новые методы изучения изменения угольного вещества. Тр. Ин-та геол. наук, вып. 90, угольн. серия (№ 2), 1947.

Халфин Л. Л. Материалы для изучения фауны пеллеципод кольчугинской свиты Кузнецкого каменноугольного бассейна. Изв. Томск. индустр. ин-та, т. 60, вып. 1, 1939.

Халфин Л. Л. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузбасса. Тр. Горно-геол. ин-та. Зап. Сибир. фил. АН СССР, 9, 1950.

Л. Л. ХАЛФИН

ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИЕ ПРЭСНОВОДНЫЕ И СОЛОНАТОВОДНЫЕ ПЕЛЕЦИПОДЫ КУЗНЕЦКОГО БАСЕЙНА

Среди органических остатков, характеризующих угленосные и красноцветные фации верхнего палеозоя, одно из важнейших мест занимают остатки пластинчатожаберных моллюсков. Обзор пермских пелеципод, сделанный Д. Уэйром (Weir, 1945), показывает, как широко они распространены и насколько важны для сопоставления отложений различных стран. Но этот же обзор показывает, насколько неполно известна западноевропейским палеонтологам одна из важнейших ассоциаций этих пелеципод, именно пелециподы Северной Азии, в изучении которых достигнут значительный прогресс.

По богатству и разнообразию, а также по степени изученности, в настоящее время выделяются три крупнейшие ассоциации (фауны) позднепалеозойских пресноводных и солонатоводных пелеципод.

1. Фауна угленосных отложений карбона Европы («фауна *Carbopiscola*»).

2. Фауна красноцветных пермских отложений Европы и «системы» карру Южной Африки («фауна *Palaeomutela*»).

3. Фауна угленосных отложений карбона и перми Северной Азии.

Состав и особенности этих фаун в основном определяют следующие обстоятельства:

а) стратиграфическое положение (геологический возраст);

б) принадлежность к тому или иному географическому поясу;

в) приуроченность к тому или иному фациальному комплексу отложений.

Исследования состава растительности и процессов осадкообразования позволили выяснить в общих чертах положение климатических поясов в позднем палеозое. Тропический пояс в среднем и позднем карбоне простирался по направлению от угольных бассейнов Англии, Северной Франции, Саара, далее на Донецкий бассейн и Кавказ и еще дальше на юго-восток до Суматры (Залесский, 1937). Этот пояс характеризовался обильным развитием растительности и усиленным торфообразованием, в связи с чем для него особенно типичны угленосные отложения.

К северу и к югу от него располагались области субтропических барометрических максимумов, характеризовавшиеся сухим климатом, усиленным карбонатообразованием в эпохи трансгрессий и широким развитием красноцветных фациальных комплексов, нередко — с гипсом и солью (Страхов, 1945). Этот пояс в еще более высоких широтах сменялся областями гумидных равнин умеренного климата — снова с обильной растительностью и преобладанием угленосных формаций. В север-

ном полушарии этому поясу отвечает Тунгусская ботаническая область с Кузнецкой на западе и Катазиатской на востоке провинциями (Криштофович, 1937), в южном полушарии — Гондванская ботаническая область.

Конфигурация и ширина этих поясов, в известных пределах — их климатический режим, а возможно, и их положение по отношению к современному положению экватора не оставались неизменными на протяжении позднего палеозоя. Но даже взятые в самом общем виде, они помогают ориентироваться во взаимоотношениях между тремя упомянутыми выше фаунами.

Фауна угленосных отложений карбона Европы. Эта фауна давно и достаточно хорошо известна, в первую очередь по монографиям Хинда (Hind), Прюво (Pruvost) и Б. И. Чернышева; в последние десятилетия она с большим успехом изучается главным образом английскими палеонтологами. Наиболее распространенные ее компоненты — роды *Anthraconaia* Trueman et Weir, *Anthraconauta* Pruvost, *Anthracosphaerium* Trueman et Weir, *Carbonicola* Sowerby, *Naiadites* Dawson. Обитала эта фауна в пресных и слабо солоноватых водоемах (частично ассоциирует с *Lingula* Brüg. и *Spirorbis* Dauid. = *Microconchus* Cox). Всегда связана с угленосными фацциальными комплексами; приурочена к экваториально-тропическому (Вестфальскому) поясу. По имени наиболее типичного представителя этой фауны ее нередко называют «фауна *Carbonicola*».

Судя по родовому составу очень близка к последней, но значительно более бедна (всего 14 видов), фауна пресноводных и солоновато-водных пелеципод карбона Северной Америки (Henderson, 1935, стр. 22—23), приуроченная исключительно к отложениям пенсильванского отдела. От европейской «фауны *Carbonicola*» она отличается эндемичным видовым составом (и эндемичным родом *Asthenodonta* Whiteaves) и более поздним существованием родов *Carbonicola* и *Naiadites*.

Фауна красноцветных пермских отложений Европы и Южной Африки (Karoo System). Описана в известной монографии В. Амалитцкого (1892). Важнейшие роды *Palaeonodonta* Amalitzky, *Palaeomutela* Amalitzky, *Oligodon* Amalitzky, *Anthracosia* King, *Prilukiella* Plotnikov в южном полушарии, кроме того, *Kidodia* Cox. Некоторые авторы склонны считать эту фауну вполне пресноводной. Последняя, по-видимому, всегда связана с отложениями красноцветных формаций субтропического пояса.

Важнейшие области массового развития этой фауны расположены в северном и южном полушариях, по обе стороны тропического пояса. Еще В. Амалитцкий (1845) указал на поразительное сходство пелеципод красноцветной перми России и «системы» карру, что позднее подтвердилось исследованиями Л. Р. Кокса (Cox, 1936), выяснившего, что они близки не только по родовому, но и видовому составу (*Palaeonodonta caster* Eichwald и др.).

По-видимому, мы имеем дело с интересным примером биполярного¹ распределения фаун в пермском периоде — с явлением, которое для современных фаун разъяснил Л. С. Берг.

¹ Непосредственное соседство ареалов этих фаун с экваториально-тропическим поясом может служить основанием для того, чтобы называть их не биполярными, а амфитропическими. Вероятно, их возникновение иное, чем возникновение новейших биполярных фаун: они могут представлять собой результат развития потомков карбонной «фауны *Carbonicola*», переселявшихся в конце карбона из экваториально-тропического пояса в соседние субтропические области. В этом случае сходство северной и южной фаун является результатом параллельного развития: возможно, что сходные (викарирующие) формы ошибочно принимаются за тождественные. Эта гипотеза иначе рисует происхождение пермских неморских пелеципод, чем это делает С. Вюрман (Wöhrlmann, 1893) и некоторые другие авторы, желающие найти предков этих фаун среди морских форм.

В дальнейшем изложении эту фауну мы будем называть «фауна Palaeomutela».

Фауна угленосных отложений карбона и перми Северной Азии (Сибири и бассейна р. Печоры). Помимо нескольких первоначальных заметок, эта фауна описана в ряде статей Л. А. Рагозина (1945; библиография) и в работах Д. М. Федотова (1937, 1938) и Л. Л. Халфина (1939, 1950). Существовавшая на протяжении двух периодов эта фауна на различных этапах ее развития подвергалась воздействию меняющихся условий, чем и объясняется ее большее разнообразие по сравнению с охарактеризованными выше. В ее составе преобладают местные роды, среди которых наиболее распространены *Mras-siella* Ragozin, *Microdontella* Lebedev и *Microdonta* Khalfin; в дальнейшем изложении эту фауну в целом будем обозначать как «фауну М». Она всегда связана с угленосными фациями. Изображения пелеципод «фауны М» даны на рисунках (фиг. 1—16).

Эта фауна была распространена на территории Кузнецкой биогеографической провинции северного (Тунгусского) умеренного пояса; особенно обильно и богато представлена в Кузбассе, где имеется и наиболее полный разрез верхнепалеозойских отложений Западной Сибири. В южном полушарии аналоги этой фауны пока не открыты.

На основании изложенного выше можно дать следующее сопоставление этих трех фаун (табл. 1) в отношении стратиграфической, формационной (фациальной) и географической (по климатическим поясам) приуроченности каждой из них.

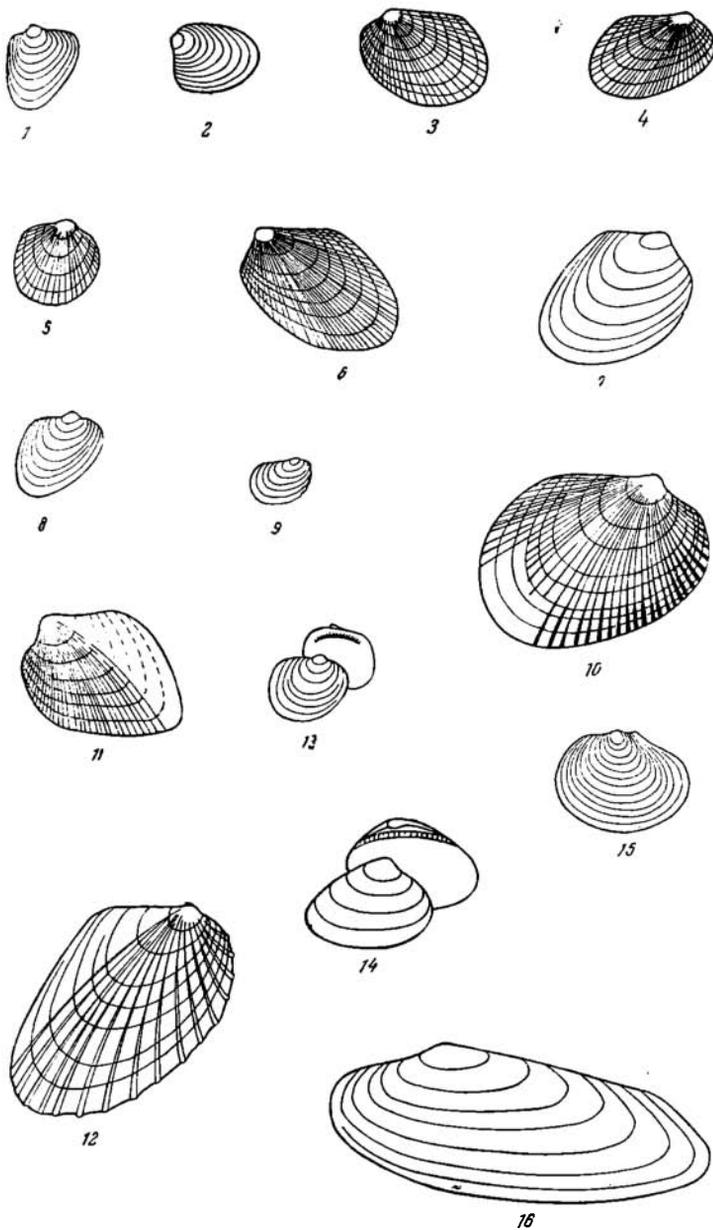
Т а б л и ц а 1

Фауна	Стратиграфическое положение	Фациальные комплексы (формации)	Климатические пояса
«Carbonicola»	Карбон	Угленосный	Тропический
«Palaeomutela»	Пермь	Красноцветный	Субтропический (северного и южного полушарий)
«М»	Карбон—пермь	Угленосный	Умеренный (северного полушария)

Более наглядно это сопоставление можно видеть на табл. 2.

Т а б л и ц а 2

Фауны	Возраст		Фациальные комплексы		Климатические пояса		
	С	Р	угленосные	красноцветные	тропический	субтропический	умеренный
«Carbonicola»	+	—	+	—	+	—	—
«Palaeomutela»	—	+	—	+	—	+	—
«М»	+	+	+	—	—	—	+



- Фиг. 1. *Orthonaidites triangularis* Khal'fin
 Фиг. 2. *Orthonaidites moltchanovi* Khal'fin
 Фиг. 3. *Kinerkaella balakhonskiensis* (Ragozin)
 Фиг. 4. *Kinerkaella balakhonskiensis* (Ragozin) var. *elongata* Khal'fin
 Фиг. 5. *Kinerkaella* (*Kinerkaellina*) *imitabilis* Khal'fin
 Фиг. 6. *Augea longa* Khal'fin
 Фиг. 7. *Augen ovata* Khal'fin
 Фиг. 8. *Mrassiella magniforma* Ragozin; взрослый экземпляр
 Фиг. 9. *Mrassiella magniforma* Ragozin; молодой экземпляр
 Фиг. 10. *Javorskiella skoki* (Fedotov)
 Фиг. 11. *Javorskiella analoga* Benedictova
 Фиг. 12. *Aenigmoconcha obliqua* Benedictova
 Фиг. 13. *Microdontella subovata* (Jones)
 Фиг. 14. *Microdonta microdonta* (Khal'fin)
 Фиг. 15. *Abiella concinna* (Jones)
 Фиг. 16. *Neamnigenia longa* Betekhtina

Из этих таблиц видно, что «фауна *Carbonicola*» и «фауна *Palaeomutela*» являются антагонистами во всех отношениях; этим и объясняется их полное различие. Своеобразно положение «фауны М» по отношению к двум другим. С «фауной *Carbonicola*» ее сближает приуроченность к угленосным толщам. Б. И. Чернышев (1913) подчеркнул, что породы, содержащие пресноводных и солоновато-водных пелеципод в Кузнецком и Донецком бассейнах, в литологическом отношении обнаруживают полнейшее сходство; это, естественно, влечет за собой сходство (конвергентное) некоторых элементов той и другой фауны. Но в отношении климатическом сравниваемые фауны принадлежат к резко различным поясам, что находит яркое выражение в совершенно различном составе сопутствующей флоры и не может не повлечь за собой различий и в составе фауны. Разделяющие их морские бассейны и субтропический пояс крайне ограничивали возможности меридиональных миграций, хотя бы аридные области и не простирались вдоль этого пояса непрерывно. Даже в родовом отношении только *Naiadites Dawson*, *Anthraconauta Pruvost* и *Anthraconaia Trueman et Weir*, обладавшие большой климатической валентностью, присутствуют в обеих фаунах.

С «фауной *Palaeomutela*» фауну М. сближает ее принадлежность к близким климатическим поясам, открывающая возможность (для пермского периода) некоторого обмена их компонентами. Но эта возможность тоже резко ограничивается климатическими различиями второго порядка, которые, однако, оказывают большое влияние как на характер осадкообразования (красноцветные или угленосные толщи), так и на состав органического мира соответствующих областей.

Таким сочетанием условий существования объясняется большое своеобразие «фауны М» при наличии некоторого сходства отдельных ее ингредиентов с представителями двух других фаун.

Мы ограничиваемся сделанным выше очень общим сопоставлением трех фаун. Более детальные сопоставления потребовали бы слишком много места и к тому же могут иметь пока лишь характер гипотез и предположений вследствие недостатка данных. Так, большой интерес представляет по ее географическому и стратиграфическому положению пермская фауна Пенджаба (Reed, 1939). Этот интерес усугубляется составом фауны и литологией вмещающих пород: в фауне присутствуют роды *Palaeomutela*, *Palaeonodonta*, *Carbonicola* (?), *Anthraconaia* и *Anthraconauta*, т. е. ингредиенты «фауны *Carbonicola*» и «фауны *Palaeomutela*» при наличии рода *Palaeomutela*, представители которого имеют сходство с африканскими видами из «системы карру»; эта фауна заключена «в серых и черных углистых сланцах» (Weir, 1945, стр. 306).

Не меньший интерес представляет фауна позднепермских сланцев Хукоу провинции Фуцзянь в Юго-Восточном Китае, очень схематично охарактеризованная А. В. Грабау (Grabau, 1924); определения последнего критикует Д. Уэйр (Weir, 1945, стр. 304—306), но в то же время Ли Сы-гуан (1939; русский перевод 1952, стр. 420) указывает в составе этой позднепермской фауны такую вестфальскую европейскую форму, как *Carbonicola turgida* Brown.

Какие трудности встречаются при широких сопоставлениях неполно изученных фаун, можно иллюстрировать примером сопоставления пермских пелеципод Пенджаба и Бурмы: в то время как Рид (F. R. Reed) с полной определенностью говорит о их принадлежностях к одному и тому же горизонту, Д. Уэйр категорически заявляет, что они полностью (тотально) различны (Weir, 1945, стр. 307).

Возвращаясь к «фауне М», приведем краткую характеристику ее состава и распространения (табл. 3) применительно к стратиграфическому делению угленосных отложений Кузбасса, принятому на совещании в 1954 г.

Возраст	Свиты	Подсвиты	Толщи (горизонты)
Р ₂	Кольчугинская	Верхнекольчугинская	Грамотеинская
			Ленинская
		Нижнекольчугинская	Ускатская
			Ильинская
Р ₁	Кузнецкая		
С ₂ —Р ₁	Балахонская	Верхнебалахонская (Р ₁)	Усятская
			Ишаново-Кемеровская
			Промежуточная
		Нижнебалахонская (С ₂ —С ₃)	Алыкаевская
			Мазуровская
С ₁ ³	Острогская		

В видовом отношении фауна пелеципод Кузнецкой провинции вполне эндемична. Но в ее составе широким распространением пользуются формы, которые по всем внешним признакам не могут быть отделены от таких вагильных родов, как *Naiadites* Dawson, *Anthraco-naia* Trueman et Weir, *Palaeonodonta* Amalitzky и *Anthraco-nauta* Ruvost; последний род образует характерный подрод *Prokopievskia* Ragozin, отличительной особенностью которого является наличие тончайшей радиальной струйчатости вдоль диагонального возвышения.

Из числа местных родов «фауны М» важнейшими являются следующие: *Orthonaiadites* Khalfin, *Kinerkaella* Khalfin (с подродом *Kinerkaellina* Khalfin), *Angarodon* Ragozin, *Augea* Khalfin, *Aenigmoconcha* Benedictova, *Microdontella* Lebedev, *Microdonta* Khalfin, *Neamnigenia* Khalfin, *Abiella* Ragozin, *Mrassiella* Ragozin, *Yavorskiella* Khalfin.

Различные роды, а тем более различные виды характеризуют разные части и подразделения разреза угленосных отложений бассейна. Благодаря этому «фауну М» представляется возможным разделить на несколько ассоциаций, последовательно сменявших друг друга на протяжении карбона и перми. Эти ассоциации (мы будем их называть тоже фаунами) различаются как по составу, так и по фациальному характеру, в первую очередь в зависимости от степени опреснения населявшихся ими водоемов.

Только в острогской свите и то лишь в северной части Кузбасса имеются слои с морской фауной, состав и характер которой показывают, что и она обитала в бассейне, несколько опресненном по сравнению с нормально морским. В составе этой фауны нет ни одного рода из числа характеризующих «фауну М». Но в южной части Кузбасса

в острогской свите исчезает морская фауна и впервые появляются представители «фауны М» (*Mrassiella*, *Anthraconauta*).

Выше по разрезу горизонты с морской фауной отсутствуют совершенно, и если в отдельные моменты начинает чувствоваться влияние моря, то оно выражается лишь в появлении спирорбисов, переносящихся как известно, очень сильное опреснение, а из брахиопод — редчайшие представители тоже очень эвригалинных родов *Lingula* Bûg. и *Chonetes* Fisch, притом в явно угнетенном виде. Совместно с пелециподами «фауны М» нигде достоверно не были найдены представители морской фауны, за исключением уникального экземпляра *Aviculopecten balakhonskiensis* Fedotov (Федотов, 1938) из отложений алыкаевской толщи. Это позволяет все перечисленные выше роды (включая также роды *Yavorskiella* и *Aenigmoconcha*, внешне сходные с морскими) отнести к сообществу пресноводных и солоновато-водных пелеципод.

Нижнебалахонская подсвита (главным образом алыкаевская толща) охарактеризована обильной и разнообразной фауной. Руководящие значения имеют роды *Angarodon*, *Kinerkaella* (с подродом *Kinerkaellina*), *Orthonaiadites*; многочисленны мрассиеллы, особенно группа *Mrassiella magniforma* Rag., местами антраконавты. Значительно реже встречаются представители родов *Augea*, *Anthraconauta*, *Naiadites*, *Myalinetella* (?). Во многих случаях этой фауне сопутствуют *Spirorbis* Daud. и *Cirravus* Chern. (*Cirripedia*), редко и в виде единичных экземпляров — карликовые *Lingula* и *Chonetes*. Состав фауны указывает, что она обитала в сильно опресненных, но не пресных водах, хотя в отдельные моменты и в отдельных районах Кузбасса опреснение достигало различной степени; местами в отложениях этой подсвиты присутствуют только роды *Anthraconauta* и *Anthraconauta*. В целом эта фауна получила название алыкаевской фауны.

Верхнебалахонская подсвита, за исключением усятской толщи, почти не содержит фауны. Из ишаново-кемеровской толщи описаны (Федотов, 1937; 1938) один экземпляр *Naiadites* и один экземпляр *Yavorskiella skoki* (Fed.) Последний вид, обладая обликом морской формы, настолько своеобразен и необычен для ассоциаций пресноводных и солоновато-водных пелеципод, что при его уникальности представлялся совершенно загадочным (Weig, 1945, стр. 298 — находил в нем сходство с деформированной раковиной *Productus*!). Позднее в Горловском бассейне, который непосредственно связан с Кузбассом, в отложениях, отвечающих нижнебалахонской подсвите, была найдена обильная фауна пелеципод. В ней массовым развитием и большим разнообразием пользуются представители рода *Yavorskiella* наряду с родом *Aenigmoconcha* (Бенедиктова, 1950). Эта фауна получила название горловской; вид *Yavorskiella* является, по-видимому, эпигоном (реликтом?) этой фауны. В горловской фауне присутствуют спирорбисы и в качестве очень редких форм пелециподы, близкие к родам *Edmondia* Kopinsk и *Mytilomorpha* Hind, но едва ли тождественные им. Никаких достоверно морских форм в этой фауне нет.

Усятская толща содержит очень обильную, но достаточно однообразную фауну. Господствует в ней группа *Anthraconauta* (*Prokopievskia*) *gigantea* (Ragozin) и другие антраконавты; значительно реже встречаются мрассиеллы (*Mrassiella* *gigantissima* Khalip и др.). Для большинства пелеципод этой фауны характерны гигантские размеры (до 10 см). Никаких морских элементов (даже спирорбисов) эта фауна не содержит. Она является, если не пресноводной, то почти пресноводной. Называется она позднебалахонской фауной.

В нижней части кузнецкой свиты наряду с вымирающими потомками позднебалахонской фауны вновь появляются некоторые элементы алыкаевской фауны, например род *Augea*, группа *Mrassiella magniforma*, а вместе с ними — спирорбисы. Это с несомненностью указывает

на новое усиление влияния моря, хотя это влияние и было меньше, чем в алыкаевский век (*Lingula* и *Chonetes* здесь уже не встречаются совершенно). Эта фауна (раннекузнецкая) имеет рекуррентный характер,

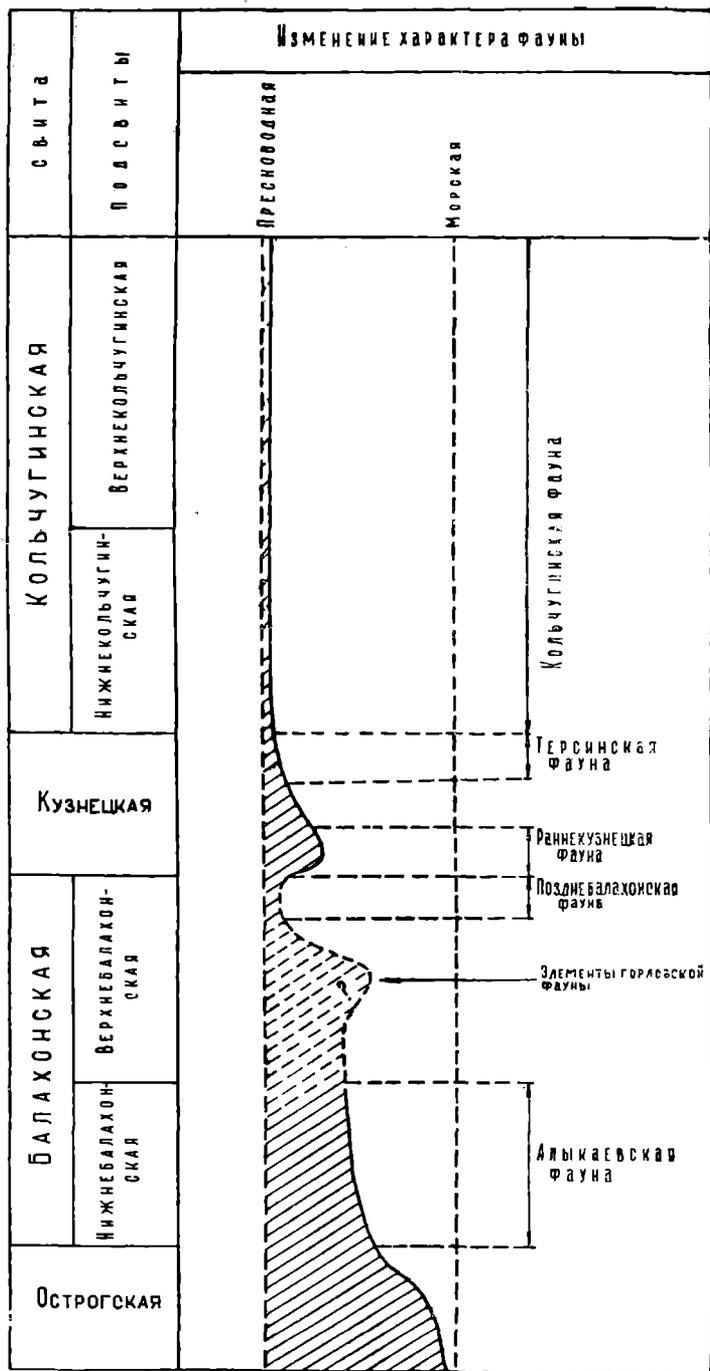


Рис. Верхнепалеозойские неморские пелециподы

хотя в ней и появляется ряд новых элементов, которыми она обогатилась за время ее миграции из Кузбасса, а ряд алыкаевских родов (*Angarodon*, *Orthonaiadites*, *Kinerkaella*, *Cirravus*) к этому времени

уже вымер. Смене позднебалахонской фауны раннекузнецкой отвечает граница между свитами.

Время существования раннекузнецкой фауны было непродолжительным, и уже в средней части кузнецкой свиты она отсутствует: здесь значительно распространены разнообразные представители *Naiadites*, а также вид *Anthraconaia wardioides* (Fedotov). По-видимому, уже с середины кузнецкой свиты появляется (в наиболее опресненных участках) род *Microdontella* — характернейший компонент кольчугинской фауны: найдены в частности, очень мелкие и тонкостенные, вероятно родоначальные, представители этого рода, названные *Microdontella primaeva* Khalpin. Для верхней части кузнецкой свиты (так называемый терсинский горизонт) очень характерны крупные раковины рода *Neamnigenia*, наряду с которыми уже в значительном количестве встречаются кольчугинские элементы и доживают, по-видимому, последние измельчавшие мрассиеллы. Эта ассоциация названа терсинской фауной. Вымирание рода *Neamnigenia* отмечает верхнюю границу кузнецкой свиты.

Для кольчугинской свиты характерно массовое развитие родов *Microdontella*, *Microdonta* и *Anthraconauta*, в меньшей мере — *Palaeonodonta* и *Abiella*, изредка встречаются *Anthraconaia* и *Naiadites*. Эта вполне пресноводная фауна по разрезу свиты изменяется постепенно; отдельные подразделения свиты характеризуются различными сообществами видов. Для ильинской толщи характерно широкое развитие палеанодонт, особенно крупных видов из группы *Palaeonodonta pseudolongissima* Khalpin и *P. glossitifformis* Khalpin.

Кольчугинская фауна тучко реагировала на изменение окружающих условий. Поэтому в отложениях свиты неоднократно сменяют друг друга по разрезу и по простиранию четыре типа этой фауны; крайними из них являются угнетенный и процветающий. Первый характеризуется обедненным составом (только *Microdontella* и *Microdonta*) и карликовыми размерами раковин; второй — разнообразием и крупными размерами пелеципод.

Смену охарактеризованных выше фаунистических ассоциаций можно представить графически в виде кривой, изображенной на рисунке. Эта кривая дает только общее представление о характере изменений «фауны М» во времени, не претендуя на какую-либо количественную характеристику этого процесса. Заштрихованная площадь показывает для любого момента времени пределы, в которых колеблется степень солености водоемов, располагавшихся в Кузнецкой котловине.

За пределами Кузбасса «фауна М» обнаружена в Тунгусском и Минусинском бассейнах, в Северо-Восточном Казахстане и в некоторых районах Крайнего Севера.

ЛИТЕРАТУРА

- Бенедиктова Р. Н. Пластинчатожаберные моллюски Горловского бассейна. Тр. Горногеологического института Зап.-Сиб. филиала АН СССР, вып. 10, 1950.
- Залесский М. Д. О климатических поясах земного шара в карбоне и перми. Тр. XVII сессии Международн. геолог. конгресса (1937), Москва, т. VI, 1940.
- Криштофович А. Н. Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя. Изв. АН СССР, вып. 3, 1937.
- Ли Сы-гуан. Геология Китая. Изд. иностр. литературы. Москва, 1952.
- Рагозин Л. А. Представители рода *Naiadites* Dawson в угленосных отложениях Кузнецкого бассейна. Сб. «Вопросы геологии Азии», т. I. Изд. АН СССР, Москва, 1954.
- Страхов Н. М. Климатическая зональность верхнего палеозоя на северо-западе Евразии. Советская геология, № 6, 1945.
- Федотов Д. М. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Тр. Центр. н.-и. геолразв. ин-та, вып. 97, 1937.
- Федотов Д. М. Пелециподы из угленосных отложений преимущественно промышленных районов Кузнецкого бассейна. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1938.
- Халфин Л. Л. Материалы для изучения пелеципод кольчугинской свиты Кузнецкого каменноугольного бассейна. Изв. Томского индустриального института, т. 60, 1939.

- Халфин Л. Л. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузбасса. Тр. Горногеологического института Зап.-Сиб. филиала АН СССР, вып. 9, 1950.
- Чернышев Б. И. *Carbonicola*, *Anthracomya*, *Naiadites* Донецкого бассейна. Тр. Главного геолразв. управл., вып. 72, 1931.
- Amalitzky W. Uder die Anthracosien der Permformation Ruslands. Palaeontographica, Bd. XXXIX, 1892.
- Amalitzky W. Comparison of the Permian Freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karroo System of South Africa. Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 1, 1895.
- Сох L. R. Karroo Lamellibranchiata from Tanganyika Territory and Madagascar. Quart. Journ. Geol. Soc., vol. XCII, pt. 1, 1936.
- Grabau A. W. Stratigraphy of China. I. Geol. Surv. Chian, 1924.
- Henderson J. Fossil Non-Marine Mollusca of North America. Geol. Soc. of America, Spec. Pap., No. 3, 1935.
- Lee J. S. (см. Ли Сы-гуан). 1939.
- Reed F. R. C. Non-Marine Lamellibranch etc. from the Speckled Sandstone Formation (Punjabian) of the Salt Range. Rec. Geol. Survey. India, vol. LXXIV, 1939.
- Weir J. Review of Recent Works on the Permian Non-Marine Lamellibranch and its Bearing on the Affinities of certain Non-Marine genera of the Upper Palaeozoic. Trans. Geol. Soc. of Glasgow, vol. XX, pt. III, 1945.
- Wöhrmann S. Über d. systemat. Stellung d. Trigoniden und d. Abstammung, d. Najaden. Jahrb. k.-k. geol. Reichsanst., Bd. XLIII, 1893.
-

Б. В. НАЛИВКИН

МЕТОДИКА РЕКОНСТРУКЦИИ РАКОВИН ДРЕВНИХ ПЕЛЕЦИПОД

Основой для правильной реконструкции раковин древних пелеципод является возможно более полное использование закона корреляции, диалектическая сущность которого ясна и не требует обоснования. Действительно, все части организма находятся в связи между собой, раковина является частью организма и отдельные детали ее связаны не только с особенностями строения мягкого тела, но и взаимобусловлены между собой. Чем полнее будет изучена эта взаимобусловленность, тем больше будет данных для правильной реконструкции недостающих частей раковины.

Причины взаимобусловленности отдельных частей раковины разнообразны и в простейших случаях они чисто механического характера. Так, например, расстояние между макушками полного ядра всегда больше соответствующего расстояния между макушками самой раковины. При этом расстояние между макушками ядра (M) определяется следующей формулой: $M = t + 2n$, где t — расстояние между макушками раковины и n — толщина (массивность) створки в соответствующей примакушечной их части. Естественно, что этой формулой можно пользоваться при восстановлении примакушечной части раковины, опираясь на величины M и n .

Не останавливаясь на причинах взаимобусловленности отдельных частей раковины, постараемся наиболее полно их рассмотреть, разбив при этом для удобства на три группы.

I. Взаимосвязи между наружными частями раковины пелеципод. Макушка является центром пересечения радиальных и точкой соприкосновения концентрических знаков. Пользуясь этим положением, можно при реконструкции недостающей примакушечной части раковины уверенно наметить точку расположения макушки, как это показано на рис. 1. Знаки роста на центральных ребрах располагаются перпендикулярно к их контурам, а на боковых косо (рис. 1а). Пользуясь этой взаимосвязью, можно по обломку радиально-ребристой раковины определить, какой части раковины он соответствует). Овальные сильно удлиненные створки обладают концентрической скульптурой. Наоборот, сложная бугорчатая шиповидная скульптура свойственна створкам треугольного и округлого очертания. Наличие углов и вогнутостей на наружном крае створок находится в прямой зависимости от наличия килей и вдавленностей на их поверхности.

Эта взаимосвязь позволяет правильно реконструировать наружный край створок по сохранившейся средней их части, и, наоборот, изучение сохранившегося наружного края дает ценные данные для суждения о характере выпуклости створок (рис. 2).

Наличие валика вдоль задней ветви замочного края у птериид связано с развитием шипа заднего крыла. При этом знаки роста, подходя к валику, резко отгибаются назад. Учитывая эту взаимосвязь, становится очевидной ошибка Холла, допущенная им при реконструкции левой створки, которую он отнес к *Leptodesma longispinum*¹. Типичные представители этого вида обладают длинным хорошо развитым шипом, являющимся продолжением валика, развитого вдоль задней

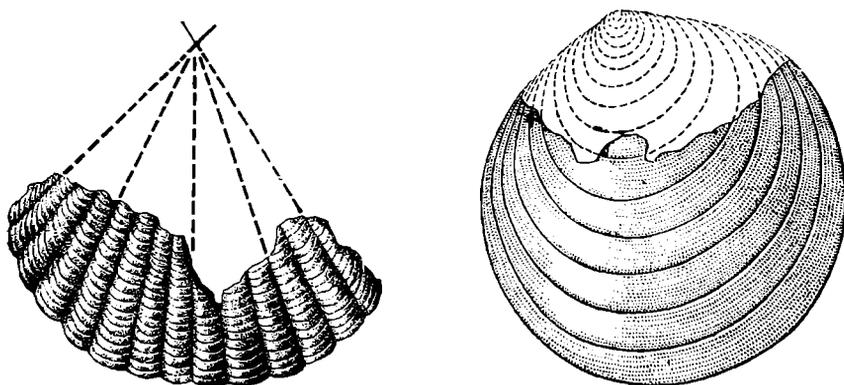


Рис. 1. Графический метод нахождения места макушек у раковин с радиальной и концентрической скульптурой

части замочного края. Изучение сохранившейся части заднего крыла, восстановленной Холлом левой створки, показывает полное отсутствие какого-либо валика, а следовательно, нет оснований и для реконструирования шипа. В силу этого створка должна быть отнесена к *Leptodesma lichas*, отличающейся от *Leptodesma longispinum* в основном отсутствием валика и шипа на заднем крыле. Аналогичная ошибка допущена и Фрехом при реконструкции заднего крыла экземпляра, отнесенного им к *Pteria languedociana*².

Сильно загнутые макушки связаны со значительной выпуклостью створок. Наоборот, плоские и слабо выпуклые створки обладают слабо развитыми пригнутыми к замочному краю и не выдающимися макушками. Общеизвестна также коррелятивная связь между рубцом прирастания и асимметричностью контуров раковин прирастающих двустворчатых моллюсков.

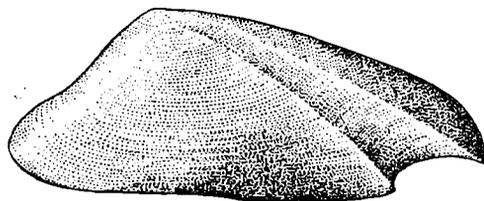


Рис. 2. *Ctenodonta migrans* Beush. (1895, Taf. VIII, Fig. 6). Взаимосвязь между киями и углами наружного контура раковины

II. Взаимосвязи между наружными особенностями створок и их внутренней поверхностью, или взаимосвязи между наружной поверхностью створок и внутренними ядрами. Радиальные ребра на ядрах всегда короче и уже соответствующих им ребер наружной поверхности раковины, а межреберные интервалы на ядрах всегда шире и длиннее межреберных интервалов на поверхности раковины. Прилагаемая схема (рис. 3) позволяет легко вывести элементарную формулу, дающую воз-

¹ Hall T. Lamellibranchiata, pl. XXI, fig. 17.

² Frech Fv. Die devonischen Aviculiden, Taf. IV, Fig. 7b, 7c.

возможность в цифровом отношении выразить эту взаимосвязь: $A = a - 2n$ и $B = b + 2n$, где A — ширина ребра на ядре; a — ширина ребра наружной поверхности раковины; n — толщина створки; B — ширина межреберного интервала на ядре и b — ширина межреберного интервала наружной поверхности раковины.

Эти формулы дают возможность решить ряд интересных задач по реконструкции. Пользуясь первой формулой, можно, например, восстановить ширину ребер раковины, зная лишь ширину ребер ядра и массивность створок. Эта же формула позволяет сказать, в каких случаях радиальные ребра раковин не будут отражаться на поверхности ядер. Это будет наблюдаться в тех случаях, когда ширина ребер створки меньше или равна

двойной ее массивности ($a \leq 2n$).

Интересно отметить и то, что массивность створок влияет не только на ширину ребер на ядре, но так же, как показывает рис. 3, б того же рисунка, и на форму поперечного сечения ребра.

Концентрические знаки на ядрах проявляются всецело в зависимости от массивности створок. Если раковина очень тонка, то на ядрах отражаются даже тончайшие знаки роста, как это наблюдается, например, у *Pterochaenia*. Наоборот, у очень массивных раковин знаки роста и концентрические ребра на ядрах не отражаются, а отражается только волнистость, если

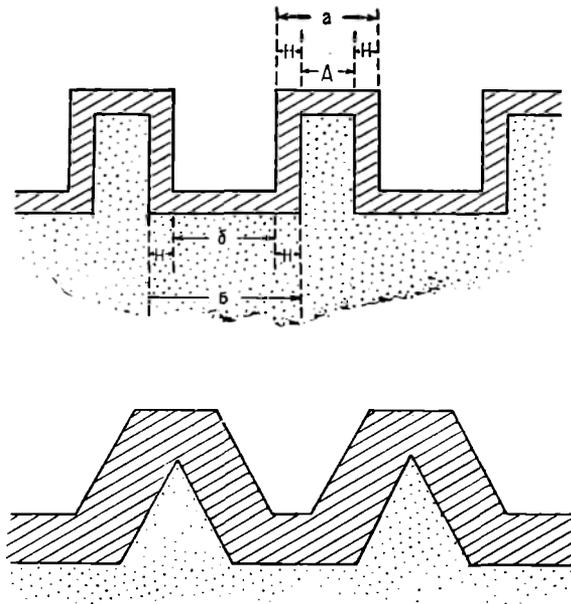


Рис. 3. Взаимосвязь между ребрами раковины и ядром. Ядро показано точками, раковина косой штриховкой

она выражена, и то не во всех случаях. Шипы и выросты на поверхности ядра не отражаются.

Что касается килей и борозд, то на ядрах они являются смягченными и это необходимо учитывать при реконструкции раковин по ядрам.

Отпечатки мускулов замыкателей находятся в тесной связи с общим строением раковины. По найденному обломку с сохранившимися мускульными отпечатками можно сделать ряд интересных и важных заключений, касающихся размеров, формы и массивности створок.

Даже беглое сравнение мускульных отпечатков раковин разных пелеципод позволяет легко убедиться в том, что форма мускульных отпечатков резко меняется с изменением формы и размеров створок. Так, например, у пектеноподобных раковин, обладающих округленным очертанием, и отпечаток мускула замыкателя также округленной формы (рис. 4, а); *Solen* и ему подобные роды обладают раковиной, сильно вытянутой вдоль замочного края, и мускульные отпечатки у этих пелеципод также отчетливо и значительно вытягиваются в этом же направлении (рис. 4, б); у *Mytilus* и раковина и большой задний мускульный отпечаток вытянуты в направлении, перпендикулярном к замочному краю (рис. 4, в). У пластинчатожаберных моллюсков, обладающих округ-

ленно-треугольной или овальной раковиной, мускульные отпечатки полу-круглой или полуовальной формы.

Внимательное изучение поверхности мускульных отпечатков позволяет обнаружить наличие знаков их роста; при этом знаки роста выпуклой стороной всегда совпадают с выпуклым контуром раковины¹. Знаки роста, проявляющиеся на мускульных отпечатках, дают ту же картину чередующихся тонких и более грубых знаков, что и знаки роста на наружной поверхности створок, но только меньшего масштаба (рис. 5).

Степень вдавленности (углубления) мускульных отпечатков, как увидим несколько ниже, является надежным критерием для суждения о массивности створок.

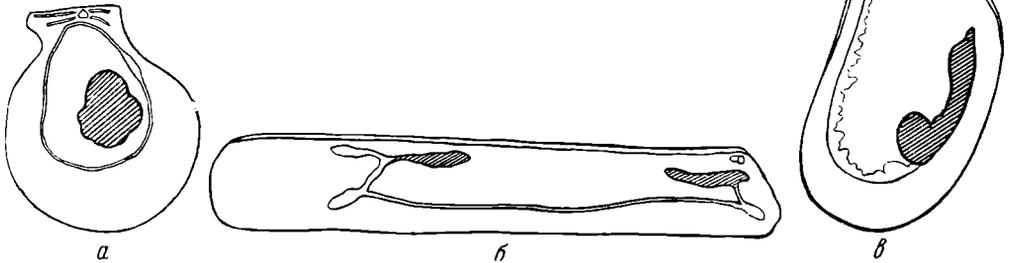


Рис. 4. Взаимосвязь между формой раковины и формой мускульных отпечатков

Естественно, что величина мускулов замыкателей будет в пропорциональной зависимости от размеров всей раковины, но при этом нужно вносить всегда поправочный коэффициент, находящийся в зависимости от биологического фактора. У зарывающихся форм мускулы замыкатели, естественно, будут слабее, чем у форм, живущих на открытом грунте, а у «порхающих» пелеципод (*Pecten*, *Chlamys* и др.) мускулы замыкатели будут, относительно конечно, наибольших размеров. Так, произведенные измерения показали, что у некоторых представителей *Solen* задний мускульный отпечаток в 40—45 раз меньше площади створки, у некоторых кардид в 20—25 раз, а у *Chlamys* мускульный отпечаток замыкателя меньше всей раковины всего в 7—8 раз.

III. Взаимосвязи между массивностью створок и другими особенностями их строения. Эти связи, естественно, приобретают особое значение в тех случаях, когда в руках палеонтолога имеются лишь одни внутренние ядра. Реконструкция формы раковины и скульптуры по внутреннему ядру упирается прежде всего в выяснение характера массивности раковины, и поэтому все взаимосвязи, позволяющие судить о массивности створок, приобретают в таких случаях особое значение.

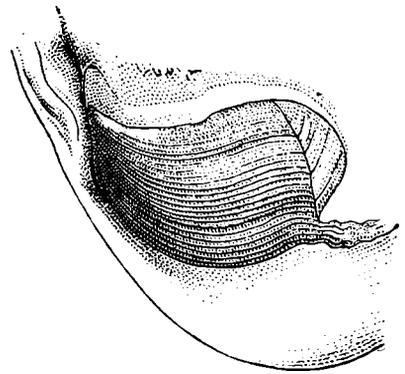


Рис. 5. Отпечаток переднего мускула замыкателя рода *Mactra*. Хорошо заметны линии нарастания

¹ Следует отметить, что не всегда в палеонтологических руководствах учитывается это обстоятельство, так, например, в русском издании «Основ палеонтологии» Циттеля имеется изображение *Cardium productum* S o w. (стр. 592, фиг. 945), на мускульных отпечатках которого знаки роста выпуклостью направлены к центру раковины. Рисунок этот взят из немецких изданий Циттеля.

Одним из надежных признаков, всегда позволяющим судить о той или иной массивности раковины, являются отпечатки мускулов замыкателей, точнее степень их вдавленности. Внутренние участки мускульных отпечатков всегда являются вдавленными, и степень вдавленности находится в прямой зависимости от массивности створок. Наружный же более выпуклый контур мускульных отпечатков плавно сливается с прилегающей внутренней поверхностью раковин.

На внутренних ядрах мускульные отпечатки отражаются в виде рельефных образований, резкость выражения которых зависит от глубины мускульных отпечатков и которые, подобно самим мускульным отпечаткам, позволяют судить о массивности раковины.

Глубина мантийной линии, массивность замка и замочной площадки также находятся в прямой зависимости от массивности раковины.

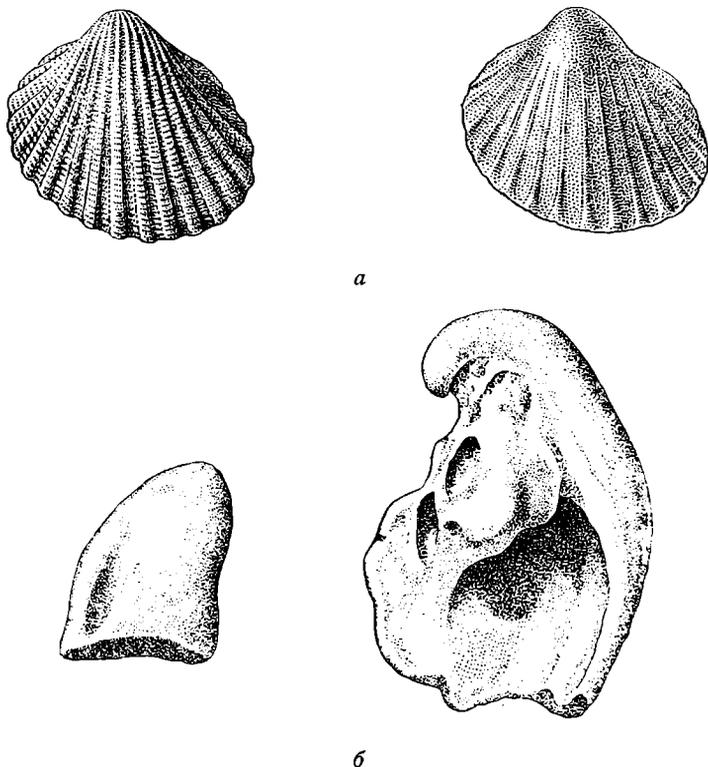


Рис. 6. Взаимосвязь между формой примакушечной части раковины и ядром: *а*—тонкой и *б*—очень массивной створки

О толщине створок позволяет также судить строение примакушечных участков ядер и расстояние между макушками полного внутреннего ядра. На рис. 6, *а* показана взаимосвязь между формой примакушечной части ядра и тонкой раковины. В этом случае ядро близко повторяет особенности строения примакушечной части раковины.

На рис. 6, *б* показана примакушечная часть одного из представителей рода *Megalodon*, обладающего очень массивной в этой части раковины. В этом случае форма примакушечной части ядра резко отличается от раковины.

Наконец, как было уже сказано выше, о массивности створок позволяет судить степень отражаемости скульптурных знаков на поверхности ядра.

Большое значение при реконструкции раковин древних пелеципод играют и наблюдения, касающиеся стадий индивидуального роста. На вполне сложившейся раковине пелеципод можно выделить следующие четыре стадии индивидуального роста: начальную, молодую, зрелую и старческую. Первая — начальная стадия у ископаемых пелеципод обычно не сохраняется, остальные выражены хорошо и обособляются на основании ряда признаков, из которых наибольшее значение имеют размеры, форма и положение макушек; выпуклость, массивность и очертания створок и, наконец, скульптура. При этом следует сказать, что раковины разномускульных и одномускульных пелеципод претерпевают в процессе онтогении большие изменения, чем равномускульных. Поэтому рассмотрим вначале в основных чертах онтогению *Anisomyaria*.

Молодая стадия раковины *Anisomyaria* характеризуется относительно большими размерами макушки и более центральным ее положением по сравнению со взрослой, сложившейся раковиной. Молодая стадия у радиально ребристых форм либо совершенно лишена радиальных знаков, либо они только начинают проявляться (рис. 7).

Для зрелой стадии характерно четкое проявление всех видовых особенностей, свойственных рассматриваемой форме. Это касается как скульптуры, так и остальных признаков вида.

Старческая стадия опознается легче всего по изменению скульптуры: концентрические знаки теряют свою правильность и часто, сближаясь, нагромождаются в неправильные пучки. Радиальные знаки в пределах старческой стадии прерываются, делаются менее четко выраженными, а иногда и совершенно теряются. Старческая стадия характеризуется также и значительно возрастающей массивностью створки, по сравнению с более молодыми стадиями роста. Особенности старческой стадии объясняются в основном тем, что рост раковины в это время значительно замедляется. Следует, однако, отметить, что обособление старческой стадии не всегда обязательно. Имеются пелециподы, у которых рост их раковины происходит одинаково как в зрелой, так и в старческой стадии.

Говоря о росте раковины, необходимо обратить внимание на то, что он происходит далеко неравномерно. Можно без труда наметить линии, по которым рост происходит наиболее интенсивно, а также и направления замедленного роста. Учет направлений усиленного и замедленного роста позволяет иногда уверенно реконструировать раковину даже по незначительным обломкам. Рассмотрим это на некоторых примерах.

Найден незначительный обломок левой створки (рис. 8, а), который, однако, позволяет видеть, что рост раковины в основном происходил по двум направлениям — максимально в горизонтальном и значительно менее быстро в вертикальном направлении. Можно без труда заключить, что в горизонтальном направлении раковина наращивалась в шесть раз быстрее, чем в вертикальном. Учтя это, а также подсчитав общее количество знаков роста, можно без особого труда восстановить обломанную часть раковины (показана пунктиром).

На рис. 8, б и в показана аналогичная реконструкция митилоидной и авикуловидной раковин.

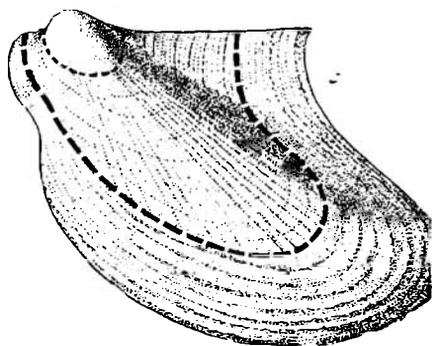


Рис. 7. *Actinopteria boydi* Conrad (Hall, 1884, pl. XIX, Fig. 26). Граница между молодой, зрелой и старческой стадией показана пунктиром

Насколько важно бывает выяснить относительную скорость роста раковины по различным направлениям показывает ошибка, допущенная Бейсгаузенем, при реконструкции контуров экземпляра, отнесенного им к *Grammysia prumiensis* nov. sp.¹ (рис. 9). Скорость роста раковины у этого индивида в горизонтальном направлении приблизительно в два раза большая, чем в вертикальном и, следовательно, длина раковины после реконструкции должна быть значительно больше.

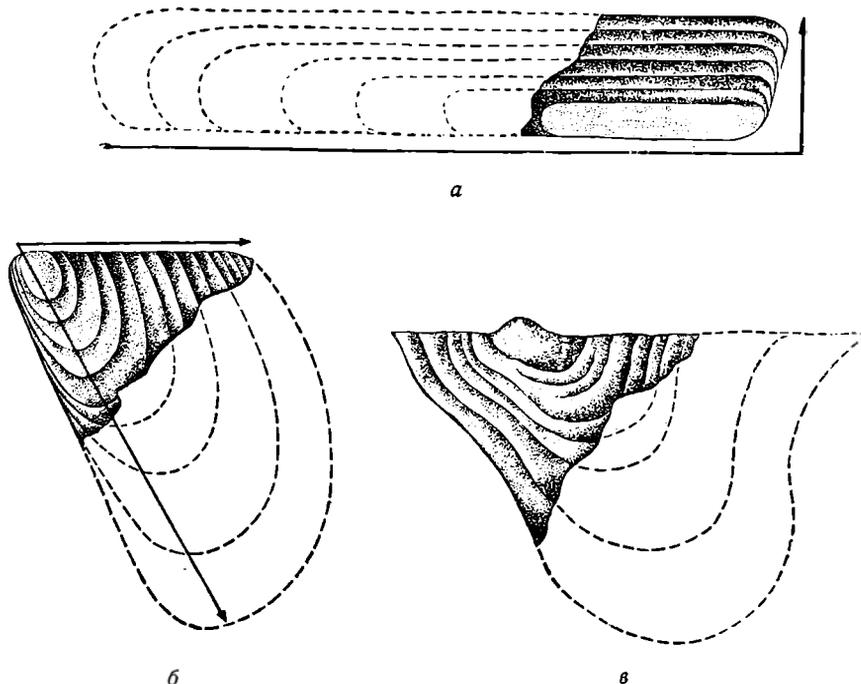


Рис. 8. Схемы реконструкции раковин некоторых пелеципод. Стрелками показаны направления интенсивного роста

шей, чем показано Бейсгаузенем. Тем самым ставится под сомнение и видовая принадлежность этого экземпляра.

Существенную роль при реконструкции раковин древних пелеципод играют и отдельные характерные родовые и видовые признаки.

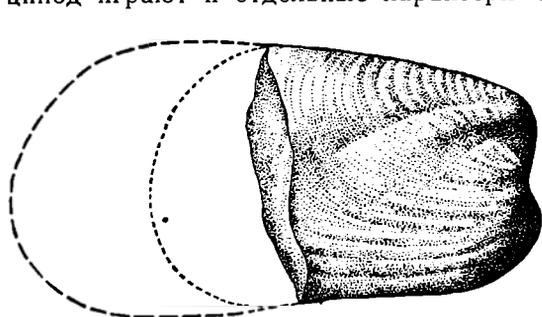


Рис. 9. *Grammysia prumiensis?* Beush. (1895. Taf. XXI, Fig. 2b). Контур, восстановленный Бейсгаузенем, показан точками

Некоторые рода — *Spondylus*, *Buchiola*, *Cardiola*, *Trigonia* и др., обладают столь характерной скульптурой, что даже незначительные по величине обломки без особого затруднения можно определить с точностью до рода и тем самым предпринять реконструкцию многих особенностей строения. Не менее важное диагностическое значение играют сохранившиеся в ископаемом состоянии замки пелеципод.

¹ Beushausen L. Die Lamellibranchiaten des Rheinischen Devon, Taf. XXI, Fig. 2b, 1895.

Характерные видовые признаки, позволяющие определить найденные обломки с точностью до вида, естественно при реконструкции имеют еще большее значение.

В заключение следует сказать, что данная статья представляет лишь попытку методического обоснования правильной реконструкции раковин древних пелеципод и, конечно, далека от полного охвата этого интересного и в то же время важного вопроса. Необходимо критически рассматривать многочисленные реконструкции, имеющиеся в палеонтологической литературе.

Вопрос методики правильной реконструкции раковин пелеципод важен также и потому, что непрерывно растет палеонтологический материал, поступающий из буровых скважин. Как правило, он отличается неполной сохранностью и в то же время требует всесторонней обработки и изучения ввиду его уникальности.

ЛИТЕРАТУРА

Hall J. Lamellibranchiata, 1884.

Frech Fr. Die devonischen Aviculiden, 1891.

Beushausen L. Die Lamellibranchiaten des rheinischen Devon, 1895.

Р. Ф. ГЕККЕР

ПЕРВЫЕ ВЫВОДЫ ИЗ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ И ФЛОРЫ КАЗАНСКОГО МОРЯ

Одним из основных требований при проведении палеоэкологических исследований, в особенности при изучении морских палеозойских фаун и флор, является обладание возможно большим количеством данных и наблюдений над ископаемым материалом — для их сравнения и сопоставления. Поэтому при изучении экологии населения Казанского моря Русской платформы должны были оказаться очень полезными исследования по экологии фаун и флор других палеозойских морей Русской платформы. Такие работы велись и продолжают проводиться в лаборатории палеоэкологии Палеонтологического института Академии наук СССР.

Древние фауны Русской платформы долго оставались неизученными в отношении экологии отдельных групп организмов, а также синэкологии целых фаун и флор. И тем более они оставались нетронутой сравнительно-экологическим анализом с перекрестным освещением и уточнением материалов и выводов, добытых при изучении фаун и флор одних эпох и периодов — материалами и выводами, полученными для морей, существовавших на той же территории в другие отрезки времени. Имеется полная возможность сравнительно изучать экологию групп и целых фаунистических и флористических комплексов, обитавших в разное время в различных условиях или, наоборот, — в более или менее сходных условиях. Следует также отметить, что ранее нами изученная позднедевонская и позднепермская (казанская) фауны Русской платформы обитали в сходных условиях. Поэтому представляет большой интерес и может привести к ценным общим выводам сравнение позднедевонской и казанской морских и лагунных фаун и флор Русской платформы. Перед нами открывается также возможность привлекать к выяснению экологии казанских фауны и флоры факты и наблюдения, сделанные при изучении других разновозрастных объектов, расположенных вне пределов Русской платформы.

Изучение казанских отложений проводилось в 1954 и 1955 гг. сотрудниками Палеонтологического института АН СССР А. И. Осиповой и автором вместе с аспирантом А. Д. Слюсаревой. В южной области распространения казанского яруса были изучены разрезы по рр. Волге, Каме и Соку, на севере — по рр. Пинеге и Кулою. Казанский ярус в Поволжье освещен в литературе хорошо, в особенности за последние годы работами Н. Н. Форша (1951, 1951, 1955), которые содержат много данных по палеоэкологии, в Архангельской же области он освещен слабее. Отложения казанского яруса содержат на севере такие интересные образования, как биогермы (обычно их называют рифами). Этим образованиям специальное внимание уделял Я. Д. Зеккель (1941, 1956). В последнее время биогермы были обнаружены также в По-

волжье и коротко описаны М. Г. Солодухо (1954) и Г. П. Батановой (1954). Ниже будет преимущественно идти речь о наблюдениях, произведенных на рр. Пинеге и Кулое.

Осадки Казанского моря давно известны своей сильной и быстрой изменчивостью в пространстве и во времени; вместе с осадками меняется и состав фауны. Общеизвестна специфичность казанской фауны беспозвоночных, например плеченогих. Она заключается в очень большой их изменчивости. Последняя привела палеонтологов, занимавшихся казанскими плеченогими, а главным из них был в 900-х гг. А. В. Нечаев, к установлению многих видов и вариететов. Сейчас с уверенностью можно сказать, что часть этих форм, и притом может быть значительная, не представляет особые систематические единицы, а является результатом большой индивидуальной и эколого-географической изменчивости, вполне понятной и закономерной в тех сильно изменчивых условиях жизни, в которых обитали эти беспозвоночные. На несамостоятельность различных ранее установленных форм плеченогих Казанского моря, а именно спириферид и продуктид, указывал еще Н. Н. Яковлев (1907, 1908). Новые виды и вариететы плеченогих устанавливались без учета их распределения во времени, а также совместного нахождения в одном и том же горизонте, пункте и слое или, наоборот, их раздельного нахождения, т. е. не были приняты во внимание очень важные критерии, которым, помимо других, необходимо руководствоваться при описании и установлении новых форм. Не были, конечно, учтены при выделении новых систематических единиц также и условия жизни плеченогих.

Все это должно побуждать палеонтологов нашего времени произвести ревизию систематики плеченогих и других обитателей Казанского моря на стратиграфической, палеогеографической и палеоэкологической основе, включающей функционально-морфологический анализ раковин¹. Только учитывая при изучении фауны возможно более детально среду ее жизни и те изменения, которые она претерпевала во времени, можно правильно решить вопросы систематики и выяснить многие другие интересные вопросы. Практикуемый в ПИН комплексный палеоэколого-литологический анализ древних осадков и заключенных в них остатков организмов, при условии обязательного изучения всей фауны и флоры, является надежным средством для решения таких вопросов. Это подтвердила, например, недавно выполненная нами работа по Ферганскому заливу палеогенового моря Средней Азии, его истории и истории развития населявшей его фауны, в которой нами было проанализировано развитие ферганских устриц и понято формообразование у них. Полученные данные помогают наметить те пути, по которым следует идти при изучении фауны казанских брахиопод.

Прибегать к помощи актуалистического метода при изучении казанской фауны удастся лишь в редких случаях, но все же можно. Так, например, в разрезе казанских отложений в Печищах, на Волге против Казани, М. Э. Ноинский (1899) отмечал присутствие проблематических остатков водорослей *Palaeophycus insignis* Gein. Действительно, как мы могли убедиться, здесь в одном доломитовом горизонте, а именно в слое 14в отдела IV стратиграфической схемы казанских геологов, встречаются какие-то неясные водорослеподобные окаменелости в форме удлинненных следов, переполняющие породу. Но какова истинная природа этих окаменелостей? Ведь известно, что многие «следы жизни», принятые в свое время за отпечатки водорослей и названные ботаническими именами — фукоидами, хондритами и т. д., впоследствии оказались разветвленными следами ползания и норами много-

¹ Такой ревизией казанских спириферид по материалам, детально собранным нами в указанных местах, занимается А. Д. Слюсарева.

шетинковых червей. Для казанских *Palaeophycus* по образцам, собранным нами в обнажении, этот вопрос был удовлетворительно решен в результате исследования плиты с палеофикусами, несколько подкрашенными окислами железа, хранящейся в Музее геологического факультета Казанского университета.

На этой плите автором были обнаружены при помощи лупы в контурах отпечатков *Palaeophycus* мелкие изогнутые трубочки, которые, несомненно, представляют трубочки карликовых серпул (рис. 1).

Таким образом, было установлено то же самое явление, которое хорошо известно для современных морей, где часто можно видеть водоросли или листья зостеры с нарощими на них небольшими колониями инкрустирующих мшанок и трубочками червей спирорбисов. Казанские серпулы не могли, конечно, прирасти к следам червей. Следовательно, казанских *Palaeophycus*, по находкам на них серпул, действительно, мож-

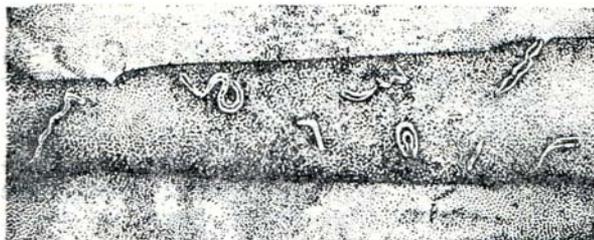


Рис. 1. Трубочки мелких серпул на водоросли *Palaeophycus insignis* Geip. Правый берег Волги против Казани, у д. Печищи. Верхнеказанский подъярус, отдел IV, слой 14в. Около $\times 9$ (по фотографии М. Г. Солодухо)

но признать за отпечатки растений, по-видимому, каких-то водорослей.

Казанский ярус великолепно обнажен на р. Пинеге. Здесь на протяжении около 80 км ее течения можно насчитать по излучинам реки, кроме многочисленных мелких, около 10 очень крупных обнажений («щельев»); многие из этих обнажений тянутся на несколько километров. Но, несмотря на это, для раз-

реза казанского яруса по р. Пинеге разными исследователями до сих пор даются отличные друг от друга стратиграфические схемы. Основная причина расхождений в трактовке пинежского разреза — это появление в верхней, по течению, части полосы выходов казанского яруса рифов, точнее биогермов.

Рифы и биогермы представляют сравнительно редко встречающиеся геологические тела, но вместе с тем они являются очень интересными образованиями, более сложными, чем обычные параллельно слоистые отложения. Как учит история изучения толщ различного возраста, включающих рифы и биогермы, они всегда усложняли работу геолога и палеонтолога и приводили к разноречивым выводам (так было, например, с рифами и биогермами Подолии, Ишимбая, Сылвы и др.). Геологи и палеонтологи в поле на биогермы и рифы смотрели, но иногда их не «видели» (в более глубоком смысле этого слова), а если видели, то вначале понимали неправильно.

Так было с биогермами и на Пинеге и Кулое. В работах М. Б. Едемского, работавшего здесь начиная с 1923 г. и первым давшего послышное описание обнажений по р. Пинеге, слова «риф» еще нет. Первое упоминание о рифах на Пинеге мы находим в отчете полевых исследований Б. К. Лихарева за 1925 г. (Лихарев, 1927, стр. 29), а первое общее описание этих образований мы находим в статье Я. Т. Богачева (1936), работавшего здесь вместе с В. А. Котлуковым. Что же касается биогермов в казанских отложениях по р. Кулою, то их, конечно, видели все, кто здесь был, — а побывало здесь немало геологов и палеонтологов, начиная с середины прошлого столетия, — но понял, впервые «осознал» их природу, по-видимому, только автор в 1955 г.

Первую ясную схему деления разреза казанских отложений по р. Пинеге на несколько горизонтов дал в упомянутой статье Я. Т. Бога-

чев. Он разделил карбонатную толщу казанских отложений на четыре горизонта (у Богачева — серии) — от A_1 до A_4 . Общее понимание разреза у Богачева было правильным, оно подтверждается нашими наблюдениями; спорной является только целесообразность разделения карбонатной толщи, лежащей между A_1 и A_4 , на два горизонта — A_2 и A_3 . Общая мощность казанского яруса на р. Пинеге по подсчету Богачева равна 80 м; эту же мощность яруса показала карпогорская скважина (сведения получены от А. И. Зоричевой).

Горизонт A_1 начинается плотным монолитным слоем раковинно-детритического известняка, в основании с галькой мергеля из уфимской толщи и крупными валунами — следами ползания животных. Обычная его мощность менее 1 м. Выше следует, примерно на 25 м, толща преимущественно тонких глинистых пород, мергелей и раковинно-детритических прослоек, часто чередующихся в разрезе.

A_1 — горизонт со спириферами из группы *Licharewia*, названных *Licharewia keyserlingi* (Netsch.) и *L. grewingki* (Netsch.), и горизонт мелких продуктид: *Productus tschernyschewi* Netsch. и др. Здесь встречаются также другие брахиоподы, но в меньшем количестве; встречаются и остатки других беспозвоночных. В этом горизонте очень хороши тонкие слои ракушняка, на поверхности которых лежат в перевернутом положении великолепной сохранности раковины *Productus tschernyschewi* Netsch. Интересно, что несмотря на то, что они испытали некоторые перемещения, у них сохранились иглы на замочном крае.

Выше следует толща, образованная раковинно-детритическими известняками, в различной степени глинистыми. Богачев исчисляет мощность этой толщи в 45 м и разделяет ее на горизонты A_2 и A_3 . Спириферы из группы *Licharewia* в этой толще очень редки; но зато в ее верхах, в окрашенной в светло-зеленый цвет более глинистой пачке, появляется спирифер из другой группы — *Spirifer blasii* Verp. Особенности этой толщи являются частота находок раковин *Strophalosia horrescens* (Verp.) с великолепно сохранившимися длинными иглами (рис. 2), а также обилие следов ползания и проедания осадка червями, в том числе *Taonurus*¹. Последние до наших исследований неправильно объяснялись как отпечатки водорослей или же как следы завихрений в осадке, получившиеся под воздействием течений.

По обилию следов таонурусов этот горизонт казанского яруса напоминает один из глинисто-известняковых детритических слоев (слой a_2) в разрезе нижнего карбона по р. Мсте около г. Боровичи Новгородской области (Геккер, 1938, 1940, 1955). Слои на р. Мсте представляют очень мелководные, быстро выклинивающиеся прибрежные отложения. На

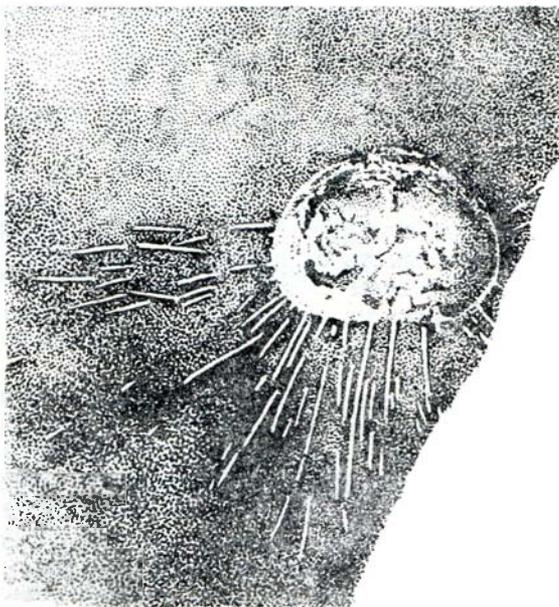


Рис. 2. Раковина *Strophalosia horrescens* (Verp.) с сохранившимися иглами. Горизонт A_2 казанского яруса. Правый берег р. Пинеге, ниже д. Шотогорки. Нат. вел.

¹ Другие употребительные названия этих следов жизни — *Spirophyton* и *Zoophycos*.

р. Пинеге, судя по значительной мощности таонурусового горизонта и по большому однообразию его состава, — это несколько более глубоководные отложения, как и в других местах развития нижнего карбона на Русской платформе, где таонурусы нами также наблюдались.

В верхней по течению части полосы выходов казанского яруса по р. Пинеге, в горизонте A_3 развиты другие фации: он содержит здесь биогермы и сопровождающие их образования.

Горизонт A_4 , около 10 м мощности, отвечает последнему этапу существования Казанского моря в районе Пинеге. Это типичные отложения опресненной лагуны, в которой в этом районе жила очень скудная фауна. В белых тонкоплитчатых известняках, считавшихся немymi, нами были найдены только следы ползания червей, да и то в очень малом количестве. Время образования горизонта A_4 — это конец единого длительного цикла осадкообразования и жизни в Казанском море в районе р. Пинеге. Выше горизонта A_4 , с постепенным переходом, следует верхняя пестроцветная толща континентальной перми.

Разрез казанских отложений по р. Пинеге, как и любые другие отложения бассейнов геологического прошлого, показывает строгую фациальную приуроченность бентоса. Об этом явлении всегда необходимо твердо помнить стратиграфам, стремящимся какой-нибудь горизонт выделять на всем его протяжении по одной-трем «руководящим формам», несмотря на то, что горизонты в фациальном отношении обычно сильно меняются. Приведем по этому вопросу один пример из того, что мы увидели на р. Пинеге.

На р. Сояне, притоке р. Кулоя, в основании казанского яруса лежит интересная толща около 30 м мощности, заключающая очень богатую энтомофауну, растительные остатки, раковины пластинчатожаберных моллюсков и плеченогих, в том числе в изобилии лингул *Lingula orientalis* Gol. и др. Это так называемая ивагорская свита Я. Д. Зеккеля (1936). Эта толща в фациальном отношении сходна с толщей серых мергелей и глин у Тихих Гор на р. Каме, также лежащей в основании казанского яруса и также очень богатой остатками насекомых и местами переполненной раковинками мелкой *Lingula orientalis* Gol. Но на р. Пинеге, т. е. в районе, недалеко от р. Сояны, разрез не начинается свитой, сходной с ивагорской. Характерную *Lingula orientalis* Gol. здесь до нас вообще не находили, и поэтому мог быть сделан вывод, что слоев, синхроничных ивагорским слоям, здесь нет. Однако нам все же удалось найти в пинежском разрезе в горизонте A_1 обильные остатки *L. orientalis*.

Они были найдены в одном маломощном слое темных глин, т. е. как раз в тех осадках, которые лучше всего отвечают условиям жизни этих мелких тихоходных брахиопод. Поскольку такие осадки ниже и выше по разрезу отсутствуют, *L. orientalis* и не могла там находиться.

Конечно, так как мы не знаем верхнего временного предела жизни *L. orientalis*, то и после нахождения ивагорских лингул на Пинеге возникает вопрос о соответствии или несоответствии по времени горизонта, в котором она была встречена, лингуловым слоям на р. Сояне. Для решения этого вопроса необходимо знание палеогеографии.

Обратимся к рассмотрению карбонатной толщи пинежского разреза, включающего биогермы, т. е. горизонта A_3 (по Богачеву).

Богачев не прослеживает в своей статье казанские отложения от обнажения к обнажению, не говорит он также подробно о характере смены в пространстве небиогермных образований биогермными. А это было бы важно сделать потому, что от представлений о характере перехода одного типа этих образований в другой зависят стратиграфические и палеогеографические выводы.

Знакомые автору по личным наблюдениям нижнепермские биогермы по р. Сылве около г. Кунгура и керченские мэотические био-

гермы показывают, что переход в пространстве от биогермов в слоистые образования происходит быстро, в особенности если эти тела небольших размеров. На таких участках морского дна в ближайшем соседстве могли отлагаться самые различные осадки и жить различные комплексы форм — могли расти биогермы и быстро, на площади, они могли переходить в совершенно другие фации. Поэтому, по нашему мнению, не имеется оснований для отнесения наблюдающихся в разрезе казанских отложений по р. Пинеге биогермных и сопровождающих их образований, с одной стороны, и выступающих по соседству с ними параллельнослоистых отложений — с другой к различным горизонтам,

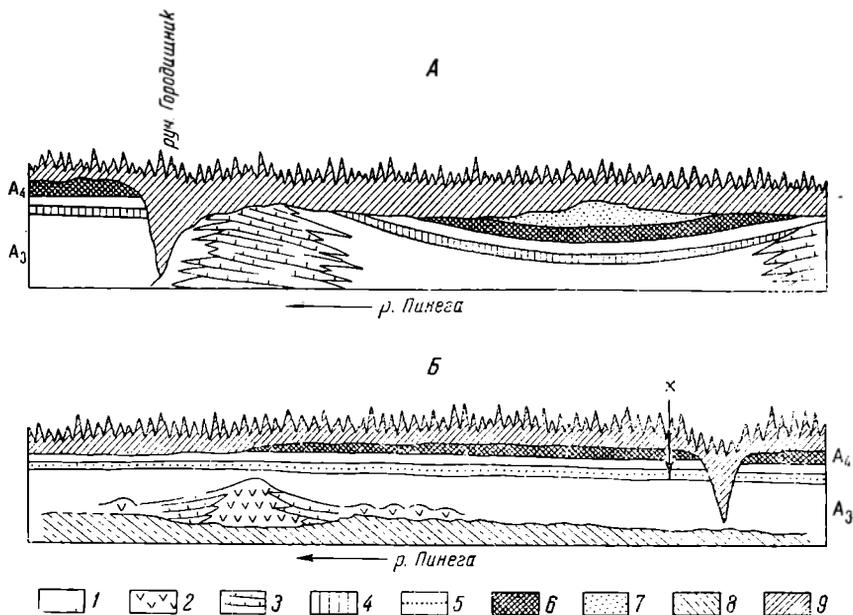


Рис. 3. Схематические рисунки обнажений казанского яруса на правом берегу р. Пинеги

А—ниже д. Курги и Б—у д. Верхний Березник. 1—слоистые известняки горизонта A_3 ; 2—биогермы; 3—криноидные известняки склонов биогермов; 4—слой глинистого известняка зеленого цвета; 5—красноцветные отложения, в месте \times , образованы мещаником; 6—горизонт A_4 ; 7—верхняя красноцветная толща; 8—осьми; 9—лес

как это рисовал в одной из своих работ М. Б. Едемский (1930, рис. 2) и как это сейчас делает Я. Д. Зеккель (1941, 1956). Последний стремится доказать более древний возраст (а именно возраст A_1) комплекса биогермных образований, обнажающихся по р. Пинеге ниже д. Курги и выше по ее течению у д. В. Березник, чем тех отложений, которые залегают между этими образованиями на одинаковом с ними гипсометрическом уровне¹.

На двух схематических рисунках показана наша трактовка того, что видно в больших обнажениях («щельях») — у д. Курга (рис. 3, А) и у д. Верхний Березник (рис. 3, Б).

¹ Я. Д. Зеккель (1956) связывает появление полосы биогермов на Пинежско-Кулойском участке Казанского моря с существованием здесь повышенного участка морского дна тектонического происхождения. Это допущение вполне правдоподобно и, возможно, подкрепляется еще сделанным нами наблюдением, что при подъеме по р. Пинеге уже очень медленно меняется разрез: видимо, отложения казанского яруса медленно поднимаются в этом направлении к тому месту, на котором в горизонте A_3 развиты биогермы. В качестве параллели можно напомнить о том, что дало изучение протяженной линейно вытянутой толтровой полосы в Подолнии и анализ ее происхождения, выполненные И. К. Королук (1952). Это исследование показало, что сложная по своему строению толтроявая рифовая гряда возникла на месте банки, в свою очередь образовавшейся на месте пологого тектонического поднятия.

На рис. А показаны горизонты А₃ и А₄ Богачева и основание верхней красноцветной толщи; на рисунке Б — горизонты А₃ и А₄.

На обоих рисунках в горизонте А₃ видно замещение по простираанию слоистых образований биогермными.

Доказательством того, что это именно фациальное замещение, а не то, что биогермы, будучи здесь очень высокими, поднимались с низкого стратиграфического уровня и своими вершинами оказались на уровне горизонта А₃ (как это полагает Я. Д. Зеккель) служат: 1) спокойное параллельно-слоистое основание всей кургинской обнаженной полосы; 2) то обстоятельство, что очень характерная для горизонта А₃ в его «слоистом выражении» зеленая, более глинистая пачка, наблюдавшаяся в нем в нескольких обнажениях ниже по течению р. Пинег, где биогермы отсутствуют, проходит по А₃ также и в кургинском обнажении на том участке, где присутствуют биогермы. Она несколько колеблется в своем уровне, подходит вплотную к биогермным телам, иногда расщепляется и содержит здесь большое количество раковин *Spirifer blasii* V e r n. Всюду А₃ заканчивается обычными для него параллельно-слоистыми, зернистыми, органогенно-обломочными известняками небольшой мощности, которые выше по разрезу постепенно переходят в плитчатый и листоватый известняковый горизонт А₄. Следует также отметить, что до самой границы с А₄ мы находили в А₃ единичные экземпляры *Spirifer blasii* V e r n. Это важно для решения вопроса о том, к нижне- или же к верхнеказанскому подъярису относится горизонт А₃. Горизонт А₄ спокойно покрывает горизонт А₃ и сам вверху постепенно переходит в красноцветы.

Обнажение у д. Верхний Березник интересно также и следующим. Эта особенность его строения не была в должной мере оценена предшествующими исследователями. В верхней трети берегового разреза проходит почти по всему обнажению красная полоса. Это не основание верхней красноцветной толщи, которое обнажается в вершине Кургинской луки — там, где все слои гипсометрически понижаются. Это часть самого горизонта А₃, окрашенная в красный цвет; выше нее спокойно лежат верхи А₃ и лагунный плитняковый горизонт А₄.

Что же это за слои? Эту красноцветную полосу создали терригенные осадки, вынесенные во время образования горизонта А₃ с располагавшейся недалеко от этого района суши и отложенные на данном участке морского дна течением. Эта красноцветная линза образована в одном месте в верхней, по течению, трети верхнеберезниковской луки красными, розовыми и оранжевыми песчаниками, в поле не отличимыми от пород какого-нибудь континентального красноцветного горизонта, но кое-где заключающими на поверхностях наслоения раковины брахиопод. Выше и ниже по течению красные песчаники переходят в окрашенные в красные и розовые тона алевролиты и мергели. Неожиданное на первый взгляд появление на биогермном участке типичных терригенных красноцветных осадков еще раз подтверждает сложность и изменчивость процессов осадконакопления на участках дна моря подобного типа.

Понятия «биогермы» и «риф» включают в себя представление об организмах, активно строивших эти образования, а такими организмами, обитавшими на морском дне, могли быть сравнительно немногие. В сообществе с организмами-строителями обычно жили также и другие организмы, накопление скелетов которых способствовало сооружению рифов и биогермов.

Строителями пинежских биогермов, как это отмечали и предшествующие исследователи, были многочисленные мшанки с веерообразными и другими колониями, относящиеся к нескольким видам и родам. Это хорошо можно видеть в обнажении верхнеберезниковской луки, единственном месте, где вскрыт наиболее крупный, но вместе с тем сравни-

тельно небольшой (7 м видимой высоты) биогерм. В части небольших «зародышей» биогермов, в значительном числе имеющихся в том же обнажении, мы также обнаружили скелеты мшанок, сохранившиеся в прижизненной ориентировке.

Биогермы, несомненно, были заселены, причем очень густо, также морскими лилиями. Однако в отличие от скелетов мшанок — хрупких, но монолитных — скелеты морских лилий после смерти этих животных в беспокойных водных условиях, характеризующих участки морского дна, на котором возникали биогермы и рифы, очень быстро распадались на составные части. В этом заключалась существенная разница между скелетами представителей обеих групп животных.

Сколько-нибудь крупные обломки стеблей морских лилий мы почти не видели. Они были найдены лежащими параллельно друг другу, вместе с несколькими чашечками, только в одном месте в кургинском обнажении (рядом с ручьем Городишник), где попадались также хорошо сохранившиеся крупные скелеты мшанок и где, по всей видимости, обнажается малоразрушенный участок тела биогерма.

По соседству с этим участком и в верхнем по течению конце обнажения, а также по обе стороны от мшанкового биогерма в верхнеберезниковском обнажении в разрезе наблюдаются большие нагромождения, обычно в виде косолежащих пачек, — отдельных члеников стеблей, либо еще цельных, либо в различной степени размолотых волнами в детрит.

Наши предшественники по изучению пинежского разреза (Зеккель, 1941) справедливо отмечали, что эти энкринитовые породы образуют склоны биогермов. Такие же отложения скринов, но образованные не частями скелетов криноидей (которых здесь нет), а раковинами брахиопод и пелеципод мы наблюдали у раннепермских биогермов по р. Сылве в Предуралье.

Таким образом, в то время как скелеты мшанок, также во множестве попадая на склоны биогермов и перерабатываясь здесь в детрит, все же частью сохранялись *in situ*, в естественной для них прижизненной ориентировке в самом теле (ядре) биогермов, морские лилии захоронялись почти исключительно на склонах последних, образуя здесь мощные шлейфы — в дальнейшем энкринитовые известняки.

Некоторую параллель с этими пермскими биогермными (точнее, прибиогермными) образованиями, сложенными остатками криноидей, составляют своеобразные, в литературе должным образом еще не освещенные цистойдные известняки в ордовике Эстонии. Здесь целый известняковый горизонт, не менее 10 м мощности, иногда почти нацело сложен табличками чашечек цистойд *Hemicosmites porosus* Eichw., с примесью раковинного детритуса. Это так называемые «гемикозмитовые слои» Эйхвальда или D_{III} , т. е. вазалеммаский горизонт эстонского ордовика. Среди миллионов и миллиардов отдельных табличек гемикозмитов, слагающих «вазалеммаские мраморы», с большим трудом удается найти цельные чашечки этих животных (поиски дали автору только одну неполную чашечку). Так легко они рассыпались после смерти животных, возможно нередко насильственной, в условиях очень беспокойной водной среды.

Изучение разрезов показало, что гемикозмиты обитали там же, где мы встречаем их разрозненные остатки, на небольших уплотненных участках морского дна. Уплотнение этих участков производили другие иглокожие — из класса текоидей. Это были представители установленного Ф. Б. Шмидтом вида *Cyathocystis rhizophora*, находки которого считались величайшей редкостью. На самом же деле оказалось, что текоидея *C. rhizophora* F. S. являлась чуть ли не порообразующим организмом. Она обладала резко выраженной «рифовой» формой чашечки и была лишена стебля. Корневидными выростами основания чашечки *C. rho-*

phora (на что и указывает название этой формы — «несущая корни») прочно держалась на морском дне, скрепляла его и создавала площадки — зачаточные биогермы — для поселений цистоидей *Hemicosmites porosus* Eichw. Эта же последняя обладала тонким многочисленным стеблем, как и сама чашечка рассыпавшимся после смерти иглокожего.

Биогермы в казанских отложениях р. Пинеги встречаются не только в горизонте Аз. Одинокий миниатюрный биогерм, протяженностью 10–15 м, имеется здесь в самом основании казанского яруса, в первом его выходе на правом берегу реки под д. Вальтево (рис. 4). Короткими боковыми отростками входит он, выклиниваясь, в нормальную для нижнего слоя казанских отложений р. Пинеги разность среднезернистых раковинно-детритических известняков. Активными строителями этого

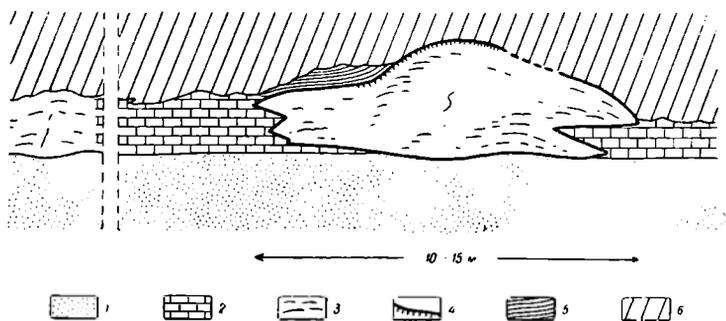


Рис. 4. Миниатюрный биогерм в основании горизонта А₁ казанского яруса. Правый берег р. Пинеги, под д. Вальтево

1 — нижняя красноцветная толща (уфимская свита); 2 — слоистые детритические известняки основания горизонта А₁ казанского яруса; 3 — биогерм; 4 — абрадированная и иссверленная верхняя поверхность биогерма; 5 — глинистые отложения, горизонта А₁; 6 — задерновано

биогерма были мшанки, мелкие кораллы и, возможно, и другие организмы, сохранившиеся в нем в положении роста. Заключены в биогерм также остатки и другой разнообразной фауны.

Таким образом, мы видим, что на небольшом участке морского дна наступавшего Казанского моря, на котором перекачивались, перемывались и дробились раковины и другие скелетные образования беспозвоночных, в тех же гидрологических условиях существовал и возвышался со дна небольшой биогерм. Этот «островок» создали рифостроящие организмы из указанных групп, которые успели закрепиться на морском дне и начали здесь сооружать постройку в борьбе с засыпавшим их детритусом. Строили они ее не долго. Распространяться вширь им препятствовал засыпавший их детрит; дальнейший рост вверх также прекратился довольно быстро.

Наблюдения по девону Русской платформы, как в его Главном, так и в Центральном поле, показали, что некоторые агенты, действовавшие на морском дне, не оставляют следов в рыхлых осадках, но они прекрасно документируются в обычно быстро затвердевавших карбонатных отложениях. Так было и в рассматриваемом нами случае, в районе р. Пинеги. Верхняя поверхность биогерма в какой-то степени еще отражает первичные неровности рельефа биогерма, но она сильно оглажена, выскреблена и от нее уходят вглубь многочисленные каналы петлевидной, в поперечном сечении бисквитообразной формы (рис. 5).

Это говорит о том, что когда рост биогерма прекратился и строители погибли, наступил период размывания биогерма. Но размыв начался тогда, когда биогерм уже превратился в камень, в твердый известняк. Одновременно с абразией поверхности биогерма шло ее иста-

чивание какими-то беспозвоночными-сверлильщиками, вероятно многощетинковыми червями типа *Polydora*. Подобная картина видна на поверхностях наложения быстро затвердевавших ордовикских карбонатных осадков, например на р. Волхове в Ленинградской области, или на абрадированных поверхностях верхнедевонских известняковых слоев, например на р. Шелони в Новгородской области, которые точил червь *Trypanites*.

Биогермостроители погибли в Казанском море вследствие изменения на данном месте условий осадкообразования и жизни. Водный режим стал спокойнее и начали отлагаться терригенные осадки, а в таких условиях жизнь населения биогерма невозможна. Отложился слой этих осадков какой-то мощности, а затем участок вновь попал под

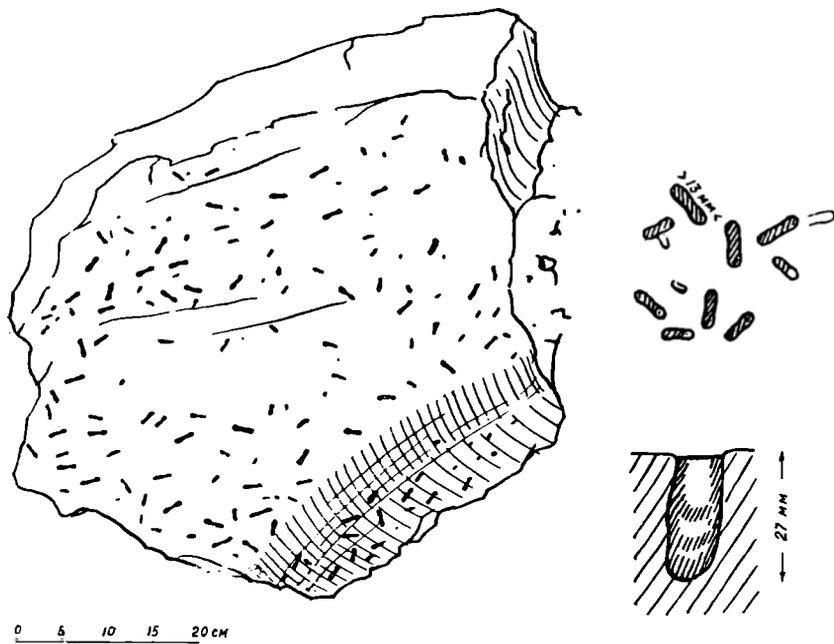


Рис. 5. Петлевидные каналы типа *Polydora*, высверленные в верхней, абрадированной поверхности биогерма у д. Вальтево, на правом берегу р. Пинеги

влияние течений или волн. Они снесли с него рыхлые осадки и обнажили биогерм. Но к этому времени процессы диагенеза уже превратили последний в твердую известняковую породу, противостоящую размыву; она разрушилась сверлящими организмами и абрадировалась пронесившейся над нею ракушей. Затем на данном месте снова наступил период успокоения водного режима, связанный с развивавшейся трансгрессией Казанского моря и с углублением его дна; и наш биогерм был вторично, окончательно, погребен под тонкозернистыми глинистыми осадками.

На примере маленького биогерма видно значение палеоэкологических наблюдений и, в частности, значение изучения «следов жизни» бесследно исчезнувших беспозвоночных для характеристики физических условий водоемов геологического прошлого — их изменчивого гидрологического режима и условий отложения осадков. В случаях, подобных только что рассмотренному, палеоэкологические наблюдения существенно дополняют то, что может быть вычитано из смены серии осадков, сохранившейся в разрезе.

После ознакомления с биогермами в пинежских разрезах казанского яруса у нас возник вопрос, не имеются ли также биогермы в казанских отложениях у с. Долгощелье в низовьях р. Кулоя.

В одном из отчетов М. Б. Едемского (1928, стр. 59), работавшего здесь лет 30 назад, можно прочитать, что в свое время еще К. Гревингк дал послыное описание долгощельского разреза казанского яруса, но что нарисованная им картина разреза «...может быть верна для одного какого-нибудь пункта, а для других, по ту и другую сторону от него, она будет уже несколько иной, и для третьих совершенно иной». Далее мы читаем у Едемского: «...местами он (т. е. разрез. — Р. Г.) кажется совершенно однородным сверху донизу, представляя почти совершенно монолитную толщу известняков, в которой нельзя установить никакого деления на слои: и такие смены на протяжении долгощельского берега повторяются не раз».

Эти строки в статье М. Б. Едемского позволили предположить, что и в Долгощелье мы увидим биогермы. Подплывая к с. Долгощелье под

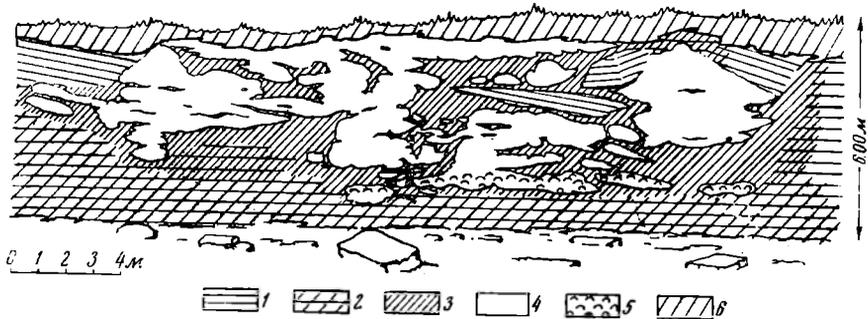


Рис. 6. Один из наиболее крупных биогермов в обнажении казанского яруса на правом берегу р. Кулоя у с. Долгощелье

1—слоистый известняк; 2—глинистый известняк; 3—более сильно глинистый известняк, по соседству с биогермными известняками, переходящий в мергель и известковистую глину; 4—биогермный известняк; 5—биогермостроители; 6—задерновано

самым береговым обрывом — это была знаменитая «долгая щелья», — мы могли даже в темноте различить в ней какие-то большие белые пятна, по бокам переходившие в полный мрак. А на следующее утро, выйдя на берег, мы увидели сложенную слоистыми серовато-желтыми известняками «долгую щелью», на всем ее протяжении, в несколько километров, покрытую белыми пятнами биогермных известняков. Биогермы здесь самых различных размеров — начиная от «зародышей» и до более крупных (высота берегового уступа 6—7 м). На рис. 6 изображен один из биогермов более крупных размеров, длиной около 30 м.

И долгощельские биогермы не могли, конечно, возникнуть сами по себе, без участия каких-то организмов-строителей. Наши поиски обнаружили в основании биогермов какие-то перекристаллизованные известняковые корочки (рис. 7), несомненно принадлежавшие тем организмам, которые, поселяясь на раковинах и раковинном детрите, лежавших на рыхлом морском дне, его закрепляли и давали основание для роста биогермов. Выше в биогермах остатки каких-либо биогермостроителей нами обнаружены не были, и так и остался неясным, каким же образом биогермы нарастали в высоту. Неясным остался также вопрос, почему известняк биогермного типа постоянно находится в глинистой оторочке: при приближении к биогермным телам количество глинистого материала в слоистых известняках увеличивается. Таким образом, остается несколько связанных между собой вопросов, которые надо будет решить, изучая микроструктуру биогермных известняков, углубляясь в вопросы механики и химии отложения осадков и привле-

кая сравнительный материал по биогермам из других мест отложений различного возраста, включая и современные аналогичные образования.

В заключение следует сказать о связи палеоэкологических исследований с вопросами образования полезных ископаемых осадочного происхождения.

Казанский ярус в Архангельской области никаких особо ценных полезных ископаемых не содержит: он включает только известняки, которые использует местное население для обжига их на известь. Нами было выяснено, что наиболее благоприятными для добываний доброкачественной извести являются крупные биогермы, содержащие большие запасы чистого известняка. Такой именно биогерм обнажается в Мезенской губе на восточном берегу Корговского мыса.

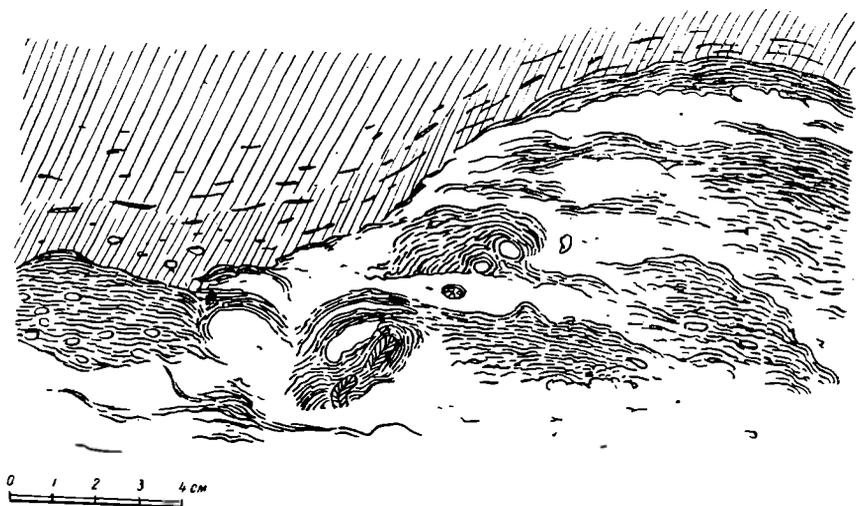


Рис. 7. Участок в основании одного из долгошельских биогермов, показывающий его строителей (параллельно наслоенные корочки). В верхней части рисунка косой штриховкой показан мергель

Отсюда вытекает практический совет, который в аналогичных случаях может дать палеоэколог: для получения доброкачественной извести необходимо розыскивать биогермы больших размеров.

ЛИТЕРАТУРА

- Батанова Г. П. О фациях нижеказанского бассейна в южной части Горьковской области. Изв. Каз. ФАН СССР, сер. геол. наук, № 2, 1954.
- Богачев Я. Т. Некоторые новые данные по стратиграфии и фауне цехштейновых образований Северной Двины и Пинеги. БМОИП, отд. геол., т. 14, № 5, 1936.
- Геккер Р. Ф. Разрез толщи переслаивания (а) окской свиты нижнего карбона Ленинградской области. Матер. по регион. и прикл. геологии Ленинградской обл. и Карельск. АССР, сб. № 2. Изд. Ленинградского геол. треста, 1938.
- Геккер Р. Ф. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции 1934—1936 гг. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IX, вып. 4, 1940.
- Геккер Р. Ф. Наставление для исследований по палеоэкологии. 2-е изд. Наставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков, VI. Изд. Палеонт. ин-та АН СССР, 1955.
- Едемский М. Б. О геологических работах в бассейне рек Пинеги и Кулоя в 1923—1926 гг. Тр. Ин-та по изучению Севера, вып. 41, 1928.
- Едемский М. Б. Геологические исследования в бассейнах рек Пинеги, Кулоя и Мезени в 1929 г. Тр. Геол. музея АН СССР, т. VIII, 1930.
- Зеккель Я. Д. Первые моменты жизни Казанского моря на севере Русской платформы. Проблемы сов. геологии, № 8, 1936.
- Зеккель Я. Д. Значение рифов в стратиграфии казанского яруса. Докл. АН СССР, т. 32, вып. 8, 1941.

- Зеккель Я. Д. К стратиграфии и палеогеографии казанского яруса. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. 61, отд. геол., нов. сер., т. 31, № 3, 1956.
- Корольюк И. К. Подольские толтры и условия их образования. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 110, геол. сер., № 56, 1952.
- Лихарев Б. К. Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета в 1925 г. Изд. Геол. ком., 1927.
- Ноинский М. Э. Разрез пермской толщи, выступающей на правом берегу р. Волги, близ д. Печищи против г. Казани. Тр. Об-ва естествоисп. при Казанск. ун-те, т. XXXII, вып. 6, 1899.
- Солодухо М. Г. Казанские отложения бассейна р. Немды. Учен. зап. Казанск. гос. ун-та, т. 114, кн. 3, 1954.
- Форш Н. Н. Стратиграфия и фации казанского яруса Среднего Поволжья. Сб. «Геология Поволжья». Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 45, 1951.
- Форш Н. Н. Палеозоологические закономерности распределения фауны казанского времени в Среднем Поволжье. Геол. сб., I (V). Изд. ВНИГРИ, 1951.
- Форш Н. Н. Пермские отложения. Уфимская свита и казанский ярус. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 92, 1955.
- Яковлев Н. Н. О прирастании раковин некоторых *Strophomenacea* (*Meekella*, *Strophalosta*, *Aulosteges*). Изв. Геол. ком., т. XXVI, № 4, 1907.
- Яковлев Н. Н. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 48, 1908.
-

Е. И. СЕМЕНОВА

К УСЛОВИЯМ ЗАХОРОНЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ОСТАТКОВ И ОБИТАНИЯ ФАУНЫ ПАЛЕОЦЕНА БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ р. ДОНА

Настоящая статья является первой попыткой обобщения материалов по наблюдениям над захоронением остатков фауны из палеоценовых отложений бассейна среднего течения Дона и восстановления условий ее обитания.

Несмотря на широкое распространение палеоценовых отложений в бассейне среднего течения Дона, значительные скопления остатков фауны встречаются лишь в нескольких пунктах. Наиболее богатые скопления наблюдаются в нижней опоково-глинистой пачке сызранской свиты. В меньшей степени фауна присутствует в песчано-глинистых породах верхней части сызранской и нижней части саратовской свит и почти полностью отсутствует в песчаных породах березовской и верхней части саратовской свит. Комплексы фауны, обнаруженные в палеоценовых отложениях всех разрезов по условиям захоронения, именно отсутствие сортировки раковин, их дробления, окатанности и наличие значительного количества молодых экземпляров, можно считать погребенными на месте их обитания. Они являются палеоценозами (по терминологии Р. Л. Мерклина) и составляют части биоценозов морских бассейнов отдельных промежутков палеоценового времени. Исключение составляет комплекс фауны конгломератовидного песчаника, залегающего в основании саратовской свиты. В этом песчанике с фауной, погребенной на месте обитания, имеется несколько форм, переотложенных из более древних отложений. При восстановлении условий обитания фауны этого отрезка времени чуждые данному палеоценозу организмы не принимаются во внимание.

Фауна нижней части сызранской свиты окрестностей ст. Суровикино и с. Громославки представлена ядрами, отпечатками и реже раковинами. Большинство представителей имеет мелкие размеры, тонкую хрупкую раковину и лишь у представителей родов *Meretrix*, *Panopea* (бассейн р. Мышковой), местонахождение которых приурочено к сидеритовым песчаникам, раковины более толстостенные. Фауна встречается в отложениях гнездами и реже в виде отдельных раковин, ядер и отпечатков. Во вмещающих породах раковины располагаются в разнообразных направлениях, не несут следов окатанности и раздробления.

В окрестностях ст. Суровикино (бассейн р. Чира) комплекс фауны верхней части березовской свиты и нижней опоково-глинистой пачки сызранской свиты представлен следующими родами: *Leda*, *Nucula*, *Nemocardium*, *Cuspidaria*, *Corbula*, *Phacoides*, *Pleurotoma* и представляет собой палеоценоз *Leda* — *Nemocardium*. Этот палеоценоз можно разделить на ряд ассоциаций.

Приведенная выше фауна в родовом отношении близка к бентонной фауне средних глубин современных морей и характерна для бассейна с нормальной соленостью, с недостаточной аэрацией и отсутствием донных течений. Последнее наиболее ярко подтверждается пыльным развитием рода *Leda*, который, как известно, является прекрасным показателем вышеуказанных условий. На основании присутствия в осадках рода *Leda*, а также родов *Cuspidaria*, *Nucula*, *Pleurotoma* можно предполагать, что морской бассейн данного отрезка времени в окрестностях ст. Сузовикино был сравнительно глубокий (около 200 м), с нормальной соленостью; дно этого бассейна имело мягкий илистый или илисто-песчаный грунт с богатым содержанием органического вещества, необходимого для питания организмов, где отсутствовали донные течения и поверхностные волнения не достигали морского дна, а аэрация дна была недостаточной.

Несколько иной состав фауны наблюдается в окрестностях с. Громославки (бассейн р. Мышковой), где нижняя часть сызранской свиты слагается опокowo-глинистыми породами с прослоями сидеритовых песчаников с многочисленными пелециподами, гастроподами, иглокожими из родов: *Leda*, *Nucula*, *Tellina*, *Nemocardium*, *Criptodon*, *Meretrix*, *Paponea*, *Cyprina*, *Phacoides*, *Aporrhais*, *Acteon*, *Chlamys*, *Linthia*, *Pholadomya*. Названный комплекс фауны значительно богаче и разнообразнее и имеет лучшую сохранность, чем в разрезе ст. Сузовикино. Весь указанный комплекс фауны близок по составу к фауне березовской и сызранской свит разреза ст. Сузовикино. Однако здесь появляются новые роды *Tellina*, *Chlamys*, *Criptodon*, *Solenomya* и др. Роль рода *Leda* уменьшается и его место занимает род *Nucula*. Представители рода *Leda* имеют мелкие размеры, раковины их более короткие и несколько вздутые. Качественное многообразие фауны, уменьшение количества эвриоксибиотных родов (отсутствует род *Cuspidaria*), присутствие рода *Chlamys* (мелких размеров) свидетельствуют о том, что морской бассейн на рассматриваемом участке был несколько меньшей глубины (отсутствует род *Pleurotoma*, исключительно глубинный), чем в окрестностях ст. Сузовикино. Он характеризовался нормальной соленостью, дно его имело глинисто-песчаный грунт. Донные течения отсутствовали и лишь временами (в период накопления сидеритовых песчаников), вероятно, господствовали незначительные течения. Аэрация дна улучшилась, хотя все еще оставалась не вполне достаточной, что подтверждается палеоценозом *Leda—Nucula—Solenomya—Meretrix*.

В окрестностях хуторов Власова—Цимловского (бассейн р. Куртлака) нижняя часть сызранской свиты представлена в основном песчано-глинистыми породами, именно с преобладанием глинистых пород, и содержит фауну в составе следующих родов: *Cucullaea*, *Meretrix*, *Ostrea*, *Chlamys*, *Nucula*, *Pectunculus*, *Modiola*, *Avicula*, *Hipponix*. Остатки фауны представлены ядрами, раковинами, реже отпечатками. Все остатки ориентированы большей частью в одном направлении. Поскольку представители указанных родов *Ostrea*, *Pectunculus* и др. ведут бентонный образ жизни и в настоящее время живут на песчано-илистом грунте мелкого моря нормальной солености, с наличием донных течений, с достаточной аэрацией, то можно предполагать, что близкими к подобным же условиям были условия палеоценового бассейна во время накопления пород нижней части сызранской свиты в верховьях р. Куртлака (хутора Власов—Цимловский).

Для всех представителей фауны верхней части сызранской и нижней части саратовской свит свойственны крупные размеры и толстые раковины. Последние не несут следов окатанности или переотложения, что свидетельствует о захоронении их также на месте своего обитания и о том, что они являются частью биоценозов морских бассейнов. Все изученные роды не переносят пониженного содержания кислорода в

воде, предпочитают подвижную среду для своего существования, обитают на мелководных участках с песчаным или песчано-илистым грунтом. Присутствие большого количества теплолюбивых форм (*Ostrea*, *Pinna*) также свидетельствует о мелководности бассейна. Все это дает право считать, что морской бассейн рассматриваемого промежутка времени был мелководным, нормальной солёности, с наличием донных течений, с достаточной аэрацией. В этом бассейне уже совершенно не встречаются эвриоксибиотные роды. Присутствие же в ассоциации *Ostrea*, *Chlamys* (в нижней части саратовской свиты), окатанных панцирей ежей, позвонков рыб, зубов акул и скатов, чуждых данному палеоценозу, показывает на развитие весьма сильных течений и волнений, которые возможны только в условиях мелководного прибрежного бассейна в начальной стадии трансгрессии.

Необходимо отметить, что комплексы фауны саратовской и сызранской свит палеоценовых отложений бассейна среднего течения Дона близки между собой. Преобладающее значение в них принадлежит пелециподам (до 23 родов), очень незначительное место занимают гастроподы (4 рода), иглокожие, кораллы, мшанки и остатки ракообразных. При этом наиболее богатым с качественной и количественной стороны является палеоценоз сызранской свиты. В нем встречен 21 род пелеципод и все перечисленные роды иных классов, за исключением мшанок. Комплекс фауны саратовской свиты гораздо беднее, он содержит всего 10 родов пелеципод и один род из мшанок. Из этой весьма общей сравнительной характеристики комплексов фауны сызранской и саратовской свит легко сделать некоторые выводы. Сызранский век по сравнению с саратовским являлся более благоприятным по совокупности своих условий обитания, развития фауны, а также захоронения ее остатков и сохранения их в более позднее время. Закономерная связь определенных ассоциаций фауны хорошо увязывается с определенными типами пород. Максимальное количество остатков фауны приурочено к опоково-глинистым отложениям, в меньшей степени — песчано-глинистым и почти полностью фауна отсутствует в песчаных породах.

Анализ палеоценозов (комплексов фауны) показывает, что несмотря на некоторую общность условий обитания фауны, для каждого в отдельности сызранского и саратовского веков, в более узкие промежутки времени имели место некоторые различия этих условий как во времени, так и в пространстве. В период накопления опоково-глинистой толщи сызранского века в отдельных участках морского бассейна имелись в одинаковые промежутки времени несколько отличные условия. В бассейне р. Мышковой они определялись комплексом фауны с преобладанием родов (палеоценозом): *Leda*, *Nucula*, *Meretrix*, *Solenomya*, в бассейне р. Чира — *Leda*, *Nemocardium*, в бассейне р. Куртлака — *Nucula*, *Meretrix*, *Ostrea*. Такое различие палеоценозов (комплексов фауны), вероятно, было обусловлено в основном неодинаковым газовым режимом и подвижностью воды. В бассейне р. Чира (балка Осиновая) и в бассейне р. Мышковой морской сызранский бассейн характеризовался недостаточной аэрацией, меньшим поступлением кислорода в придонные слои воды, полным или почти полным отсутствием течений и сравнительно более медленным накоплением главным образом кремнисто-глинистых осадков, чем в бассейне р. Куртлака. Несмотря на близость этих двух участков, морской бассейн в бассейне р. Чира обладал более затрудненной аэрацией, чем в бассейне р. Мышковой. В противоположность этому, в бассейне р. Куртлака участок моря в этот промежуток времени отличался большей подвижностью воды, хорошей аэрацией и большей мелководностью. Эти условия сызранского морского бассейна во всех отмеченных пунктах не менее 2 раз нарушались, а именно в момент накопления песчано-глинистых и карбонатных

осадков — глауконито-кварцевых песков и сидеритовых песчаников. Для этих моментов характерны близкие ассоциации фауны, отмеченные во всех разрезах. В бассейне р. Мышковой и в бассейне р. Куртлака ассоциация *Meretrix*; в бассейне р. Чира — ассоциация *Cucullaea—Ostrea*, в бассейне р. Мышковой — *Cucullaea—Chlamys*. Эти ассоциации фауны отвечали условиям большей подвижности воды, лучшей аэрации и меньшей глубоководности.

Комплекс фауны (палеоценоз), описанный для саратовского века, дает возможность охарактеризовать условия морского бассейна только в первую его половину. Ассоциация фауны конгломератовидного песчаника, залегающего в основании саратовской свиты, указывает на значительную подвижность воды (наличие течений), хорошую придонную аэрацию и нормальную соленость. Это подтверждается наличием в песчанике окатанных, чуждых для данной ассоциации переотложенных ростров белемнителл, сильно окатанных панцирей ежей и позвонков рыб. В течение накопления кремнисто-глинистых и песчаных осадков, перекрывающих конгломератовидный песчаник, восстанавливаются условия, близкие к условиям морского бассейна второй половины саратовского века. Морской бассейн этого времени достигал глубины от 10 до 100 м, был теплым, нормальной солености, с хорошей аэрацией, сравнительно мелководным с более или менее сильными движениями воды. На все это указывает обильное развитие теплолюбивых родов моллюсков *Ostrea* и *Pinna*. Со второй половины саратовского века в силу положительных движений земной коры на большей части Русской платформы намечается значительная регрессия морского бассейна. Следы этой регрессии являются толщи кварцевых песков, иногда грубозернистых с железистыми и марганцевыми оолитами и с растительными остатками. На мелководные условия осадконакопления указывает также присутствие железистых и марганцевых оолитов, образующихся, как правило, в сублиторали, на глубине от 25 до 60 м в подвижной среде, и обилие окаменелой древесины, источенной сверлящими моллюсками.

И. Г. ПИДОПЛИЧКО

ЗНАЧЕНИЕ ФИЛОГЕНИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ДЛЯ ГЕОХРОНОЛОГИИ И СТРАТИГРАФИИ

Для того чтобы широко пользоваться геохронологическими понятиями, последние должны быть относительно стабильными.

В настоящее время мы не можем сказать, что крупные и более мелкие геохронологические подразделения в какой-то мере стабилизированы. Это создает большие трудности в отношении использования относительной геохронологии не только при решении практических задач геологии, но и в интересах распространения научных знаний, в частности пропаганды материалистического учения о развитии Земли и жизни на ней.

В идеале геохронологические схемы и соответствующие им стратиграфические схемы должны совпадать. Однако ввиду трудностей синхронизации и корреляции тех или иных напластований, особенно дробных стратиграфических подразделений, доказать соответствие ряда практически выработанных стратиграфических схем определенной геохронологической схеме не всегда удается. Достаточно напомнить, что расхождения в датировках достигают иногда не только веков и эпох, но даже целых периодов (всем известны, например, несогласия в датировке угленосных толщ Кузбасса и Восточной Сибири). На состоявшемся 23—31 января 1956 г. межведомственном совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем для Сибири обнаружились большие разногласия не только по частным вопросам, но и по основным принципиальным. Совершенно очевидно недостаточно строгое применение геохронологических принципов при стратиграфических построениях. Весьма характерно и то, что искажение понятия времени стало чем-то законным, вошедшим в литературу. Даже на данной сессии употреблялись выражения «верхняя часть периода», «нижняя эпоха», «верхняя эпоха», «верхний век», «нижний век» и т. д. Такое определение времени подобно выражениям «нижний день» вместо «вчерашний день»; «верхний день» вместо «завтрашний день» и т. д. Но тем не менее такая несуразность вошла в жизнь якобы потому, что так уже принято в практике.

Нам кажется, что на этом примере ясно видно, что расчленение осадочных толщ в пространстве, т. е. стратиграфия, в значительной мере развивается в отрыве от расчленения формирования этих же толщ во времени, т. е. от геохронологии.

И если расчленение отложений в пространстве требует большой подробности и нередко может осуществляться в рабочем порядке на основании целого ряда местных схем, которые могут быть параллельны и совпадать потом после выяснения их синхронности, то с самим временем таких манипуляций проделывать, конечно, нельзя. Ведь понятие времени формирования тех или иных участков земной коры не зависит

от пространственных дробных делений этих участков, является универсальным и не должно нами искажаться. Во всех уголках земного шара понятие силур, карбон, миоцен, плиоцен и т. д. должны обозначать одно и то же время, иначе говоря, принципиальная геохронологическая схема должна быть единой и более или менее стабильной. Мерила времени истории Земли, как и другие мерила времени, нельзя без конца менять. Они слагались исторически и в той или иной форме вошли в жизнь, поэтому их нужно максимально стабилизировать, положив в основу этой стабилизации какой-то принцип. Нельзя поэтому выделять новые геологические группы или системы, которые являются пространственными эквивалентами эр и периодов, без нарушения более или менее установившихся уже мерил времени в истории Земли.

Это тем более важно подчеркнуть, что в практических целях стратиграфический эквивалент хронологического подразделения иногда можно делить на какое угодно число отрезков. Иначе говоря, чрезвычайная дробность стратиграфических схем, если она оправдана, не должна разрушать установившихся мерил геологического времени, не должна искажать их.

Классическим примером искажения понятия геологического времени является многостаянная схема ледниковых и межледниковых эпох, часто фигурирующая в нашей литературе в отрыве не только от самого времени, но и от пространства, «отражая» то, чего не существовало. Все это свидетельствует о том, что нужно работать над упорядочением и стабилизацией геохронологических схем. Нельзя допустить, чтобы число геохронологических эр истории Земли колебалось в разных работах от 5 до 8 и даже больше, чтобы число периодов колебалось от 11 до 20 и т. д.

В монографической, периодической, учебной и научно-популярной литературе разноречивое применение геохронологических понятий в настоящее время весьма большой и опять-таки не только по вопросам геохронологии отдельных веков и эпох, но и в отношении периодов и эр. Таким образом, основная задача в настоящее время — найти пути к определенной принципиальной согласованности в трактовке геохронологических понятий, в их практическом применении. Некоторые соображения в этом отношении мы и намерены сообщить в данной статье.

Одной из причин усложняющих стабилизацию геохронологических понятий, является то, что основной принцип выделения геохронологических подразделений — принцип биологический — не всегда соблюдается. Чтобы не быть голословным, приведем такой пример. Древнейшие отрезки времени, в течение которых развилась земная кора и первоначальные и ранние формы жизни, давно уже названы архейской и протерозойской эрами. При этом подразумевалось, что в архейскую эру жизни на Земле не было, а в протерозойскую эру развивались начальные и последующие формы жизни, кроме позвоночных. Следовательно, в основу представлений об архейской и протерозойской эрах положен биологический принцип, принцип, заключающий в себе представление об историческом развитии жизни на Земле, вытекающее из теории эволюции.

Однако в последнее время ряд геологов, столкнувшись с тем фактом, что практически разграничить архейские и протерозойские отложения иногда не удается, ввели подсобное понятие докембрий, которое сначала не имело строгого геохронологического значения, но постепенно начало подменять понятия архейской и протерозойской эр.

В настоящее время на основании этого нововведения и нахождения графитовых и известняковых образований в толщах кристаллических пород стало распространяться ложное учение о том, что вся толща кристаллических пород земной коры содержит следы жизни и что ни-

какого архея в природе не существует. Подобное учение возникло еще до появления гипотезы О. Ю. Шмидта о происхождении Земли, но с появлением этой гипотезы она стала научной основой для ликвидации геохронологического понятия архейской эры как эры безжизненного этапа в развитии Земли.

Нам кажется, что обнаруживающаяся иногда несостоятельность современных методов в деле разграничения некоторых архейских и протерозойских отложений ни в коем случае не должна служить основой для отрицания важнейшего научного принципа выделения главных геохронологических подразделений на основании развития жизни на Земле.

Нет надобности доказывать то положение, что как первичные формы организмов, так и отдельные группы животных и растений появились на Земле не сразу, что они развились в разное время, но последовательно, по мере усложнения в процессе эволюции. Раз это так, то, базируясь на последовательности появления тех или иных форм жизни во времени, мы имеем все возможности построить такую принципиальную геохронологическую схему, которая будет относительно стабильна, вполне понятна и практически весьма полезна. Этот вывод является, конечно, азбучной истиной, но, к сожалению, бывает так, что эта истина забывается. При построении принципиальной геохронологической схемы необходимо учитывать развитие всех групп организмов и, в частности, позвоночных. Филогения позвоночных весьма важна при решении затронутых нами геохронологических проблем.

В настоящее время нередко считают, что позвоночные не пригодны для построения стратиграфических, а следовательно, и для геохронологических схем, так как они часто имеют сквозное распространение в течение ряда эпох и даже периодов.

Подобные настроения отразились даже на подготовке кадров палеонтологов. В настоящее время, как известно, специалистов по ископаемым позвоночным, особенно древним, у нас недостаточно. Даже во ВСЕГЕИ после А. А. Борисяка и А. Н. Рябина по позвоночным никто не работает. Можно отметить также, что в некоторых программах по геологии об ископаемых позвоночных даже не упоминается (таковы некоторые программы по геологии, изданные для педагогических вузов).

Указание на то, что представители позвоночных в качестве относительно устойчивых родов, а иногда и видов, проходят нередко через ряд геологических веков, эпох и даже периодов, должно быть отнесено и к множеству представителей беспозвоночных и растений. Грани времени мы можем определить только по появлению тех или иных организмов на Земле, а не по их исчезновению. Последнее, как тут уже справедливо указывалось А. И. Толмачевым, растянуто во времени и определяется по-разному для отдельных областей земного шара. Говоря о позвоночных, можно отметить, что филогения крупных систематических групп и, например, классов весьма пригодна для решения многих общих геохронологических проблем.

Нетрудно видеть, что в общих чертах (см. рисунок) филогенетическое развитие позвоночных легло в основу выделения отдельных периодов палеозоя, мезозоя и неозоя (или кайнозоя). Из периодов палеозойской эры кембрий является периодом развития позвоночных, не имевших еще твердых костных скелетных образований. Силур — периодом развития бесчелюстных, особенно панцирных, имевших плакоидную чешую или костный панцирь. Девон — периодом появления и развития первых челюстных позвоночных, т. е. рыб, особенно панцирных. Карбон — периодом появления и развития амфибий (стегоцефалов). Пермь — периодом развития примитивных и последующих групп рептилий.

Подобная схема расчленения палеозоя на отдельные отрезки по появлению классов позвоночных (бесскелетные позвоночные, бесчелюстные, рыбы, амфибии, рептилии) может быть вполне стабилизирована, ибо названные классы позвоночных появлялись на Земле, безусловно,

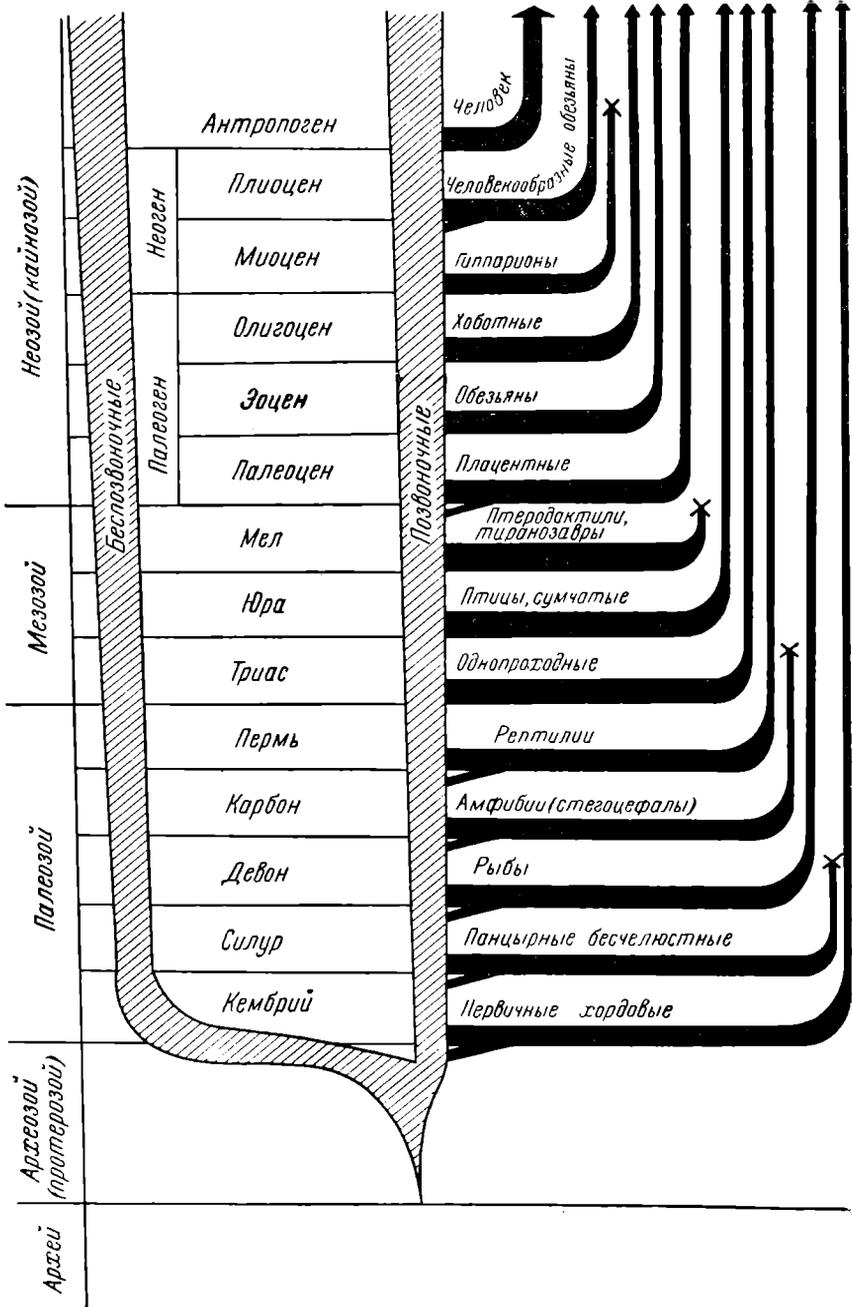


Рис. Развитие главнейших групп позвоночных и соответствие времени их появления основным геохронологическим подразделениям

последовательно и, что весьма существенно, число этих классов сравнительно невелико. Поэтому можно именно этот факт положить в основу геохронологического расчленения палеозоя на периоды, отграниченные во времени развитием позвоночных. Стало бы понятно, почему обычно палеозой делится на пять периодов, а не на четыре или не на шесть

или семь, как сейчас это иногда делается в связи с разделением на два периода силура (ордовикский и готландский или силурийский) и карбона (миссисипский и пенсильванский). Наконец, не надо было бы делать попытки объединить карбон и пермь в один период — антраколитовый или пермокарбон.

Придерживаясь этого принципа, не надо было бы ихтиостегиевые слои отнести к девону, ибо они должны знаменовать начало карбона.

Вопрос об определении раннего предела перми, по-видимому, может быть решен на основе возникновения рептилий. В настоящее время, как известно, появление рептилий относится к концу карбона. Однако многие карбоновые рептилии позже оказались стегоцефалами, амфибиями. Положение в системе ряда позднекарбоновых и раннепермских четвероногих и сейчас не выяснено, т. е. они могут оказаться рептилиями. Это свидетельствует о том, что методы определения костных остатков позднекарбоновых позвоночных до сих пор еще не могут считаться вполне совершенными и в этом отношении необходимо еще работать. Поскольку коренное различие между стегоцефалами и примитивными рептилиями состоит не столько в общем строении скелетных элементов, сколько в строении органов дыхания и в способе размножения, то до выяснения именно этих основных различий и особенно деталей строения скелета нельзя уверенно говорить о почти параллельном развитии в карбоне стегоцефалов и рептилий. Следовательно, проблема времени возникновения древнейших рептилий требует дальнейшей углубленной разработки и имеет большое значение для решения упомянутых геохронологических вопросов. Ясно, однако, что путь от стегоцефалов с их двойным дыханием при помощи жабр (по крайней мере в личиночном состоянии) или легких (при наличии кожного дыхания) при икромечущем способе размножения, до рептилий, характеризующихся единым легочным дыханием, яйцекладущим способом размножения и наличием такой зародышевой оболочки, как амнион, был достаточно длинен. Указанные приспособления в размножении рептилий свидетельствуют о длительном освоении их предками открытых, удаленных от воды пространств суши.

Из периодов мезозоя триас является временем появления и развития первых однопроходных млекопитающих и костных рыб. Юра представляет период развития зубастых птиц и возникновения сумчатых млекопитающих. Мел является периодом гигантских хищных рептилий и гигантских птерозавров, а также, по современной схеме, периодом возникновения плацентарных млекопитающих. Несмотря на то, что мезозойские позвоночные, особенно наземные, встречаются чаще, чем палеозойские, биостратиграфическое распределение их изучено плохо. Об этом свидетельствует целый ряд коренных перестановок систематического положения некоторых представителей. Например, всем известный представитель древнейших триасовых млекопитающих — дроматерий — американским палеонтологом А. Ш. Ромером без достаточных оснований переведен в класс рептилий. С другой стороны, другими исследователями прежние два юрских рода птиц (археоптерикс и археорнис), по-видимому, вполне обосновано сведены в один род. Множество перестановок делается в систематике крупных рептилий, при этом ясно обнаруживается то положение, что индивидуальная изменчивость гигантских рептилий от их начальных размеров, определяемых размерами яйца, до предельных в старом возрасте не изучена. Многие возрастные формы описаны под новыми видовыми и родовыми названиями. Из этого следует, что назрело время глубокой и коренной ревизии систематики древних рептилий, равно как и более глубокого изучения их морфологических и экологических особенностей. Всевозможные, нередко фантастические, представления о природе мезозойских рептилий должны смениться твердо установленными данными.

Большое принципиальное значение имеет вопрос, например, о том, были ли динозавры живородящими или яйцекладущими. Теоретически нужно допустить, что, как правило, эти рептилии были яйцекладущими, однако и это положение в последнее время оспаривается. Сообщение о недавних находках яиц динозавров в Китае, сделанное Л. И. Хозакиным в его докладе, имеет поэтому большое принципиальное значение.

Выводы о филогенетических взаимоотношениях мезозойских млекопитающих основаны на морфологических особенностях зубов, без учета конвергентного развития и наличия сходных, так называемых, жизненных форм в таких подклассах млекопитающих, как однопроходные, сумчатые и плацентарные. Так же как у стегоцефалов и рептилий, коренные приспособления у мезозойских млекопитающих шли по линии совершенствования размножения — от заведомой яйцекладучести, через промежуточную форму рождения недоразвитых детенышей у сумчатых, до наиболее совершенной живородности у плацентарных млекопитающих.

Все эти совершенствования появлялись во времени последовательно и, следовательно, они вполне могут быть использованы для фиксирования некоторых геохронологических отрезков мезозоя.

В настоящее время вопрос о первом появлении тех или иных групп позвоночных, как и других организмов, не может быть решен без строгого учета палеогеографической обстановки каждого конкретного периода.

В своем докладе А. И. Толмачев утверждал, что ареной возникновения новых наземных групп организмов в мезозое было по существу северное полушарие. Это утверждение в значительной мере правильное, однако применять его нужно весьма осторожно, ибо и южное полушарие, в частности, в эволюции рептилий, сумчатых млекопитающих и других групп сыграло большую роль. В то же время плацентарные млекопитающие должны были появиться действительно в северном полушарии.

Следовательно, филогенетические построения без учета пространственного фактора, т. е. палеобиогеографии, на данном этапе развития науки не будут совершенными.

Возвращаясь к плацентарным млекопитающим, необходимо подчеркнуть наивысшую сложность их биологической организации, их расцвет в неозойской эре и вытеснение ими сумчатых там, где последние к началу неозоя оказались изолированными от плацентарных.

Таким образом, появление плацентарных знаменует собой начало новой эры в истории Земли и не исключена возможность того, что именно появление этой группы животных станет ранним пределом неозойской эры.

В настоящее время, как известно, нахождение плацентарных млекопитающих из отряда насекомоядных указывается для позднего, а иногда и для раннего мела. Последнее утверждение заведомо ошибочно и оно противоречит законам эволюции организмов. Что же касается верхов меловой системы — в современном представлении, то там представители этого подкласса действительно найдены.

Происхождение и филогенетическое развитие плацентарных млекопитающих недостаточно изучено, несмотря на то, что фактический материал по этой группе животных больше, чем по ряду других групп позвоночных. Эволюция насекомоядных в начале палеогена вылилась в появление рукокрылых, примитивных хищников и примитивных представителей обезьяноподобных млекопитающих. Примитивные хищники дали начало водным млекопитающим и копытным, последние дали начало хоботным.

Все эти группы бурно развивались в течение палеогена и неогена и не случайно развитие млекопитающих для этих периодов служило

важным основанием для геохронологических подразделений. В последнее время геохронологическое значение палеогеновых и неогеновых млекопитающих не привлекает надлежащего внимания исследователей и поэтому мы имеем ряд нерешенных вопросов, касающихся развития этой важной группы животных. Не ясна в должной мере филогения сумчатых, не ясно происхождение грызунов, не вполне ясно происхождение сиринов, а в то же время уточнение филогении этих групп весьма существенно для геохронологии.

Большое значение для решения геохронологических проблем последних этапов истории Земли имеет развитие приматов. Это развитие привело к появлению на Земле человека, знаменующего начало антропогена или четвертичного периода.

В последнее время имеются многочисленные попытки расширить предел антропогена, подключив к нему часть плиоцена или весь плиоцен, а по мнению некоторых исследователей, и часть миоцена.

Подобная постановка вопроса является ярким примером отступления от защищаемого нами биологического принципа определения ранних пределов того или иного периода. Ведь появление человека — это незаурядное событие в природе. Начало деятельности человека на Земле может быть определено не только по его костным остаткам, но и по орудиям его труда, начиная с эолитов. Поэтому использование этой возможности для установления определенного рубежа в истории Земли совершенно естественно. Не случайно акад. А. П. Павлов назвал четвертичный период антропогеном. С этим моментом истории отечественной науки тоже необходимо считаться. И совершенно ясно, что перед фактом появления человека на Земле, как фактом геохронологического значения, должны отойти на второй план многие другие факты. Это значит, что ранний предел антропогена нужно проводить не по появлению быков, лошадей, слонов и других животных, а именно по появлению человека. В решении этого вопроса нужно опираться на главные, исторически более важные явления, а не на мелкие второстепенные.

На основании всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. Для того чтобы стабилизировать геохронологические подразделения (в области относительной геохронологии), необходимо широко использовать филогенетическое развитие органического мира, в частности филогению позвоночных.

2. Необходимо развивать исследования по позвоночным в указанном направлении и усилить эти исследования, так как в настоящее время изучение древних позвоночных явно отстает от развития других разделов палеонтологии.

Р. С. ЕЛТЫШЕВА

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ, МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТЕБЛЕЙ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Так называемые криноидные известняки имеют повсюду широкое распространение, они составляют значительную часть осадочных пород. Встречающиеся в этих известняках органические остатки принадлежат главным образом древним морским лилиям (Crinoidea), распавшиеся стебли которых и составляют основную массу этих остатков.

Морские лилии появились в кембрии, единичные находки их плохой сохранности известны из среднекембрийских отложений (Салаирский кряж). Появившись в кембрии, морские лилии уже в палеозое были самыми распространенными формами среди представителей типа иглокожих. С ордовика наблюдалось бурное развитие криноидей, происходившее на протяжении всего палеозоя. В течение этого времени появилось максимальное количество видов; получили широкое распространение многочисленные представители трех обширных отрядов криноидей: *Inadunata*, *Flexibilia* и *Camerata*. Своего наивысшего развития морские лилии достигли в период силура и девона. В пермский период криноидей становится значительно меньше, количество их резко сокращается и к концу этого периода вымирают представители почти всех существовавших отрядов. Только немногие формы (из *Inadunata*) перешли границу палеозоя: сохранились лишь те, которые приспособились к новым условиям.

Палеозойские морские лилии были преимущественно прикрепленными, длиностебельчатыми формами (длина стебля от 90 см до нескольких метров), обитающими в мелких морях. Они жили большими сообществами, образуя густые заросли.

Среди палеозойских криноидей существовали и бесстебельчатые формы, например *Hoplocrinus* из силурийских отложений и *Agassizocrinus* — из каменноугольных.

В начале мезозоя (нижний триас) появились криноидеи, принадлежащие к новому отряду *Articulata*. Значительная часть мезозойских и кайнозойских криноидей относится именно к этому отряду. В настоящее время отряд *Articulata* достигает расцвета.

В мезозое встречается много бесстебельчатых криноидей: *Saccosoma* (юра, мел), *Marsupites* и *Uintacrinus* (верхний мел) и др.

Стебельчатые мезозойские морские лилии (длина стебля у некоторых форм достигала нескольких метров) обитали в более глубоких участках морей, чем палеозойские формы. По мнению Н. Н. Яковлева (1934, стр. 275), это «переселение на большие глубины, вероятно, произошло главным образом в течение мезозоя».

Среди современных морских лилий наибольшего развития достигли бесстебельчатые формы из семейства Comatulidae; к этому семейству принадлежит около 90% всех ныне живущих криноидей. Бесстебельчатые криноидеи обитают в прибрежных зонах или в неглубоких участках морей. Современные же стебельчатые криноидеи живут только на больших глубинах (до 6000—10 000 м).

Как указывалось выше, стебельчатые морские лилии в палеозое имели наибольшее распространение и селились большими сообществами. Принимая во внимание эти обстоятельства, можно легко понять, почему в криноидных известняках имеется громадное количество остатков морских лилий. При этом оказывается, что значительная часть их представлена обломками стеблей и их разрозненными члениками. Чашечки криноидей здесь встречаются редко. Этот факт можно объяснить тем, что в любой «заросли» морских лилий на месте ее обитания всегда оставалось несравненно большее количество разрозненных члеников стеблей, чем чашечек или их табличек.

Обычно в криноидных известняках представителей других групп животноных встречается немного или же они отсутствуют совсем; это затрудняет решение вопроса о возрасте этих пород. Но, несмотря на присутствие в известняках большого количества стеблей, геологи ими пренебрегали — стебли не собирали. Объясняется это тем, что палеонтологи изучением и определением стеблей почти не занимались. Однако попытки изучения стеблей, предпринятые в последние годы, дали интересные результаты (R. Moore, 1938; Р. С. Елтышева, 1955а).

Обилие встречающихся разрозненных стеблей и их удивительное разнообразие позволяют теперь уверенно говорить о том, что при систематическом исследовании этих своеобразных фрагментов их можно так же успешно использовать для стратиграфии, как и остатки других ископаемых организмов.

Но произвести определение стеблей, пользуясь естественной систематикой морских лилий, в большинстве случаев не удастся, так как в этой систематике учитываются только особенности строения чашечек. Поэтому каждый палеонтолог, занимающийся изучением стеблей, будет вынужден пользоваться искусственной классификацией, выработанной только для стеблей. Попытка создать искусственную классификацию была сделана Р. Муром (1938), О. С. Вяловым (1953) и автором этой статьи (1956). Во всех этих искусственных классификациях отражены особенности строения стеблей.

Предложенную Муром (1938) искусственную систематику члеников стеблей криноидей мы не можем считать вполне удачной. Искусственная классификация, разработанная О. С. Вяловым (1953), нас также не удовлетворяет.

В основу разработанной нами искусственной классификации стеблей морских лилий, применяемой чисто практически для стратиграфии, положены следующие морфологические признаки: очертание центрального канала, поперечное сечение стебля, особенности строения поверхности сочленения, скульптура и характер боковой поверхности.

В процессе изучения отдельных участков стеблей и их разрозненных члеников удалось выяснить, что как очертание центрального канала, так и очертание самих стеблей бывают весьма разнообразны. Наиболее обычны круглые и пятиугольные очертания, значительно реже бывают четырехугольные и эллипсовидные, исключительно редки треугольные и шестиугольные. В природе встречаются различные сочетания очертаний стеблей и форм каналов. Например, можно найти членики четырехугольного очертания с пятиугольным центральным каналом, круглого очертания с треугольным каналом, эллипсовидные членики с круглым каналом и т. д.

Как показали наблюдения и теоретические построения, таких возможных сочетаний может быть 36 (см. схему). Все эти 36 форм по очертанию центрального канала, как главному морфологическому признаку, разделены на следующие шесть групп (схема — вертикальные ряды).

Группа 1 — *Trigonotremata*. Стебли с треугольным очертанием центрального канала.

Группа 2 — *Tetragonotremata*. Стебли с четырехугольным очертанием центрального канала.

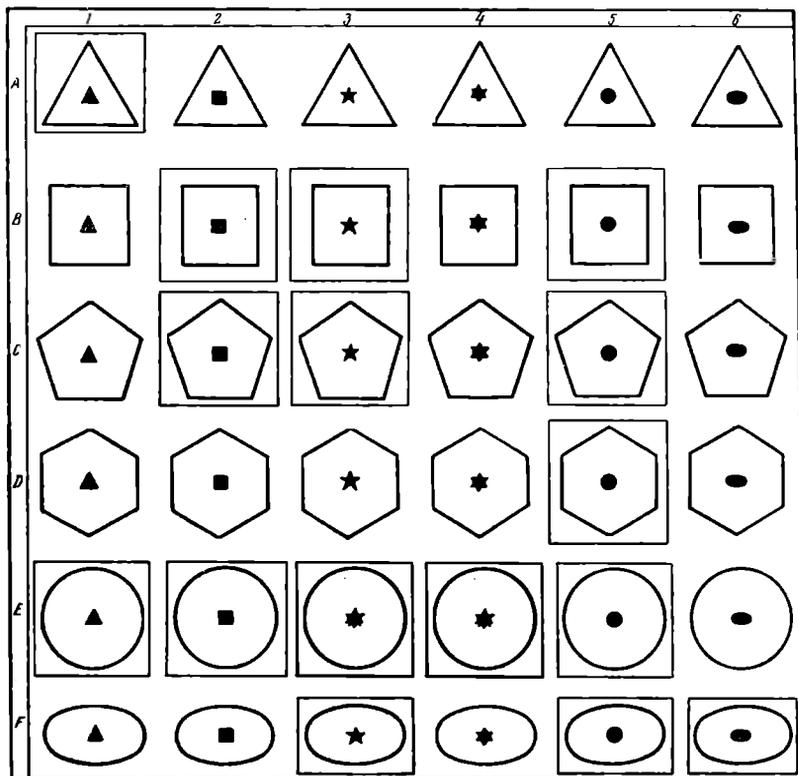


Схема возможных сочетаний поперечных сечений центральных каналов и очертаний стеблей

Группа 3 — *Pentagonotremata*. Стебли с пятиугольным очертанием центрального канала.

Группа 4 — *Hexagonotremata*. Стебли с шестиугольным очертанием центрального канала.

Группа 5 — *Cyclotremata*. Стебли с круглым очертанием центрального канала.

Группа 6 — *Ellipsotremata*. Стебли с эллипсовидным очертанием центрального канала.

Стебли, имеющие одинаковое поперечное сечение, помещены в горизонтальные ряды (см. схему). По этому морфологическому признаку стебли разделены на шесть подгрупп.

Подгруппа А — *Trigonostylidae*. Стебли, имеющие треугольное очертание.

Подгруппа В — *Tetragonostylidae*. Стебли, имеющие четырехугольное очертание.

Подгруппа С — *Pentagonostylidae*. Стебли, имеющие пятиугольное очертание.

Подгруппа D — Hexagonostylidae. Стебли, имеющие шестиугольное очертание.

Подгруппа E — Cyclostylidae. Стебли, имеющие круглое очертание.

Подгруппа F — Ellipsostylidae. Стебли, имеющие эллипсовидное очертание.

Из 36 возможных форм, представляющих собой комбинации различных очертаний центральных каналов и поперечных сечений стеблей, в настоящее время нами встречены пока 16 (эти формы на схеме помещены в рамки).

Необходимо иметь в виду, что по своей форме как очертания центральных каналов, так и очертания стеблей очень близки к некоторым геометрическим фигурам, поэтому в искусственной систематике мы отмечаем эти их особенности в самом названии отдельных стеблей. При этом членик, имеющий треугольный канал и треугольное очертание, получает название *Trigonotrigonalis*; членик с четырехугольным каналом и круглым очертанием называется *Tetragonocyclicus*; членик с круглым каналом и пятиугольным поперечным сечением — *Cyclopentagonalis* и т. д. Все эти названия в нашей искусственной систематике играют роль родовых названий. Они временно их заменяют, до тех пор пока не появится возможность определить принадлежность стебля к той или иной чашечке морской лилии. В таких случаях родовое название, данное по искусственной классификации, должно быть заменено родовым названием естественной систематики.

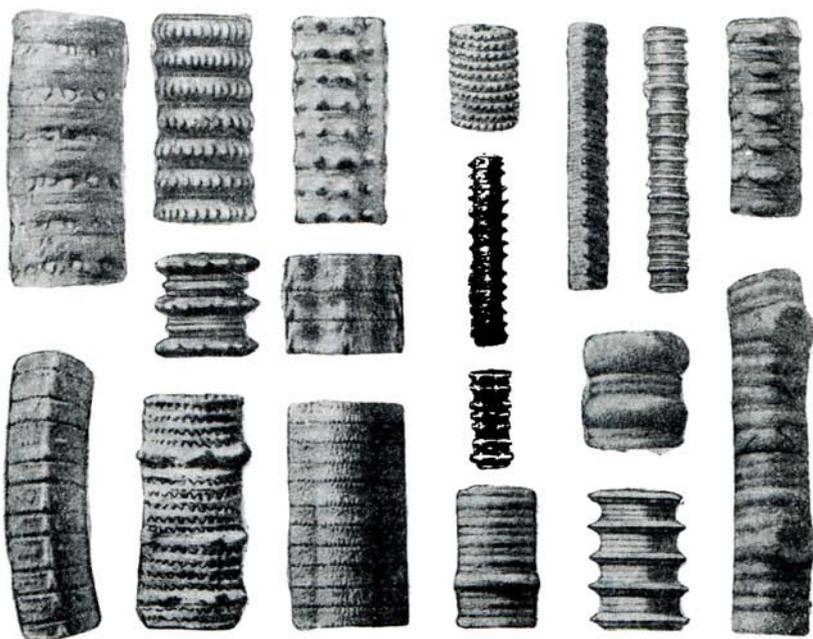
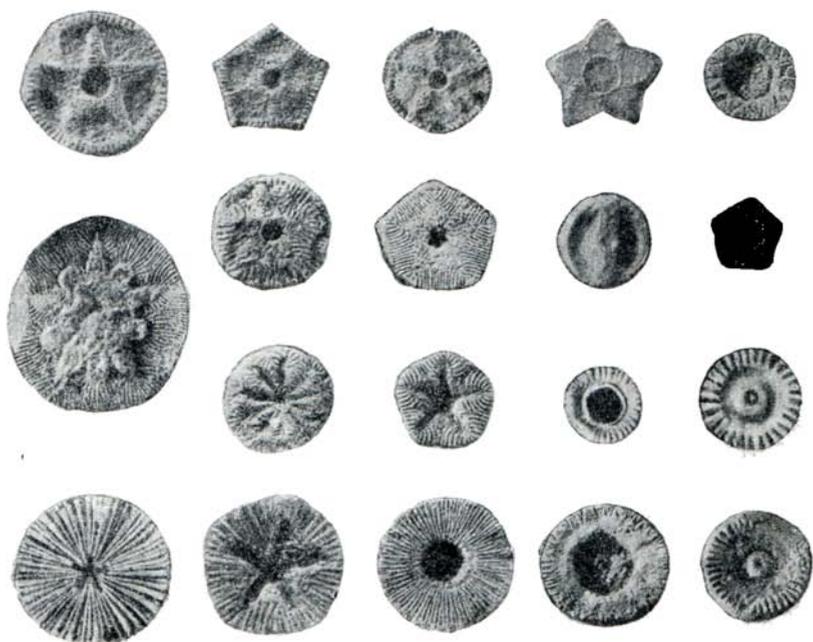
Для определения более низких таксономических единиц, соответствующих как бы виду или разновидности естественной систематики, можно использовать другие морфологические особенности стеблей, такие как строение поверхности сочленения или детали строения и скульптуры боковой поверхности.

Насколько разнообразны поверхности сочленения и скульптура боковой поверхности стеблей можно видеть на тех немногих формах, которые помещены на таблице (см. стр. 234). Очень редко поверхность сочленения бывает гладкой. Обычно она покрыта длинными ребрышками или короткими зубчиками, расположенными весьма разнообразно. В центральной части поверхности сочленения, вокруг канала часто находится центральная площадка, величина и очертание которой бывают очень различны; ее поверхность может быть гладкой или со скульптурой. Не менее богата скульптурой и боковая поверхность членика. Она бывает покрыта бугорками, зубчиками, шипами или другими образованиями, имеющими различную форму и величину. Боковая поверхность члеников может быть гладкой, выпуклой или вогнутой. Членики стебля бывают одинаковыми или различными.

Мелкие таксономические единицы, такие как виды и разновидности, имеют большое значение, так как оказываются характерными для некоторых ярусов и отдельных горизонтов.

Предлагаемая искусственная классификация стеблей морских лилий является довольно простой; ею успешно можно пользоваться при изучении стеблей и их разрозненных члеников.

Методика исследования стеблей морских лилий несложная. Наиболее ценными объектами для изучения являются участки стеблей, образованные несколькими члениками (более 10). Большие участки дают возможность приближенно представить себе строение стебля в целом. Необходимо, чтобы стебель имел хорошо сохранившуюся поверхность сочленения и боковую поверхность. Нельзя пренебрегать отдельными изолированными члениками, они также могут быть вполне определены, если их будет большое количество и они будут иметь хорошую сохранность. Вполне пригодны для изучения отпечатки стеблей и разрозненных члеников, так как при хорошей их сохранности можно установить их поперечное сечение, очертание центрального канала, рисунок поверхности



сочленения и даже характер боковой поверхности. Выветрелые и перекристаллизованные объекты определить трудно, а иногда и невозможно.

Однако большая часть встречающихся стеблей имеет плохую сохранность: это стебли с выветрелой поверхностью сочленения или обломанные участки стеблей с разрушенной поверхностью сочленения. Нужно иметь в виду, что стебли очень легко раскалываются по плоскости спайности кальцита (плоскость разлома проходит под углом к плоскости сочленения). Чтобы у таких объектов установить очертание центрального канала и поверхность сочленения, нужно произвести их шлифовку. Однако необходимо помнить, что рисунок поверхности сочленения помещается только на плоскостях соприкосновения члеников друг с другом (на верхней и нижней поверхности каждого членика). Следовательно, чтобы хорошо рассмотреть поверхность сочленения, нужно шлифовку вести осторожно, и, контролируя каждое движение, дойти точно до линии соприкосновения члеников. Если же эта плоскость будет немного недостигнута или уже немного пройдена, строение поверхности сочленения выяснять будет невозможно; в случае перешлифовки одной плоскости соприкосновения, нужно продолжать шлифовку до следующей плоскости (через членик). Иногда бывает необходимо произвести шлифовку боковой поверхности, это делается для того, чтобы выяснить высоту члеников и характер их расположения. Шлифовка производится при помощи карборунда, на матовом стекле, но не на станке, так как стебли легко разламываются. Освобождение стеблей из породы производится препарировочной иглой, а затем стебель отмывается водой, без применения каких-либо кислот, так как кислоты оказывают одинаковое действие на объект и на породу.

В результате систематического изучения большого количества стеблей и разрозненных члеников удалось выделить среди них ряд форм, имеющих определенную стратиграфическую ценность. В частности, были найдены формы, оказавшиеся характерными для ордовикских отложений Прибалтики; ордовикских и силурийских отложений Сибирской платформы (Р. С. Елтышева, 1955а) и Крайнего Севера; нижнедевонских отложений Казахстана и района Верхнего Амура; для среднедевонских отложений Кузбасса (Елтышева Р. С., 1955в), Средней Азии и Урала; верхнедевонских отложений Центрального и Главного девонского поля; девонских и каменноугольных отложений Алтая.

Проведенная работа над обширным материалом убедила нас в том, что отдельные участки стеблей и разрозненные членики стеблей морских лилий вполне обоснованно можно считать руководящими надежными ископаемыми, а поэтому их можно уверенно использовать для стратиграфии.

ЛИТЕРАТУРА

- В я л о в О. С. О классификации стебельков морских лилий. Тр. Львовского геолог.-об.-ва. Палеонтолог. сер., вып. 2, 1953.
- Е л т ы ш е в а Р. С. Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы. ВСЕГЕИ, 1955а.
- Е л т ы ш е в а Р. С. Полевой атлас фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины. ВСЕГЕИ, 1955в.
- Е л т ы ш е в а Р. С. Стебли морских лилий и их классификация. Уч. зап. Ленинградского гос. ун-та, сер. геол., вып. 12, 1956.
- Я к о в л е в Н. Н. Класс Crinoidea. Морские лилии. В книге Циттеля «Основы палеонтологии» (палеозоология). Ч. 1. Беспозвоночные. 1934.
- М о о г е R. C. 1938. The Use of fragmentary Crinoidal remains in Stratigraphic Paleontology.—Denison University Bull. Journ. Scientific Labor., vol. 33.

Е. Е. МИГАЧЕВА

**К ВОПРОСУ О ЗНАЧЕНИИ ИСКОПАЕМЫХ ОРГАНИЗМОВ
КАК ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПЕРЕРЫВОВ В ОСАДКОНАКОПЛЕНИИ
(НА ПРИМЕРЕ ААЛЕНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА)**

Несмотря на сравнительно хорошую изученность отложений юрской системы, вопрос о границе нижней и средней юры все еще не решен однозначно. Решение этого вопроса во многом зависит от степени изученности вещественного состава и фауны ааленского яруса, располагающегося на границе нижнего и среднего отделов юрской системы. Как известно, шкала юрской системы была установлена вначале Орбиньи, который заканчивал нижний отдел тоарским ярусом, а средний отдел начинал байосским ярусом. В 1864 г. Майер-Эймар выделил в качестве самостоятельной стратиграфической единицы ааленский ярус, включив в него две верхние зоны тоарского яруса и две нижние зоны байосского яруса. С тех пор ааленский ярус прочно вошел в стратиграфическую шкалу юрской системы. Однако о месте ааленского яруса в этой шкале нет установившегося мнения. Одни относят аален к нижней юре, другие — к средней, а третьи предлагают проводить границу между нижней и средней юрой внутри ааленского яруса. Наконец, четвертые, подобно Аркеллу, считают целесообразным упразднить ааленский ярус и включить нижний аален в тоарский ярус, а верхний аален в байосский ярус. Казалось бы, что такое решение наиболее правильно, так как оно отвечает правилу приоритета. Но по ряду причин предложение Аркелла не может быть принято. Прежде всего при этом значительно увеличился бы объем тоарского и байосского ярусов, что мало способствует целям детальной стратиграфии. А самое важное заключается в том, что последующее изучение различных групп фауны, литологии и условий залегания нижнего и верхнего аалена показало необходимость возведения их в ранг самостоятельных ярусов. Впервые это достаточно четко показал Г. Я. Крымголец (1942). Он же предложил оставить для новых ярусов названия нижний ааленский и верхний ааленский до установления стратотипов этих новых ярусов.

Предпринятое нами изучение ааленских отложений Северо-Западного Кавказа показало возможность зонального расчленения их по фауне, аммонитов и целесообразность отнесения нижнего ааленского яруса к нижней юре, а верхнего ааленского яруса — к среднему отделу юрской системы и предложить стратотипы и названия новых ярусов. Нижний ааленский ярус в объеме зон *Dumortieria levesquei* и *Leioceras opalipum* назван кяфарским ярусом, стратотипом его послужил разрез по р. Кяфар (бассейн Кубани). Верхний ааленский ярус в объеме зон *Ludwigia murchisonae* и *Ludwigia consava* с подзоной *Tmetoceras scissum* в основании был назван кардоникским ярусом. Стратотипом послужил разрез по р. Кардоник.

Литологически отложения новых ярусов можно подразделить на две толщи. Нижняя или сланцевая (кяфарский ярус) почти целиком сланцается темными глинистыми сланцами, содержащими стяжения и конкреции сидерита, приуроченные к ее верхним горизонтам—рр. Уруп, Кяфар, Б. Зеленчук (см. рисунок).

Для верхней или известняково-песчаниковой толщи (кардоникский ярус) характерны прослои органогенных и массивных известняков, в основании которых повсеместно присутствует горизонт оолитовых железняков. Известняки приурочены к верхней части кардоникского яруса, а глинистые сланцы находятся здесь в резко подчиненном количестве. В нижней части кардоникского яруса развиты песчаники, достигающие большей мощности в разрезах рр. Кяфара, Б. Зеленчука и Хуссы-Кардоникской.

Отложения зоны *Dumortieria levesquei* кяфарского яруса характеризуются представителями рода *Dumortieria* Haug. В самых низах зоны встречаются редкорребристые формы группы *Dumortieria sparsicostata*. Группа *Dumortieria radiosa* характеризует более высокие слои рассматриваемой зоны. В самых верхних горизонтах появляются представители рода *Grammoceras* Huatt, существовавшие и в тоарское время. Последние переходят в вышележащую зону *Leioceras opalinum* и встречаются там в самых нижних ее слоях. Распространение же рода *Dumortieria* Haug не выходит за пределы данной зоны. Кроме аммонитов, в этой зоне присутствуют белемниты родов *Hastites* Mayer и *Mesoteuthis* Liss.

Некоторые из перечисленных видов рода *Dumortieria* Haug приводятся из Донбасса, Дагестана и Якутии. Все названные виды известны из Англии, Франции и Германии, где характеризуют собой ту же зону. Однако стратиграфическое распространение некоторых из описанных нами видов отклоняется от распространения их в одновозрастных осадках Западной Европы. Так, *Dumortieria munieri* Haug, отмеченная в тоарских отложениях Западной Европы, встречена в большом количестве в изученном районе в зоне *Dumortieria levesquei* кяфарского яруса. *Mesoteuthis stimula* Dum. и *M. triscisa* Jan., известные в Западной Европе только из отложений тоарского яруса, в описываемом районе продолжают свое существование и в кяфарское время.

Верхняя зона кяфарского яруса — зона *Leioceras opalinum* — характеризуется присутствием большого количества видов рода *Leioceras* Huatt, среди которых многие свойственны исключительно этой зоне. К ним относится и *Leioceras opalinum* Rein. Здесь же встречены четыре вида рода *Hammatoceras* Huatt и два вида рода *Pylloceras*. Зона *Leioceras opalinum* на территории СССР установлена в Дагестане и в Донбассе. Почти для всех разрезов рассматриваемой зоны вне СССР характерно присутствие вида *Leioceras opalinum* Rein. и его вариантов. Только два вида рода *Leioceras* Huatt — *Leioceras gracile* Buckm., *L. costosum* Quenst. переходят в зону *Ludwigia murchisonae* кардоникского яруса.

Кардоникский ярус включает в себе две зоны: зону *Ludwigia murchisonae* и зону *Ludwigia concava*. Зона *Ludwigia murchisonae* отмечается по появлению представителей рода *Ludwigia* Bayle. Это главным образом *L. murchisonae* Sow. и близкие к ней виды. В основании зоны выделяется подзона *Tmetoceras scissum*, где встречаются *Leioceras gracile* Buckm., *L. costosum* Quenst. (известные из зоны *Leioceras opalinum* кяфарского яруса) и *L. götzendorfensis* Dogn. и *L. aspera* Buckm., присущие только названной подзоне. Перечисленные виды наряду с характерными чертами рода *Leioceras* обладают новыми признаками, сближающими их с родом *Ludwigia*. К таковым относятся: характер поперечного сечения оборотов, резкая ребристость, характер лопастной линии. Подобный комплекс форм известен в СССР только в

Дагестане из отложений, синхронных кардоникскому ярусу. По фауне аммонитов наши разрезы сходны с разрезами зоны *Ludwigia murchisonae* Англии.

Зона *Ludwigia concava* кардоникского яруса устанавливается по наличию форм, близких к *Ludwigia concava*: *L. casta* В у с к т., *L. excavata* В у с к т., *L. decora* В у с к т. Кроме изученного района, эта зона определяется в разрезах средней юры системы Дибрара по типичному виду *Ludwigia concava* Sow., а также в Дагестане и на Дальнем Востоке. Виды, описанные из зоны *Ludwigia concava* на Кавказе, известны в разрезах этой же зоны Англии и Германии.

Из отложений кяфарского и кардоникского ярусов нами определено 54 вида аммонитов, принадлежащих 12 родам, причем 36 видов (8 родов) встречены в отложениях кяфарского яруса, из них 6 родов и 25 видов присущи только этому ярусу и только два вида рода *Leioceras* Hyatt переходят в кардоникский ярус (зона *Ludwigia murchisonae*). Для кардоникского яруса известны 7 родов и 20 видов аммонитов. Только один род *Leioceras* Hyatt является общим для обоих ярусов.

Таким образом, на границе кяфарского и кардоникского веков наблюдается смена и обновление фауны аммонитов, связанные, видимо с изменением условий осадконакопления.

Анализ фауны головоногих, литологического состава и условий залегания отложений названных ярусов приводит нас к выводу о самостоятельном значении обоих ярусов и о том, что граница между нижней и средней юрой наиболее отчетливо может быть здесь определена, если ее проводить по подошве кардоникского яруса.

Изучение развития аммоноидей в течение кяфарского и кардоникского времени позволило заметить следующее: в зоне *Leioceras opalinum* широкое распространение имеет род *Leioceras* Hyatt. Он представлен видом *Leioceras opalinum* Reip. и его вариантами, из которых в кардоникский ярус переходят лишь два. В кардоникском ярусе род *Leioceras* Hyatt характеризует подзону *Tmetoceras scissum*. Однако представители этого рода несут в себе одновременно признаки обоих родов и представляют собой в сущности ряд переходных форм от рода *Leioceras* Hyatt к роду *Ludwigia* Bayle. В зонах *Ludwigia murchisonae* и *Ludwigia concava* преобладают уже аммониты рода *Ludwigia* Bayle.

Таким образом, изучение фауны в наших разрезах позволяет проследить постепенный переход от рода *Leioceras* Hyatt к роду *Ludwigia* Bayle через ряд промежуточных форм и тем самым установить родственные соотношения между этими родами.

Изучение распределения аммонитов по описываемой площади показывает следующее. В восточной части района по рр. Аксаут, Кардоник отложения кяфарского яруса отсутствуют и породы кардоникского яруса залегают трансгрессивно на тоаре. По фауне здесь отчетливо выделяются обе зоны кардоникского яруса с подзоной *Tmetoceras scissum* в основании. На западе, в бассейне рр. Хусса-Кардоникская, Б. Зеленчук, Кяфар и Уруп отложения кардоникского яруса без видимого несогласия контактируют с породами кяфарского яруса. Контакт проходит внутри литологически однообразной песчано-глинистой толщи. Фаунистически здесь устанавливается присутствие всех зон кяфарского и кардоникского ярусов. Только в основании зоны *Ludwigia murchisonae* в разрезах по названным выше рекам отсутствуют промежуточные виды *Leioceras gracile* В у с к т., *L. costosum* Quenst., *L. götzendorfsensis* Dorn, *L. aspera* В у с к т., связывающие между собой роды *Leioceras* и *Ludwigia* и характеризующие на востоке подзону *Tmetoceras scissum*. Выпадение этой подзоны дало нам основание предположить здесь перерыв между кяфарским и кардоникским ярусами. Геологические наблюдения подтвердили наличие этого перерыва, фиксируемого также азимутальным несогласием. Оказалось, что породы кяфарского яруса падают на се-

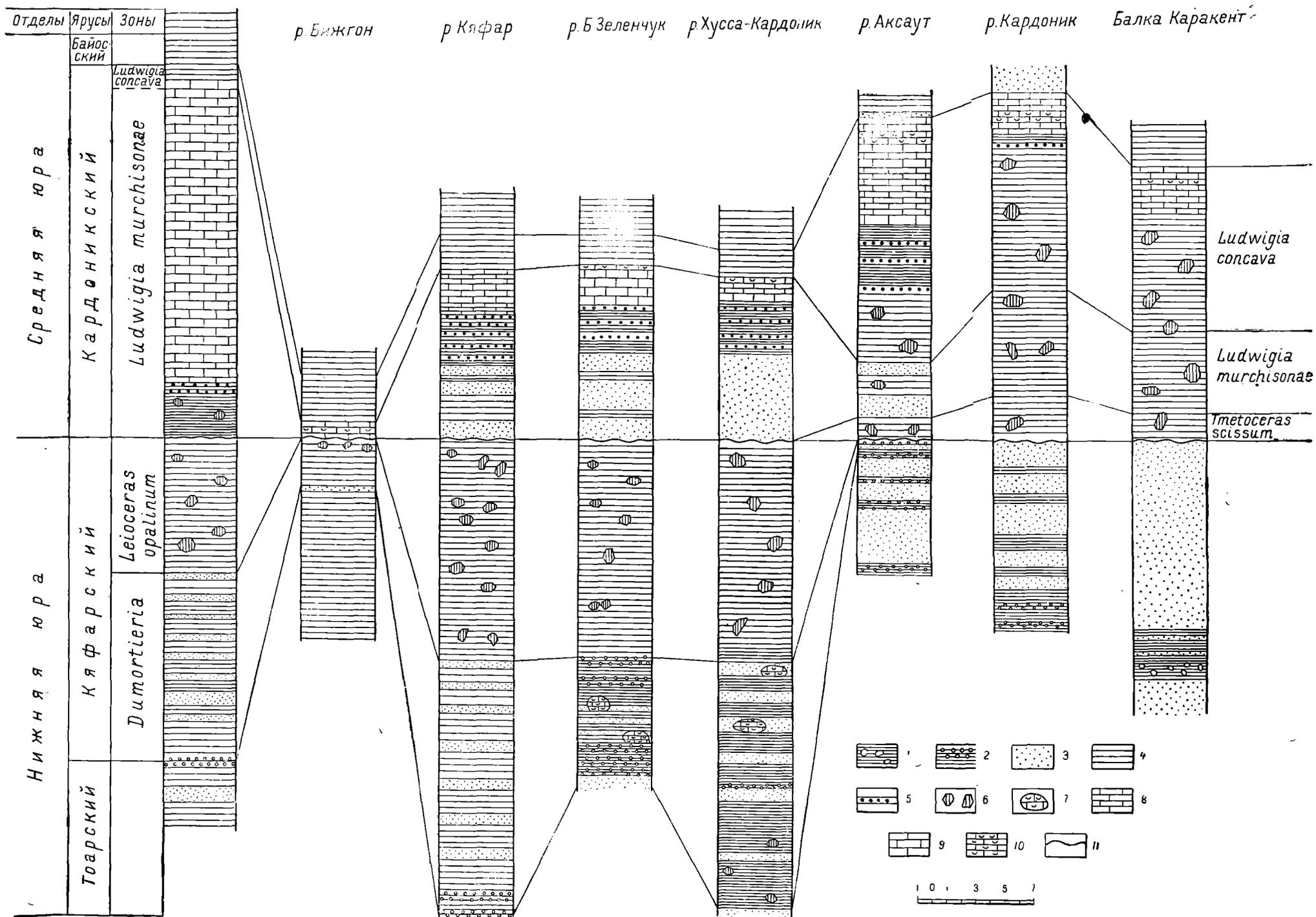


Рис. Сопоставление разрезов кяфарского и кардоникского ярусов

1—конгломераты; 2—конгломератовидный горизонт; 3—песчаники; 4—глинистые сланцы; 5—оолитовые железняки; 6—сидеритовые конкреции; 7—линзы известняков—ракушнякав; 8—известняк; 9—массивные известняки; 10—известняки с брахиоподами; 11—поверхность размыва

р. Кяфар

р. Кардовик

Байосский	Зоны	Глинистые сланцы		Глинистые сланцы	Зоны	Байосский
Кардоникский	Ludwigia concava	Глинистые сланцы	Глинистые сланцы	Известняки с оолитовыми железняками	Известняки оолитовые, железняки	Ludwigia concava
	Ludwigia murchisonae	Известняки оолитовые, железняки	железняками	Глинистые сланцы с сидеритовыми конкрециями	Глинистые сланцы с сидеритовыми конкрециями	Ludwigia murchisonae
Кяфарский	Ludwigia murchisonae	Чередование песчаников и глинистых сланцев				
	Leioceras opalinum	Глинистые сланцы с сидеритовыми конкрециями	конкрециями		Перерыв	Leioceras opalinum

----- возрастные границы

————— фациальные границы

веро-восток согласно с нижележащими отложениями тоара. Отложения же кардоникского яруса падают в северо-западном направлении согласно с вышележащими породами байоса.

Таким образом, послонное изучение фауны и филогении отдельных ее групп позволяет по выпадению тех или иных звеньев генетической ветви устанавливать перерывы в осадконакоплении в литологически однообразных толщах, лишенных прямых следов стратиграфического несогласия.

Детальное расчленение изученных отложений позволило установить на сравнительно небольшой площади миграцию фаций. Среди отложений кяфарского и кардоникского ярусов могут быть выделены два основных типа пород: глинистые сланцы с сидеритовыми конкрециями, и криноидные и брахиоподовые известняки с оолитовыми железняками в основании. В конкретных разрезах возраст каждого из этих типов пород неодинаков. Глинистые сланцы с сидеритовыми конкрециями по рр. Уруп, Кяфар, Б. Зеленчук, Хусса-Кардоник соответствуют зоне *Leioceras oralinum*. По рр. же Аксаут, Кардоник и по балке Каракент глинистые сланцы с сидеритовыми конкрециями отвечают зоне *Ludwigia turghisopae* с подзоной *Tmetoceras scissum* и нижней части зоны *Ludwigia socava*. Таким же образом изменяется возраст известняков и подстилающих их оолитовых железняков. В бассейне рр. Уруп, Бижгон, Кяфар, Б. Зеленчук, Хусса-Кардоник известняки соответствуют по возрасту зоне *Ludwigia turghisopae* кардоникского яруса. На востоке, по рр. Аксаут, Кардоник и по балке Каракент известняки содержат фауну зоны *Ludwigia socava* (см. схему).

Миграция фаций во времени может быть иллюстрирована следующей схемой:

Устанавливаемая на исследованной площади миграция фаций в направлении с запада на восток свидетельствует о постепенно развивавшейся в кяфарское и кардоникское время трансгрессии моря. Смещение береговой линии происходило сравнительно медленно, соизмеримо со скоростью эволюции фауны. Наблюдаемое омолаживание фаций оолитовых железняков, образование которых связывается обычно с начальными этапами трансгрессии, и органогенных известняков указывает, видимо, на то, что на восток от рассматриваемого района располагалась суша, на которую и трансгрессировало море. Положение этой суши совпадает, вероятно, с намечаемой В. В. Белоусовым (1938) в ранне- и среднеюрское время областью сноса в районе Кисловодска.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Нижний и средний отделы юрской системы, т. 8, 1947.
Белоусов В. В. Большой Кавказ. Часть I, юра и нижний мел, 1938.
Геология СССР, т. 9, Северный Кавказ, 1948.
Крымгольц Г. Я. О границе нижнего и среднего отделов юрской системы. ДАН СССР, т. 37, № 7—8, 1942.
Крымгольц Г. Я. Материалы к стратиграфии и фауне нижней и средней юры Кавказа. Уч. зап. ЛГУ, № 159, 1953.
Мигачева Е. Е. Стратиграфия и фауна отложений ааленского яруса северного склона западной части Кавказа. Автореферат диссертации. Ленинград, 1949.
Мигачева Е. Е. К вопросу о границе нижней и средней юры Северо-Западного Кавказа. Тр. ВГУ, т. 48, 1956.

В. И. ДРАГУНОВ, Ю. В. КАЗИЦЫН, С. М. КАТЧЕНКОВ

К ВОПРОСУ О БИОХИМИЧЕСКОЙ СВЯЗИ СРЕДЫ И ОРГАНИЗМА¹

Современный подход к изучению древних и вымерших организмов основан на анализе форм их скелетных остатков, а также условий жизни и захоронения. О необходимости палеофизиологического изучения вымершей фауны путем исследования вещественного состава осадочных пород писал еще Я. В. Самойлов (1917). Его мысли получили поддержку со стороны А. А. Борисяка (1947).

Применение к изучению осадочных пород точных физических и химических методов и, в частности, спектрального анализа, как известно, помогло добиться значительных результатов в расчленении и корреляции осадочных толщ и выяснении геохимической истории бассейнов геологического прошлого. В меньшей мере такие методы применяются к изучению органических остатков, хотя и в этом направлении уже достигнуты очень интересные результаты. Так, анализ изотопического состава некоторых элементов раковин вымерших животных позволил выяснить многие чрезвычайно любопытные и важные детали их строения, условия жизни и особенности окружающей их среды (Urey и др., 1951, Emiliani и др., 1953).

Назначение предлагаемой статьи состоит в показе возможности решения ряда подобных вопросов путем использования данных спектрохимического, рентгенометрического анализов и кристаллохимических расчетов.

Тесная и взаимная связь организма и среды заставляет полагать, что должно существовать определенное физико-химическое равновесие между составом вод бассейна и составом тканей животного. Организмы, а в нашем случае их остатки, отражают геохимическую историю населявшегося ими бассейна, отражают ее, по-видимому, наиболее тонко и точно и как раз в тех пределах физико-химических изменений вод бассейна, когда литологические и палеонтологические критерии выявления этих изменений уже утрачивают свою действенность.

Так, засолонение или опреснение бассейна сказывается сначала на видовом и родовом составе населяющей его фауны и лишь позднее на отлагающихся в нем осадках. Вместе с тем можно думать, что представители органического мира (по крайней мере некоторые из них) весьма тонко реагируют на отклонения среды их обитания от нормальных условий изменениями в составе своих тканей, в частности тканей скелета. Что такие изменения происходят, показывает успешное применение биохимических и в том числе ботанических методов при поисках некоторых месторождений.

Использование ископаемых остатков в указанном направлении встречает целый ряд затруднений, которые в первую очередь обуслов-

¹ В порядке обсуждения.

лены диагенетическими процессами в осадках, заключающих раковины.

Эти положения подтвердились при исследовании причин окрашивания раковин *Camarophoria pentameroides* Tschern., происходящих из нижнепермских (верхи бурцевского, иргинский и низы саргинского горизонтов), карбонатных морских отложений Колво-Вишерского края. Геологическое строение этой территории описано М. А. Калмыковой и Г. А. Дуткевичем (1943) и Н. Г. Чочиа (1955). Обнажения, в которых были встречены окрашенные раковины, располагаются на восточном (д. Талица) и западном (д. Оралово) крыльях Полудовской антиклинали и удалены друг от друга на 10—15 км. Общее количество экземпляров этого вида достигало сорока (сборы В. И. Драгунова 1948—1949 гг.), причем все они были в различной степени окрашены в розоватый цвет. Кроме того, окрашенными оказались раковины этого же

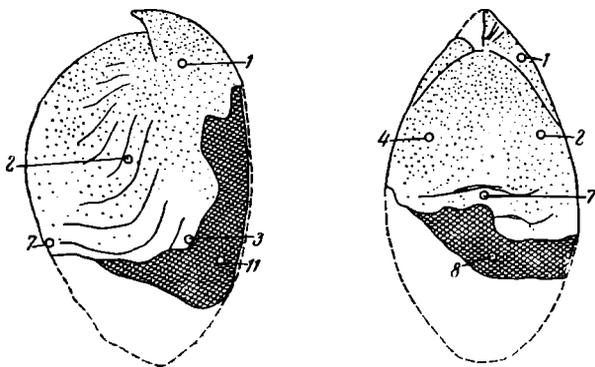


Схема расположения проб на раковине *Camarophoria pentameroides* Tschern. Густотой точек отмечается интенсивность окраски. Ядро раковины заштриховано

вида, собранные в 30-х гг. М. А. Калмыковой, Г. А. Дуткевичем и Д. Л. Степановым и хранящиеся в коллекциях последнего.

Наиболее сильно окрашена обычно макушка и те части створок, к которым прикреплялось тело животного, при этом несколько слабее окрашено седло по сравнению с прилегающими к нему краями спинной створки. Граница между интенсивно окрашенными и бесцветными участками, как правило, повторяет кольца роста раковины (см.

схему), причем окрашен весь призматический слой, образованный шестоватым кальцитом.

Для выяснения, каким хромофором вызвана окраска, состав раковин был спектрохимически изучен в различных ее точках. Всего было проанализировано 9 проб, причем некоторые анализы для контроля были дублированы (табл. 1). Съемка спектров проводилась в дуге постоянного тока на спектрографе ИСП-22; количественная оценка осуществлялась путем сравнения с эталонами на карбонатной основе. Наряду с элементами, указанными в табл. 1, качественно определялись, но не были обнаружены К, Li, Ba, V, Ni, Co, Ag, Be, Ge, Ga, Zn, Zr. Спектральный анализ показал, что из хромофоров, способных вызвать розовую или красновато-бурую окраску, присутствуют марганец и железо (последнее при этом должно быть трехвалентным). Учитывая, что железо находится в резко подчиненном количестве, и то, что оно входит в решетку карбонатов в двухвалентной форме, следует отбросить предположение об участии его в окрашивании раковины и всецело отнести окрашивание за счет марганца.

Чтобы доказать присутствие марганца в кристаллической решетке карбоната раковины, две пробы (из окрашенного и бесцветного участков) были подвергнуты рентгенометрическому анализу. Обнаружилось, что все межплоскостные расстояния белого кальцита (проба I) несколько больше соответствующих розового (проба II, табл. 2)¹. Рентнограммы были проиндцированы и по большинству рефлексов вычислены значения параметров элементарной ячейки. Параметры ячейки каль-

¹ Пробы I и II соответствуют образцам 10 и 13.

Результаты спектрохимического анализа

№ п/п	№ образца	Наименование	Si	Na	Ti	Al	Cu	Fe	Mn	Ca	Mg	Str	Примечание
1	4	Розовый кальцит (1 экз.)	Сл.	—	—	—	Следы	0,005	0,06	Много	0,3	0,01	В анализ попало немного известняка
2	1	" " (1 ")	0,1	—	0,003	—	0,003	0,003	0,03	"	0,1	0,02	
3	2	" " (1 ")	0,1	—	—	—	0,003	0,003	0,03	"	0,1	0,02	
4	13	" " (2 ")	0,01	—	—	—	Следы	—	0,03	"	0,03	Сл.	
5	7	Слабо-розовый кальцит (1 экз.)	0,1	—	—	0,15	"	0,003	0,015	"	0,15	0,01	
6	3	Бесцветный кальцит (1 экз.)	1	—	0,05	0,1	"	0,3	0,01	"	0,2	0,03	
7	10	Бесцветный кальцит (2 экз.)	0,1	—	—	0,1	0,001	0,003	0,005	"	0,1	0,01	
8	8	Известняк ядра (1 экз.)	1	—	—	—	0,005	0,3	0,2	"	0,5	0,003	
9	11	" " (1 ")	1	0,01	0,005	0,05	0,005	0,3	0,3	"	1	0,003	

Результаты рентгенометрического анализа

Кальцит белый (проба I)					Кальцит розовый (проба II)			Примечание
I	$\frac{d\alpha}{n}$	hkil	a	c	$\frac{d\alpha}{n}$	a	c	
1	2	4	5	6	9	12	13	
10	3,034	1014	4,99	17,04	3,029	4,98	17,02	
5	2,494	1120	4,993	—	2,492	4,988	—	
6	2,280	1123	4,982	17,015	2,281	4,983	17,023	
6	2,093	2022	4,986	17,031	2,092	4,984	17,030	
8	1,912	1018	4,988	17,035	1,911	4,986	17,025	
8	1,871	1126	4,982	17,015	1,871	4,982	17,015	
4	1,603	1232	4,987	17,034	1,601	4,983	17,016	
4	1,522	1234	4,983	17,009	1,522	4,983	17,009	
2	1,472	1235	4,988	17,043	1,470	4,982	17,012	
3	1,437	3030	4,981	—	1,436	4,979	—	
2	1,418	000.12	—	17,016	1,418	—	17,016	
3	1,295	1238	4,987	17,030	1,294	4,983	17,018	
3	1,233	112.12	4,984	17,031	1,232	4,979	17,025	
3	1,177	213.10	4,982	17,010	1,176	4,978	17,020	
3	1,140	2246	4,980	17,012	1,139	4,976	17,010	
2	1,060	202.14	4,983	17,033	1,059	4,982	17,030	
10	1,045	3148 4048	4,978	17,010	1,044	4,977	17,007	

а средн.=4,984±0,001 кХ

а средн.=4,981±0,001 кХ

с средн.=17,023±0,002 кХ

с средн.=17,018±0,002 кХ

Условия съемки: Fe антикатод; Д камеры=68,00 мм; d столбика=0,3 мм поправки по NaCl.

дита пробы I несколько отличаются от параметров эталонного исландского шпата (а — 4,983 кХ и с — 17,04 кХ), что объясняется присутствием в решетке кальцита раковины изоморфной примеси Sr и Mg. Розовый же кальцит (проба II) показал уменьшение размеров элементарной ячейки, что обусловлено наличием изоморфной примеси Mn, имеющего, как известно, меньший ионный радиус, чем Ca. Полученные параметры решетки розового кальцита отвечают содержанию $MnCO_3$ около 0,1%, что хорошо увязывается с результатами спектрального анализа (табл. I).

Таким образом, сопоставление результатов спектрохимического и рентгенометрического анализов с особенностями распределения окраски показало, что окрашивание вызывается присутствием марганца, а интенсивность окраски, как правило, зависит от его содержания в кальците раковины.

Наиболее вероятно, что окрашивание призматического слоя раковины является прижизненным, о чем свидетельствуют указанные выше закономерности в распределении окраски и в особенности кристаллохимические расчеты. Действительно, реакция замещения кальция марганцем в карбонатах, являющаяся эндотермической и требующая 69 ккал/моль, в гипергенных условиях процессов диагенеза представляется маловероятной. Поэтому скорее всего марганец был усвоен организмом и отложен в виде изоморфной примеси в кальците раковины, что и вызвало ее окрашивание, причем необходимая энергия была «выделена» самой *Camarophoria pentameroides*. Кальцит породы, заполняющей раковины, хотя и содержит много марганца (табл. I), но совершенно не окрашен, так как марганец не входит в его кристаллическую решетку, а присутствует в форме окислов, пылевидные скопления которых наблюдаются под микроскопом. Следовательно, манганокальцит

раковины образовался не в результате привноса марганца из осадка в процессе диагенеза, а был отложен организмом при жизни.

Поскольку все наши экземпляры имели окраску, было интересно выяснить, не является ли она видовым признаком. Однако Ф. Н. Чернышев (1902), а также С. С. Куторга (1844) и В. И. Меллер (1862), описавшие этот вид и родственный ему *Camarophoria sella* Куторга, не указывают на окраску экземпляров, происходящих с Южного и Среднего Урала. Экземпляр *Camarophoria pentameroides*, описанный Ф. Н. Чернышевым и хранящийся в Центральном геологическом музее, не окрашен.

Если отсутствие указаний С. С. Куторги и В. И. Меллера на окраску изученных ими раковин объясняется не их невниманием, а тем, что эти раковины не были окрашены, то следует прийти к выводу об определенных геохимических особенностях части приурального бассейна, населявшегося изученными нами экземплярами в период отложения известняков указанного ранее возраста. Прямым доказательством этому служит примерно равное содержание железа и марганца в известняковом ядре раковины, тогда как обычно (Берг, 1937 и др.) в карбонатных породах с незначительными примесями терригенного материала железо резко преобладает над марганцем. Правда, частично марганец мог попасть в осадок из тканей *Camarophoria pentameroides* после ее смерти, но это все же не может объяснить столь значительное обогащение известняка марганцем.

Возникновение описанной особенности нижнеартинских осадков Колво-Вишерского края в конечном счете обусловлено геохимическими свойствами марганца. Известно, что марганец, в отличие от его большой миграционной способности в глубинных условиях, в зоне гипергенеза менее подвижен (Вернадский, 1934; Херасков, 1950) и его рассеяние происходит в значительной мере лишь при разносе терригенного материала, на частицах которого адсорбируются марганцовистые соединения (Страхов, 1953). Поэтому повышение концентрации марганца в нижнепермских карбонатных отложениях Колво-Вишерского края приходится связывать с особенностями поступления и аккумуляции терригенных примесей. В связи с этим распределение марганца в осадочных толщах и образование в описываемом случае частной зоны его концентрации в большей мере объясняется особенностями размывавшихся участков суши. Последние располагались в пределах центральных частей современного Урала (Наливкин, 1943).

Возможно поступление терригенного материала также со свода Полюдовской и Колчимской антиклиналей, зоны которых в палеозое, по крайней мере начиная с девона, отставали от общего погружения Колво-Вишерского края (Чочиа, 1951). Для рассматриваемой эпохи размыв устанавливается по присутствию брекчий с почти неокатанными обломками известняков с *Choristites* sp., *Meckella eximia* Eichw., цементированных известняками с *Productus (Linoproductus) ufensis* Fred., *Pr. (Muirwoodia) artiensis* Tschern., *Marginifera septentrionalis* Tschern., *M. stuckenbergianus* Krot., *Spiriferella saranae* Vern., с которыми обычно встречается и *Camarophoria pentameroides*. Фауна, присутствующая в брекчии, относится к среднему карбону, возможно верхнему намыру, а брахиоподы из цементирующих известняков являются типично артинскими по заключению определявшего их Д. Л. Степанова. Описанная брекчия была найдена на р. Ветлянке, впадающей в р. Вишеру несколько ниже д. Талица.

Содержание железа в современных гидросфере и биосфере, по В. И. Вернадскому, в 10 раз превышает концентрацию марганца. В рассматриваемом же примере железо и марганец находятся в известняке ядра раковины примерно в равных количествах, а в самой раковине марганца накопилось в 10 раз более, чем железа. Это дает относитель-

ное обогащение известняка марганцем по сравнению с железом в 10, а кальцита раковины — в 100 раз, по сравнению с соотношением их концентраций в современной гидросфере и биосфере (табл. 3).

Таблица 3

Содержание Mn и Fe в современной гидросфере, известняках и раковине *Camarophoria pentameroides*

	В современной гидросфере (по А. Е. Ферману)	Среднее в известняках из 345 анализов (по Ф. Кларку)	В известняках (по Н. М. Страху)	В известняке ядра	В кальците раковины
Mn	$n \cdot 10^{-5}$	0,035	0,023	0,2—0,3	0,01—0,06
Fe	$n \cdot 10^{-4}$	0,38	0,55	0,2—0,3	0,003—0,005
Mn:Fe	$n \cdot 10^{-1}$	$n \cdot 10^{-1}$	$n \cdot 10^{-1}$	$n \cdot 10^0$	$n \cdot 10$
Аномалия ¹	—	—	—	$n \cdot 10$	$n \cdot 10^2$

¹ Отношение $\frac{\text{Mn:Fe (в раковине и ее ядре)}}{\text{Mn:Fe (в гидросфере и среднее и известняках)}}$

Подобные факты были отмечены В. И. Вернадским (1934), подчеркивающим увеличение соотношения содержаний марганца к железу в водах рек, озер и источников относительно их среднего соотношения в земной коре и еще большее возрастание концентрации марганца в организмах. Таким образом, наши данные подтверждают заключение В. И. Вернадского о большой роли организмов в геохимии марганца.

Различия в интенсивности окраски и содержании марганца в раковине *Camarophoria pentameroides* указывают на изменение усвоения этого элемента организмом животного по мере его роста. Последнее, однако, могло происходить как вследствие уменьшения количества марганца в придонных водах бассейна, так и по причине изменений физиологических функций организма по достижении им определенного возраста. Мы не имеем данных для окончательного суждения о причинах этого явления. Может быть *C. pentameroides* в своей недолгой жизни были свидетелями периодического изменения геохимической обстановки в населяемой ими части бассейна, которое и было запечатлено в различном содержании марганца в разных частях раковины. Однако уже отмеченное аномальное соотношение марганца и железа в ядре раковины свидетельствует о том, что и после смерти *C. pentameroides* концентрации этих элементов в осадке и придонных водах оставались аномальными. Поэтому уменьшение содержания марганца в раковинах по мере перехода от макушки к лобному краю наиболее вероятно объясняется ослаблением усвоения марганца организмом по мере роста брахиопод за счет возрастных физиологических изменений.

Как известно, защитные и иные окраски современных брахиопод и моллюсков связаны с верхним, органическим слоем раковины, предохраняющим ее от растворения. В описанном же случае окрашен призматический слой, окраска которого при жизни не могла иметь какого-либо экологического значения, будучи скрытой. Описанная окраска возникла лишь вследствие геохимических особенностей среды обитания, отразившихся в составе тканей тела и раковины *Camarophoria pentameroides* повышением биохимической роли марганца.

Присутствие Mn в кальците раковины есть общее отражение геохимических особенностей бассейна; вместе с тем намечающееся ослабление усвоения Mn организмом по мере его роста указывает на возможное изменение и самого процесса отражения — на изменение характера связи между средой и организмами в различные стадии их развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Г. Геохимия месторождений полезных ископаемых. ОНТИ, 1937.
- Борисяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Изд. АН СССР, 1947.
- Калмыкова М. А. и Дуткевич Г. А. Геологические исследования на Северном Урале в 1930—1932 гг. Тр. НГРИ, сер. А, вып. 42, 1934.
- Меллер. Геологические и палеонтологические заметки об осадках горноизвестковой формации склонов хребта Уральского. Горн. журн., IV, 1862.
- Наливкин Д. В. Геологическая история Урала, 1943.
- Страхов Н. М. Диагенез осадков и его значение для осадочного рудообразования. Изв. АН СССР, сер. геол., № 5, 1953.
- Ферсман А. Е. Геохимия, т. II, 1934.
- Херасков Н. П. Геология и генезис восточно-башкирских марганцевых месторождений. Сб. «Памяти академика А. Д. Архангельского». АН СССР, 1951.
- Чернышев Ф. Н. Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана. Тр. Геол. ком., т. XVI, № 2, 1902.
- Чочиа Н. Г. Каледонская складчатость в области Урало-Тиманского стыка. Геол. сб. ВНИГРИ, 1/IV 1951.
- Чочиа Н. Г. Геологическое строение Колво-Вишерского края. Тр. ВНИГРИ, сер. нов., вып. 91, 1955.
- Emiliani C., Epstein S. Temperature variations in the Lower pleistocene of Southern California, Journ. Geol. 61, No. 2, 1933.
- Kuterga S. Zweiter Beitrag zur Palaontologie Russlands. Verhandl. R. K. M. Geslschaft, 1844.
-

М. ШНАЙДР

СТРАТИГРАФИЯ КЕМБРИЯ И ОРДОВИКА СРЕДНЕЙ ЧЕХИИ

Палеозойские отложения в Средней Чехии являются неотъемлемой частью среднеевропейской геосинклинальной системы. Древние палеозойские отложения в Чехии были обнаружены в Баррандиене, в метаморфических островах Средней Чехии, в Железных горах, в Моравикуме, в Судетской геосинклинали и в Крушных горах. Баррандиен является наиболее классической областью развития кембрийских и ордовикских отложений.

И. Барранд в прошлом веке обозначил системы и отделы палеозоя в Баррандиене латинскими буквами С, D, E, F, G и H. Этими буквами и цифровыми индексами мы пользуемся до сих пор (С — кембрий, D — ордовик).

КЕМБРИИ

Кембрий обнаружен в Брдской (Инецко-Пржимбрамской) и в Скрийской областях, а также в Железных Горах. К зоне Баррандиена принадлежат только первая и вторая из них. Брдская область находится в южном крыле Баррандиена, Скрийская область — в северном крыле. Наиболее распространены кембрийские отложения в южном крыле.

Брдский кембрий состоит из трех основных стратиграфических подразделений: 1) псаммит-псефитовая серия — Са, 2) акадиенская серия — Сб, с фауной, 3) псаммит-псефитовая серия — Сγ и Сδ. Дальнейшее детальное расчленение связано с некоторыми трудностями, потому что фауна находится только в средней серии Сб.

При разработке детальной стратиграфии нижней и верхней псаммит-псефитовых серий учтены эпейрогенические движения, которые проявились в чередовании слоев конгломератов и песчаников. Эти отложения развиты во всей седиментационной области в форме выдержанных горизонтов. Детальное расчленение кембрия и низов ордовика видно из приложенной стратиграфической схемы.

Общая мощность серии Са достигает 2200 м. Житецкие конгломераты являются базальной фацией кембрия, однако по периферии бассейна житецкие конгломераты представляют стратиграфический эквивалент более молодых слоев (см. схему).

В южной части Брдской области кембрий развит в так называемой нарысовской серии, в которой преобладают сланцы и граувакки. Конгломератовые горизонты в этой области выклиниваются.

Инецкие слои Сб известны под названием парадоксидовых сланцев, заключающих богатую фауну. В инецких слоях мы различаем зоны *Eccaparadoxides pusillus*, *Stromatocystites pentangularis*, *Paradoxides gracilis* и *Hydrocephalus lyelli* с подзонами *Ellipsocephalus hoffi* и *Lingulella matthewi*. Самое большое количество видов нами найдено в зоне *Eccaparadoxides pusillus*, соответствующей кратковременной ин-

**Схема стратиграфического расчленения кембрия и низов ордовика
Средней Чехии***

	Кембрий в Брдской области	Кембрий в области между г. Тыржовице — Рокыцаны	Зоны	
Ордовик	Лланвирн	Лланвирн		
	Скидав	Скидав		
	Тремадок	Тремадок		
К е м б р и й	Перерыв	Порфиры, порфириты, туфы Крживоклатско-рокицанская зона		
	Павловские слои сδ			
	Огразеницкие слои сγ			
	Инецкие слои сβ	?		Hydrocephalus lyelli
		Перерыв		Lingulella matthewi
				Paradoxides gracilis
	Скрыйские соли сβ	Перерыв — угловое несогласие		Stromatocystites pentangularis
				Eccaparadoxides pusillus
	Тржемошненские слои с ₄	Хумавские конгломераты с _{4e}		Перерыв — угловое несогласие
		Ченковские слои с _{4d}		
		Клоучецкие конгломераты с _{4c}		
		Горжицкие слои с _{4b}		
		Голшинские конгломераты с _{4a}		
		Садецкие слои с ₃		
		Глубошские слои с ₂		
Житецкие конгломераты базальный кембрийский конгломерат		Алгонкий		
Перерыв — угловое несогласие				
Алгонкий				

* Настоящая схема, построенная на основе местных стратиграфических подразделений, воспроизводится в строгом соответствии с авторским оригиналом. *Прим. ред.*

грессии моря в Брдскую область. По направлению вверх количество видов уменьшается. Это связано с постепенной изоляцией Брдской области от среднеевропейского кембрийского моря.

Верхняя псаммит-псефитовая серия разделяется на ограденицкие конгломераты С₇ и павловские конгломераты С₈.

Самыми молодыми породами кембрия Брдской области являются порфиры и порфириты. Вулканические породы начинаются уже в верхней части инецких слоев.

В Скрыйской области развиты только скрыйские слои С₃, соответствующие лишь зоне *Essaragadoxides pusillus* Брдской области; стратиграфический эквивалент серии С_а здесь отсутствует. В верхней части скрыйских слоев находится мощная серия вулканических пород, так называемая крживоклатско-роkyщанская зона. Накопление этих вулканических пород заканчивается в ордовике (в лланвирне).

При сравнении стратиграфической схемы кембрия Брдской и Скрыйской областей мы видим, что нижние и верхние псаммит-псефитовые серии находятся только в Брдской области. Во всех трех областях развития кембрия в Средней Чехии, т. е. Брдской, Скрыйской и Железногорской, общей является только морская серия С₃. Среднекембрийское море трансгрессировало в большую часть Средней Чехии. После кратковременной трансгрессии море из Средней Чехии опять отступило, и осадконакопление продолжалось только в узком бассейне Брдской области.

Вопрос присутствия нижнего кембрия в Брдской области до настоящего времени остается спорным. Вероятно, к этому отделу принадлежит нижняя часть серии С_а, верхняя часть которой относится к нижней части среднего кембрия. К верхнему кембрию относится самая большая часть вулканической крживоклатско-роkyщанской зоны.

По отношению к другим европейским кембрийским областям инецкие слои принадлежат зонам *Paradoxides davidis* и *Paradoxides forchhammeri*.

ОРДОВИК

Нижний ордовик

Нижнеордовикские слои в области Баррандиена распространены очень неравномерно, что объясняется влиянием двух факторов: 1) первичная неровность и несовершенная пенепленизация предордовикского рельефа (алгонкских и кембрийских отложений); 2) эпейрогеническое развитие геосинклинали Баррандиена (интрагеосинклинали по Хаину), главным образом развитие порогов (геоантиклиналь) в юго-восточном и северо-западном крыле. Эти пороги оказали принципиальное влияние на возникновение кварцитовых или глинистых отложений.

Трема док

Тремадокский ярус представлен крушногорскими слоями *da*, которые мы разделяем на трженицкие слои *da*₁, милинские слои *da*₂, и олешские слои *da*₃. Трженицкие слои известны обычно в виде зеленоватых песчаников и граувакк с беззамковыми брахиоподами. Характерными породами милинских слоев являются роговики с прослоями тонкозернистых песчаников или сланцев. Олешские слои известны как краснофиолетовые сланцы с большим количеством беззамковых брахиопод.

Скида в

Скидавский ярус в Баррандиене представлен зелеными клябавскими сланцами *d3*, в которых была обнаружена ассоциация трилобитов *Euloma bohemicum* Holub, *Aspidaeglina miranda* Holub вместе с брахиоподами, остракодами и другими группами фауны.

Стратиграфическим эквивалентом лланвирнского яруса являются шарецкие слои. Эти слои представлены серыми глинистыми сланцами и в центральной области Баррандиена вулканическими породами (диабазовые туфы и мандельштейны). Характерными являются тоже хемогенные отложения (оолитовые сидериты и гематиты), которые местами встречаются во всем стратиграфическом разрезе шарецких слоев.

Мощности шарецких слоев изменчивые: в местах интенсивного прогибания седиментационной площади достигают 150—250 м, по окраинам около 10 м, часто и менее.

В шарецких слоях найдено большое количество фауны из которой определены: трилобиты — *Ormathops attavus* (В а г г.), *Placoparia barrandei* P r a n t l — S n a j d r, *Calymene (Colpocoryphe) aragoi* (R o u.), *Trinucleoides reussti* (В а г г.), *Ectillaenus katzeri* (В а г г.), *Cyclopyge prisca* (В а г г.); брахиоподы — *Euorthissina moesta* (В а г г.), *Eodalmannella socialis* (В а г г.); граптолиты — *Didymograptus clavulus* P e r., *D. fractus volucer* N i c h., *D. fasciculatus* N i c h.

Средний ордовик

Л л а н д е й л о

Лландейльский ярус в Баррандиене представлен слоями скалецкими, добротивскими, драбовскими, либеньскими и летенскими. По литологическим признакам в лландейльском ярусе в основном различается три типа пород: сланцы, кварциты и песчаники, и вулканические породы. Площадное развитие вулканических пород постепенно убывает вверх по разрезу. Фации сланцев и кварцитов имеют различное развитие согласно с палеогеографическими условиями лландейльского моря. Кварциты и кварцевые песчаники сильно развиты в скалецких, драбовских и летенских слоях. В слоях добротивских и либеньских, наоборот, преобладает фация сланцев. Максимальная суммарная мощность лландейла — 1300—1400 м, самая меньшая 250—350 м у побережья.

Скалецкие слои представлены обыкновенно светлыми кварцитами или кварцевыми песчаниками; в западном Баррандиене присутствуют вулканические и пелитические породы. Мощность скалецких слоев 60—150 м. В кварцитах фауна очень редкая и обломочная. В сланцах фауна та же самая, как в добротивских слоях.

Добротивские слои распространены главным образом в фации пелитической (темно-серые сланцы), в центре Баррандиена в фации вулканической, у побережья в фации кварцитов. Мощность от 20 м до нескольких сотен метров.

В добротивских слоях встречены многочисленные трилобиты, в том числе: *Placoparia zippei* (В о е с к), *Ormathops oriens* (В а г г.), *Eoharpes benignensis* (В а г г.), *Ectillaenus benignensis* (N o v.), *Zbivoia arata* (В а г г.), *Cyclopyge princeps* (В а г г.); брахиоподы — *Leptellina primula* (В а г г.), *Paterula bohemia* В а г г., *Lingula trimera* В а г г.; граптолит *Cryptograptus tricornis* (С а г г.).

Драбовские слои представлены кварцитами и кварцевыми песчаниками с прослойками алевролитов. В центральной области баррандиенской интрагеосинклинали драбовские слои относятся к фации вулканической. Фауна, подобная фауне летенских слоев, но она редкая. Только для драбовских слоев типичны трилобиты — *Dalmanitina proaeva čilinensis* Š n. и *Ormathops mirus* Š n. Кроме того, встречены трилобиты: — *Cekovia transfuga* (В а г г.), *Stenopareia panderi* (В а г г.), *Placoparia grandis* (В а г г.), *Calymene (Colpocoryphe) grandis* Š n., *Zeliszskella hawlei* (В а г г.), *Selenopeltis buchi* (В а г г.), *Eccoptychile clavigera* (В е у г.); брахиоподы — *Petrocrania obsoleta* (В а г г.),

Drabovia asperula (Вагг.), *Drabovinella index* Навл., *Svobodaina svobodat* Навл. и *Aegiria aquila praecursor* Навл.

Либеньские слои не являются самостоятельным стратиграфическим членом баррандиенского ордовика, но только сланцевой фацией драбовских слоев в среднем и восточном Баррандиене. Мощность 30—100 м. Фауна очень редкая: в темно-серых глинистых сланцах найдены трилобит *Zeliszella hawlei* (Вагг.) и брахиопода — *Paterula bohémica* Вагг.

Летенские слои — самые верхние в лландейльском ярусе Баррандиена. Они представлены песчаниками, алевролитами и сланцами (имеющими ритмичное строение) с множеством фукоидов и проблематичных окаменелостей. Площади развития вулканической фации невелики. Мощность 70—700 м.

Фауна обнаружена только в некоторых прослойках кварцевых песчаников и известковых алевролитов и песчаников. Большей частью в летенских слоях фауны нет (кроме фукоидов).

Трилобиты летенских слоев те же, что и в драбовских слоях.

Для летенских слоев характерны *Dalmanitina proaeva socialis* (Вагг.), *Plaesiacomia rara* (Н. et С.), *Eohomalonotus draboviensis* (Nov.) и *E. bohémicus* (Вагг.). Из брахиопод были встречены *Bicusptna cava* (Вагг.), *Drabovia redux* (Вагг.), *Mesodalmanella flava* Навл., *Discina grandis* Вагг., из цистоидей — *Dendrocystites sedgwicki* Вагг., *Mespilocystites bohémicus* Вагг.

Средний—верхний ордовик

Карадок

Карадокский ярус в Баррандиене подразделен на три части: слои чернинские, хлустинские и богдалецкие. В чернинских слоях кончается непрерывная вулканическая фация и продукты вулканической деятельности образуют только прослойки в карадокских и ашгильских слоях в центральной области Баррандиена.

Чернинские слои образованы глинистыми и алевролитовыми сланцами. В северо-западном крыле Баррандиена чернинские слои залегают на летенских слоях (лландейло). Нучицкий горизонт состоит из оолитовых пелосидеритов, сидеритов и шамозитов. Мощность чернинских слоев от 40 до 400 м.

Фауна чернинских слоев похожа на фауну хлустинских слоев. Встречаются трилобиты: *Dalmanitina proaeva proaeva* (Emmг.), *Cekovia götzi* Sn., *Polytomurus formosus* (Вагг.), *Eccoptychile scuticauda* (Вагг.), *Cyclopyge redictva* (Вагг.), *Cryptolithus ornatus* (Stbg.); брахиоподы — *Mesodalmanella bancrofti* Навл., *Bicusptna multicostata* Навл., *Drabovia transgrediens* Навл.; граптолиты — *Glyptograptus trubinensis* (Per.), *Rectograptus truncatus* (Larw.); цистоидей — *Orocystites helmahackeri* Вагг., *Deutocystites modestus* Вагг. и др.

Хлустинские слои представлены чередованием песчаников, алевролитов, сланцев с прослоями пелокарбонатов и диабазовых туфов. Мощность их от 100 до нескольких сотен метров.

Фауна хлустинских слоев очень богатая. Найдены трилобиты: *Dalmanitina proaeva proaeva* (Emmг.), *Primaspis keyserlingi* (Вагг.), *Calymene incerta* Вагг., *Eohomalonotus medius* (Вагг.), *Pseudobasilicus nobilis* (Вагг.), *Selenopeltis buchi* (Вагг.), *Stenopareia pandert* (Вагг.), *Cryptolithus ornatus* (Stbg.), *Cekovia salteri* (Вагг.); брахиоподы — *Aegiria aquila aquila* (Вагг.), *Rafinesquina pseudoloricata* (Вагг.), *Onniella frequens* Навл., *Resserella altera* (Вагг.), *Drabovia latior* Навл., *Svobodaina inclya* (Вагг.); граптолиты — *Glyptograptus insculptus* (Per.), *Rectograptus truncatus* (Larw.) и др.

На хлустинских слоях залегают богдалецкие слои. Это — тонкие глинистые слюдястые сланцы. У Праги они чередуются с прослоями песчаников и алевролитов, в центре Баррандиена (у г. Бороун и Здице) — с прослоями вулканических пород.

Среди многочисленной фауны встречаются трилобиты: *Kloucekia solitaria* (Barr.), *Eudolattes angelini* (Barr.), *Zbirovia vaneki* Šn., *Tretaspis novaki* Chlup., *Eohomalonotus medius* (Barr.); брахиоподы — *Heterorthis sosia* (Barr.), *Aegirta descendens* Havl., *Drabovia postrema* Havl., *D. latior* Havl., *Heterorthina notata* (Barr.); граптолиты — *Diplograptus vulgaris* Per., *Rectograptus lingulitheca* (Per.).

Верхний ордовик

А ш г и л л

К ашгиллскому ярусу в Баррандиене мы относим кралодворские и косовские слои.

Кралодворские слои представлены зелеными или темно-серыми глинистыми сланцами. В них встречаются многочисленные отпечатки фауны, из которой определены: трилобиты — *Dalmanitina proaeva grandis* (Barr.), *Caphyra radians* (Barr.), *Stenopareia oblita* (Barr.), *Zdicella zeidleri* (Barr.), *Trinodus tardus* (Barr.), *Carmon mutilus* Barr., *Phillipsinella parabola* (Barr.), *Calymene declinata* Barr., *Lonchodomas portlocki* (Barr.), *Cyclopyge speciosa* H. et C., *Octillaenus hisingeri* (Barr.); брахиоподы — *Lingula lejskoviensis* Barr., *Dedzertina honorata* (Barr.), *Dayia barrandei* Cooper, *Aegirta quaesita* (Barr.), *Kozlowskites nuncius* (Barr.), *Sowerbyella tristis* (Barr.); граптолиты — *Dicellograptus anceps* His., *Glyptograptus teres* (Per.), *Climacograptus angustus* (Per.) и др.

Косовские слои имеют целиком флишевый характер. Чередуются песчаники, алевролиты и слюдястые сланцы. В нижней и верхней частях имеются пачки конгломератов с гальками допалеозойских гранитов. В косовских слоях много проблематических остатков органического и неорганического происхождения.

Палеонтологическая характеристика косовских слоев весьма скудная. В песчаниках встречены только пелециподы плохой сохранности. В верхней части косовских слоев у Праги встречаются три вида трилобитов: *Eohomalonotus foveolatus* Pfl. et Pfl., *Dalmanitina proaeva* (Emm.) var., *Brongnartella inexpectata* (Barr.); граптолит — *Glyptograptus bohemicus* Marek. В этом же горизонте найдены конодонты и остракоды, до сих пор не изученные.

ОЧЕРК СТРАТИГРАФИИ СРЕДНЕЧЕШСКОГО СИЛУРА

Силур — одна из молодых систем, участвующих в строении разреза Баррандиена; он распространен между г. Прага и Здице. Отложения силура вместе с более древними толщами, а также с налегающим на него девонем интенсивно смяты в складки бретонской фазой герцинского складкообразования. Силурийские отложения вместе с девонскими слагают центральную часть синклинория Баррандиена. Система сложных складок была позднее нарушена продольными и затем поперечными дизъюнктивными дислокациями (надвигами и сбросами).

И. Барранд, изучавший древний палеозой Средней Чехии, относил все его отложения к силуру и делил их на три отдела: I отдел с фауной «первого возраста» (-кембрий), II отдел с фауной «второго возраста» (-ордовик) и III отдел с фауной «третьего возраста» (силур и девон). После Барранда силурийскую систему изучали многие исследователи, главным образом И. Крейчи (1860), В. М. Липолд (1862), Ф. Кацер (1888), И. Марр (1880), И. И. Ян (1892), И. Пернер (1916), И. Пернер—О. Кодым (1919, 1922), Б. Боучек (1927, 1934, 1953), А. Пржибыл (1940), Ф. Прантль—А. Пржибыл (1948), Р. Горны (1953, 1955) и И. Хлупач (1953).

В настоящее время принята в основных чертах схема (рис. 1) Пернера и Кодыма (1919) с биостратиграфическими уточнениями Боучека (1934), Прантля—Пржибыла (1948) и Хлупача (1953). Детальная картина биостратиграфии и фаций среднего силура была дана в последнее время в работе автора (Горны, 1955).

Весь среднечешский силур характеризуется преобладанием в нижней половине глинистых и мергелистых сланцев. На севере эти отложения местами замещены вулканогенными породами, особенно обильными в нижнем лудлове.

Во многих разрезах детальная биостратиграфия основана на руководящей фауне граптолитов. Работами Б. Боучека и А. Пржибыла доказано, что силур Баррандиена является классической областью с точки зрения граптолитовых зон и превосходит в этом отношении силур Англии.

Базальные глинистые сланцы силура (лландовери) резко отличаются от нижележащих серых алевролитов и кварцитов самых верхних горизонтов ордовика (ашгил). Последние представляют слои флишевого типа с типичной ордовикской фауной (Марек 1951), отложившиеся во время проявления таконской фазы каледонского складкообразования. В области чешского массива влияние этой фазы было очень слабым и свелось лишь к местным проявлениям. Темные глинистые сланцы силура налегают на ордовик всегда согласно и во многих разрезах без стратиграфического перерыва. Но в некоторых местах, например в наиболее северном крыле силуро-девонского синклинория

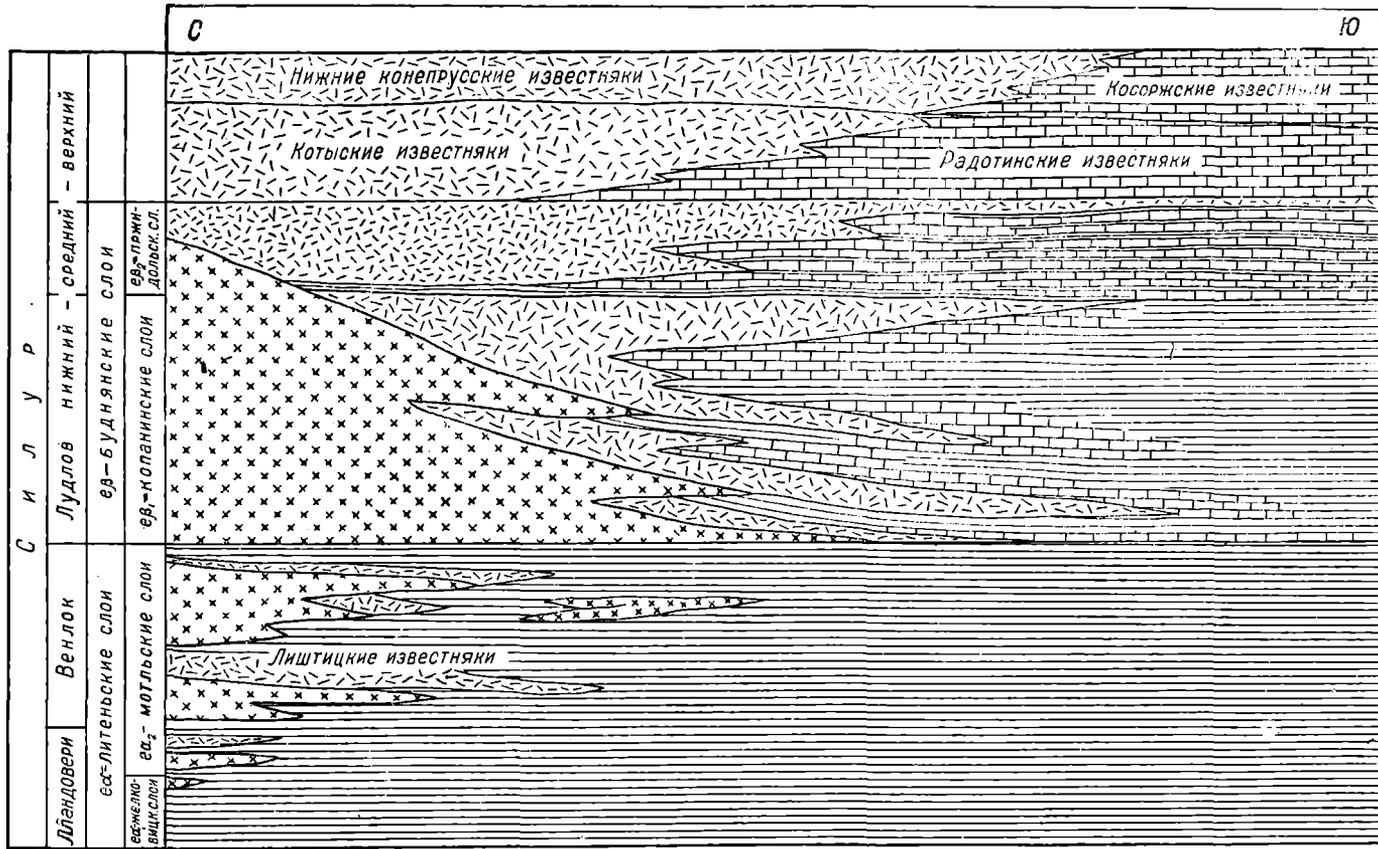


Рис. 1. Стратиграфическая схема среднечешского силура

1—разные продукты вулканизма; 2—сланцы глинистые, мергелистые, известковистые; 3—известняки темные, тонкослоистые; 4—известняки светлые органогенио-детритовые, зернистые

Баррандиена. наблюдается очень короткий перерыв, на что указывает отсутствие двух или трех самых нижних граптолитовых зон.

В основании венлокского яруса преобладают мергелистые сланцы, выше идут известковые сланцы с прослоями мергелистых или органических известняков, или же диабазовые эффузивные породы и их туфы.

В основании лудлова в северной части области развития силура очень сильно проявился вулканизм, выразившийся в излиянии диабазовых лав и выбросах их туфов. Вулканогенная толща образована мандельштейнами, туфами, туффитами и туфогенными сланцами. На повышенных участках дна моря после накопления вулканогенных продуктов в среднем и позднем лудлове происходила седиментация органических светлых битуминозных известняков, а в южной и западной областях — отложение тонкослоистых битуминозных темных известняков с прослойками мергелистых и известковых сланцев.

На самые верхние слои силура, принадлежащие верхнему лудлову (как было доказано находками граптолитов), налегают согласно известняки нижнего девона.

Разработку биостратиграфии среднечешского силура сильно усложнило разнообразие фаций в различных слоях. Более ранние стратиграфические схемы были созданы в основном при помощи изучения литологического характера пород, что с биостратиграфической точки зрения является неправильным. Все известняки переходят по простиранию в известковые сланцы или в тонкослоистые известняки с прослойками сланцев, а потому правильно и точно изучить стратиграфию возможно только основываясь на фауне граптолитов, трилобитов, брахиопод и др.

Ниже дается очерк среднечешского силура на основании принятой в настоящее время стратиграфической шкалы. Кроме корреляции, даны литологическая и палеонтологическая характеристики, описаны, фациальные условия и характер изменений отдельных слоев по простиранию.

Лландовери и венлок

Лландоверскому и венлокскому ярусам соответствует литеньская свита ea , подразделяющаяся на две части — желковицкие слои ea_1 и мольские слои ea_2 . Граница между этими двумя подразделениями проведена согласно с границей нижнего и верхнего лландовери (бэркгилл-гала), но она неясная и при картировании не различается. Сланцевая фация, которая преобладает, обозначена индексом $E-e_1$ Барранда, а карбонатная фация — $E-e_2$.

Желковицкие слои e_1 (лландовери-бэркгилл) — 10—30 м. Темные графитовые граптолитовые сланцы редко с прослойками фтанитов налегают согласно на самый верхний ордовик (ашгил). Местами в основании слоев отмечается короткий перерыв, явившийся результатом эпейрогенических колебаний во время таконской фазы. Эти слои принадлежат граптолитовым зонам *Akidograptus ascensus*, *Akidograptus acuminatus*, *Orthograptus vesiculosus*, *Pristiograptus cyphus*, *Demirastrites pectinatus*, *Demirastrites pribyl*, *Demirastrites convolutus*, *Monograptus sedwicki*, *Rastrites linnaei*.

В области перерыва отсутствуют базальные зоны *Akidograptus ascensus*, *Akidograptus acuminatus*, *Orthograptus vesiculosus* и зона *Pristiograptus cyphus*. Обычно преобладает граптолитовая фауна. Другая фауна (беззамковые брахиоподы) встречается очень редко.

Мотольские слои ea_2 (лландовери-гала, венлок) — 50—200 м. Темные глинистые, мергелистые и известковые сланцы с желваками или прослоями шламовых известняков, — в области проявления вулканизма (север) туфогенные сланцы, пирокластические агломераты и редкие органические известняки (лиштицкие известняки). Следы колебаний—

брекчий оползневые и др. Эти слои принадлежат граптолитовым зонам: *Spirograptus turriculatus*, *Globosograptus crispus*, *Monoclimacis griestoniensis*, *Monoclimacis crenulata*, *Spirograptus spiralis*, *Stomatograptus grandis*, *Cyrtograptus insectus*, *Cyrtograptus centrifugus*, *Cyrtograptus murchisoni*, *Monograptus firmus*, *Monograptus riccartonensis*, *Pristiograptus dubius*, *Cyrtograptus rigidus*, *Monograptus flexilis*, *Cyrtograptus ramosus*, *Cyrtograptus perneri*, *Cyrtograptus radians*, *Monograptus testis*. В области развития карбонатной фации, соответствующей мелкому морю, появляется богатая трилобитовая и брахиоподовая фауна. Для средневенлокских лиштицких известняков (около зоны *Monograptus flexilis*) характерна руководящая фауна: *Staurocephalus murchisoni* Вагг., *Deiphon forbesi* Вагг., *Cheirurus insignis* Вагг., *Diacalymene diademata* (Вагг.), *Trochurus speciosus* Бейр., *Dictanopeltis scabra* (Бейр.), *Sphaerexochus mirus* Бейр., *Decoroproetus decorus* (Вагг.), *Bumastus bouchardi* (Вагг.), *Dawsonoceras barrandei* Ног., *Cyrtia exprorecta* (Wahl.), *Camarotoechia niobe* (Вагг.), *Meristella upsilon* Вагг. В самых высоких пачках мотольских слоев (зона *Monograptus testis*) появляется ассоциация: *Aulacopleura* (A.) *konincki konincki* (Вагг.), *Miraspis mira* (Вагг.), *Odontopleura dufrehoyi* (Вагг.), *O. ovata* Емтг., *Acantholoma* (A.) *roemeri* (Вагг.), *Phacopidella glockeri* (Вагг.), *Sphaerexochus mirus* Бейр., *Bumastus bouchardi* (Вагг.), *Eospirifer nobilis* (Вагг.), *Leptaena rhomboidalis* (Wilck.) и др.

Лудлов

Среднечешский лудлов можно подразделить на три части, соответствующие нижнему, среднему и верхнему лудлову. Фациальный состав лудловских свит очень сложный, что зависело от проявлявшегося в это время вулканизма. Нижний и средний лудлов составляют буднянскую свиту $e\beta$; нижнему лудлову соответствуют копанинские $e\beta_1$ и среднему — пржидольские слои $e\beta_2$ (Прантль-Пржибыл, 1948). Их границы хорошо различаются по фауне и на основании литологических данных. В местах максимального накопления диабазовых лав и туфов возникали, вероятно, участки суши, что обуславливало локальные перерывы в осадконакоплении (в пределах нижнего и среднего лудлова). Карбонатная фация, преобладающая в буднянских слоях, обозначается индексом $E-e_2$ Барранда, фации сланцевые, преобладающие в нижней части буднянской свиты (копанинские слои $e\beta_1$), имеют индекс $E-e_1$. Верхний лудлов представлен лохковской свитой e обозначаемой индексом $F-f_1$.

Копанинские слои $e\beta_1$ (нижний лудлов) — 150—400 м. В северной области, где имеются мощные нижнелудловские накопления различных вулканогенных пород, с ними ассоциируют органогенные светло-розовые известняки, типичные для условий седиментации мелкого моря. В восточном, южном и юго-восточном направлениях эти слои переходят по простиранию в толщи известковых граптолитовых сланцев, содержащих в различной мере туфогенный материал. Здесь возможно выделить следующие граптолитовые зоны: *Pristiograptus vulgaris*, *Monograptus scanicus*, *Saetograptus leintwardinensis primus*, *Pristiograptus longus*, *Pristiograptus fragmentalis* и *Pristiograptus tumescens*. В карбонатной фации в копанинских слоях $e\beta_1$ выделяются несколько литологически хорошо охарактеризованных биостратиграфических горизонтов. Эти горизонты, в отличие от граптолитовых зон, названы по руководящим трилобитам: *Phacopidella trapeziceps*, *Encrinurus beaumonti*, *Scutellum haidingeri*, *Phacops fecundus communis*, *Prionopeltis archiaci*.

Горизонт *Phacopidella trapeziceps* (соответствует зоне *Pristiograptus vulgaris* и *Monograptus scanicus*). Значительная мощность этого горизонта обусловлена наличием в его составе вулка-

ногенного материала. Мандельштейны, пирокластические агломераты, туфы, туффиты и туфогенные сланцы и известняки резко отличают этот горизонт от нижележащих темных сланцев венлокского яруса. По краям вулканогенных толщ осаждались органогенно-детритовые криноидные доломитизированные известняки, в основании которых развиты во многих местах коралловые биостромы. По направлению на запад, юг и юго-восток эти слои переходят по простиранию в туфогенные сланцы. В органогенно-детритовых известняках и известняках с примесью туфогенного материала находится очень много фауны, из которой наиболее типичными формами являются: *Phacopidella trapeziceps* (Barr.), *Bumastus hornji* Snajdr, *Dicranopeltis scabra* (Beur.) nov. var., *Aulacopleura* (A.) *nitida* (Barr.), *Hemiarges heteroclyta* (Barr.), *Ischadites koeneni* Murch., *Meristina tumida* Dalm., *Atrypa reticularis* Lin., *Sowerbyella transversalis* (Wahl.), *Strophonella haueri* (Barr.), *S. euglypha* Dalm., *Parmorthis elegantuloides* Kozl., *Meristella upsilon* (Barr.), *Septatrypa hircina* (Barr.) и др. В биостромах преобладала фауна криноидей, табулят и ругоз; типичными являются: *Favosites forbesi nitidula* Роџ., *Paleofavosites asper* (Orb.), *Pachypora lonsdalei* d'Orb., *Coenites juniperinus* Eichw., *Haly-sites catenularia* Lin., *Heliolites decipiens* McCoy, *Heliolites bohemicus* Wentz, *Xylodes confusus* (Роџ.), *Thecia swinderenana* Edw.-Haime и др.

Горизонт *Encrinurus* (*Cromus*) *beaumonti* (соответствует зонам *Monograptus scanicus*, *Saetograptus Ientwardinensis primus* и *Pristiograptus longus*). В области мощных накоплений вулканогенных пород этот горизонт отсутствует; в переходной области он представлен плотными или тонкослоистыми розовыми или серыми битуминозными известняками, а на юге и западе — известковыми и мергелистыми сланцами. В краевых зонах вулканогенных толщ имеется богатая фауна кораллов, криноидей, трилобитов и гастропод: *Encrinurus* (*Cromus*) *beaumonti* (Barr.), *Encrinurus* (E.) *transiens* (Barr.), *Otarion* (O.) *diffractum diffractum* Zenk., *Sphaerexochus mirus* Beur. nov. var., *Euomphalopterus aliger* Per., *Trochonema* (*Gyronema*) *fraternum* (Per.), *Piltna knighti* Hor., *Donaldtiella morinensis* Hor., *Beraunia docens* (Per.), *Conchidium biloculare* Lin., *Meristina tumida* Dalm., *Atrypa reticularis* Lin., *Atrypinella granulifera* (Barr.), *Deltahyris metuens* (Barr.), *Favosites forbesi* Edw.-Haime, *Alveolites grayi* Milne-Edw., *Kodonophyllum truncatum* (Lin.), *Xylodes articulatus* (Wahl.), *Microplasma flexuosum* Prantl, *Tryplasma formosum* Prantl, *Pycnosaccus bucephalus bohemicus* Bouška, *Gisocrinus involutus* Bouška, *Crotalocrinites rugosus* (Miller) и др. В серых битуминозных известняках переходной области появляется очень много трилобитовой и другой фауны, из которой более хорошо известны: *Encrinurus* (*Cromus*) *beaumonti* (Barr.), *Matacalymene baylei* (Barr.), *Otarion* (O.) *diffractum diffractum* Zenker, *Harpes ungula* Barr., *Cardiola cornucopiae* Goldf., «*Atrypa*» *dormitzeri* Barr., *Septatrypa thisbe* (Barr.) и др. В верхней части горизонта появляется большое количество брахиопод *Lissatrypa linguata* (Barr.).

Горизонт *Scutellum haidingeri* (приблизительно зона *Pristiograptus fragmentalis*). Резко отличается от нижележащих плотных брахиоподовых известняков, потому что состоит из тонкослоистых темных известняков с прослойками мергелистых сланцев. В области распространения вулканогенных пород он отсутствует. В южной и западной областях этот горизонт представлен известковыми сланцами. Типичная фауна: *Scutellum haidingeri* (Barr.), *Scharyia micropyga* (Hawle-Corda), *Acantholoma* (A.) *minuta* (Barr.), *Otarion* (O.)

И. Барранд 1852 - 1856		И. Крейчи 1877	И. Пернер, О. Кодым 1919	Р. Кеттнер, О. Кодым 1919	Б. Боучек 1934	Ф. Прагль, А. Либихыл 1948	И. Свобода, Ф. Прагль 1949	И. Хлупач, 1953 (еж по Б. Боучеку, 1953)	Граптолитовые зоны (Б. Боучек, 1953; Р. Горны, 1955)	Международная шкала (по Б. Боучеку, 1953)								
СИЛУР	F	f_2	f_2	f_2	f Конепрусские изв. / Косоржские изв.	f Конепрусские изв. / Косоржские изв.	f Конепрусские изв. / Косоржские изв.	$f\beta$ -верхнеконепрусск изв. / $f\alpha$ -нижнеконепрусские изв.	Верхние конепрусские f и винаржицкие f_1 известняки	Нижний девон								
		f_1	f_1 лохковские изв-ки	f_1 лохковские изв-ки	$e\gamma$ лохковские изв-ки	$e\gamma$ лохковские изв-ки	$e\gamma$ лохковские изв-ки	$e\gamma$ лохковские изв-ки	Нижние конепрусские изв. / Котыские изв. / Косоржские изв. / Радотинские изв.	<i>Monograptus hercynicus</i> <i>Monograptus uniformis</i>	Верхний	Лудлов						
	$e_2^{*)}$	Буднянские изв-ки	Горизонт криноидовый	Горизонт криноидовый	e_2 буднянские изв-ки	$e\beta$ буднянские изв-ки	$e\beta_2$ пржидольские слои	$e\beta_2$ пржидольские слои	$e\beta_2$ пржидольские слои	<i>Monograptus angustidens</i> <i>Pristiograptus transgrediens</i> <i>Monograptus perneri</i> <i>Monograptus boučeki</i> <i>Colanograptus lochkovensis</i> <i>Pristiograptus ultimus</i>	Средний							
			Горизонт брахиоподовый	Горизонт брахиоподовый									$e\beta_1$ копанинские изв-ки	$e\beta_1$ копанинские изв-ки	$e\beta_1$ копанинские изв-ки	<i>Pristiograptus tumescens</i> <i>Pristiograptus fragmentalis</i> <i>Pristiograptus longus</i> <i>Saetograptus leintwardinensis</i> <i>Monograptus scanicus</i> <i>Pristiograptus vulgaris</i>	Нижний	
			Горизонт цефалоподовый	Горизонт цефалоподовый														
		$e_1^{**)}$	хухелские граптолитовые сланцы	e_1 литеньские слои	$e\alpha_3$ бутовицкие слои	e_1 литеньские слои	$e\alpha_2$ Мотльские слои	$e\alpha_2$ Мотльские слои	$e\alpha_2$ Мотльские слои	$e\alpha_2$ Мотльские слои	<i>Monograptus testus</i> <i>Cyrtograptus radians</i> <i>Cyrtograptus perneri</i> <i>Cyrtograptus ramosus</i> <i>Monograptus flexilis</i> <i>Cyrtograptus rigidus</i> <i>Pristiograptus dubius</i>		Верхний					
	e_1 литеньские слои	$e\alpha_2$ Мотльские слои		$e\alpha_1$ желковицкие слои	$e\alpha_1$ желковицкие слои									$e\alpha_1$ желковицкие слои	$e\alpha_1$ желковицкие слои	$e\alpha_1$ желковицкие слои	<i>Monograptus riccartonensis</i> <i>Monograptus firmus</i> <i>Cyrtograptus mirchisoni</i> <i>Cyrtograptus centrifugus</i> <i>Cyrtograptus insectus</i>	Нижний
	e_1 литеньские слои	$e\alpha_1$ желковицкие слои																
	Перерыв			Перерыв			Перерыв			Перерыв								
	D	d_5	d_5	d_5	$d\xi$	$d\xi_2$	$d\xi_2$	$d\xi_2$	$d\xi_2$	$d\xi$	<i>Glyptograptus bohemicus</i>		Верхний ордовик					

*) карбонатная фация венлока и лудлова ***) сланцевая фация лландоверн, венлока и лудлова

Рис. 2. Со поставление стратиграфических схем среднечешского силура

diffractum diffractum Zenk., *Kettnerites kosoviensis* Zebeга, *Anoplotheca? squamma* (Вагг.), *Pyritonema excelsus* Роџ. и др.

Горизонт *Phacops fecundus communis* (граптолитовая зона). Серые тонкослоистые, местами желваковидные шламовые известняки; в вулканогенной фации отсутствуют. На юге и западе развиты известковые сланцы. В карбонатной фации часто встречаются *Phacops fecundus communis* Вагг., *Scutellum haidingeri* (Вагг.), *Ceratocephala verneuli* (Вагг.), *Cyrtia exprorecta postera* Воуџ., *Cornuproetus venustus* (Вагг.), *Kettnerites kozloviensis* Zebeга и др.

Горизонт *Prionopeltis archiaci* (зона *Pristiograptus tumescens*). Самая высокая часть копанинских слоев. В зоне распространения вулканогенных пород отсутствует; в их краевой фации имеются органогенные битуминозные ортоцератитовые серые плотные известняки, а на юге и западе мергелистые плитчатые известняки и известковые сланцы. Для этого горизонта типично присутствие трилобита *Prionopeltis archiaci* (Вагг.) в ассоциации с *Dawsonocarina caelebs* (Вагг.) и *Lissatrypa columbella* (Вагг.).

По фауне и литологическому составу последних трех горизонтов хорошо прослеживается постепенное обмеление силурийского ранне-лудловского моря.

Пржидольские слои е₂ (средний лудлов) — 15—80 м. По сравнению с копанинскими слоями е₁, которые представляли собой очень пеструю и по фациальным особенностям очень сложную толщу, пржидольские слои являются свитой более гомогенной. В северной области, история которой проходила под влиянием ранне-лудловского вулканизма, осаждались чистые светло-розовые зернистые криноидно-брахиоподовые, местами доломитизированные известняки; в более глубокой области на юге и западе, наоборот, тонкослоистые темные мергелистые битуминозные известняки с циклически повторяющимися прослойками глинистых и мергелистых сланцев. В пржидольских слоях имеются граптолитовые зоны: *Colonograptus lochkovensis* *Monograptus boučeki* *Monograptus perneri* *Pristiograptus ultimus*, *Pristiograptus transgrediens*, *Monograptus angustidens*. Для нижней и средней частей свиты характерны брахиоподы *Septatrypa megara* (Вагг.); в самых высоких пачках массах появляется характерная морская лилия из рода *Scyphocrinites* Zenker (виды из морфологической группы *S. excavatus* Zenk.). Вместе с частыми члениками стебля криноидей и лаболитами появляются руководящие брахиоподы: *Dayia navicula* (Sow.) (форма *bohémica* Воуџек), *Septatrypa latisinuata* (Вагг.), *Uncinulus hebe* (Вагг.), *Gypidula caduca* (Вагг.), и др.; большое количество ортоцератитов: *Dawsonocarina omega* (Вагг.), *Mandaloceras* sp., *Gelsonoceras* sp., *Michelinoceras* sp., *Euophidioceras rudens* (Вагг.), *Cardiola bohémica* Вагг., *Orthonychia anguis* Вер., *Spirina patula* Пет., *Platyceras* sp., фауна цератиокарид и эвриптерид (*Pterygodus bohémicus* Вагг.) и др.

Во время осадконакопления сцифокрыноитового горизонта проявились эпейрогенические колебания и произошло обмеление моря, что отмечено появлением желваков, инфраформационных брекчий, оползней и др.

Лохковская свита е₇ (верхний лудлов) — 30—80 м. Эта свита представляет собой самые верхи силура. Вертикально и по простиранию слоев можно выделить четыре фации: радотинские известняки е₇¹, котыские известняки е₇¹, косоржские известняки е₇² и нижнеконепрусские известняки е₇². До находки граптолитов (Хлупач, 1953) косоржские известняки и нижнеконепрусские известняки считались девонскими. В нижней части свиты е₇ присутствует граптолитовая зона *Monograptus uniformis*, в верхней части — зона *Monograptus hercynicus*. Для фации радотинских и косоржских известняков очень типична фауна цера-

тпокарид и эвриптерид; в ней же были сделаны редкие находки плакодерм и остракодерм.

Радотинские $e\gamma_1'$ и котыские $e\gamma_1'$ известняки. Радотинские известняки $e\gamma_1'$ являются фацией более глубокого моря на юге и юго-востоке. Всегда представлены темными тонкослоистыми мергелистыми известняками с прослойками известковых сланцев. Часто встречаются темные полосовидные или желвакообразные роговики. В восточной области в их основании присутствуют оползни и внутриформационные брекчии из обломков и валунов тех же известняков. Очень часто встречается фауна пластинчатожаберных, брюхоногих и др.; руководящими формами являются: *Monograptus uniformis* Rуб., *Dendroidea* div. gen., *Loxonema solvens* Pег., *Raphistomina tarda* (Pег.), *Praenatica proaeva* (Pег.), *Panenka expansa* Вагг., *Leiopteria* (*Actinopteria*) *migrans migrans* (Вагг.), *Lingula nigricans* Вагг., *Delthyris inchoans* (Вагг.), *Nowakia acuaria* (Rich.), *N. intermedia* (Вагг.) и др. Выше появляются *Orbiculoidea intermedia* (Вагг.), *Scutellum umbeliferum* (Бейг.), *Monograptus hercynicus* Pег. и др.

Эта фация по простиранию переходит в фацию котыских известняков $e\gamma_1^1$ (север и запад), для которой характерны плитчатые зернистые светлые известняки без сланцев или плотные органогенные известняки, часто с типичными разноцветными желваками роговиков. Фауна котыских известняков не отличается от фауны более глубоководной фации: *Proetus affinis* Воуцек, *Parmorthis elegantuloides* (Kozl.), *Douwilina phillipsi* (Вагг.), *Schellwiebella pecten* (Lin.), *Leptostrophia praestans* (Вагг.), *Stropheodonta miranda* (Вагг.), *Gypidula pelagica* (Вагг.), *Atrypa reticularis* Lin. и др.

Косоржские $e\gamma_2$ и нижние конепрусские $e\gamma_2^1$ известняки. Косоржские известняки известны только в восточной части области, где они налегают на радотинские известняки, отличаясь от них присутствием прослоев более светлых зернистых известняков и количеством видов вышеупомянутой фауны радотинских известняков $e\gamma_1^1$. Здесь часто встречаются *Monograptus hercynicus* Pег., *M. machaeroides* Hundt, *Acantholoma* (A.) *lochkovensis* Prantl-Přibyl, *Cornuproetus lepidus* (Вагг.), *Ceratiocaris damesi* Nov., *Orthotheca intermedia* (Nov.), *Nowakia intermedia* (Вагг.), *Leptaena emarginata* (Вагг.), *Plectodonta mimica* (Вагг.) и др.

Эти известняки в западном и северо-западном направлениях по простиранию переходят в серые зернистые известняки похожие на котыские, но более светлые, без роговиков. Эта фация выделена только для промышленного использования. Из фауны являются типичными: *Proetus affinis* Воуц., *Scutellum lepidum* Воуц., *Cheirurus* (*Crotallocephalus*) *gibibus* Бейг. nov. var., *Nowakia intermedia* (Вагг.), *Eospirifer secans* (Вагг.), *Douwilina phillipsi* (Вагг.), *Parmorthis elegantuloides* (Kozl.) и др.

На фации верхнего силура согласно налегают разные фации нижнего девона, отличающегося от силура характером пород, фауной и распространением. На рис. 2 показано развитие взглядов на стратиграфию среднечешского силура.

После изучения биостратиграфии, палеоэкологии, литологии и распространения различных фаций с установлением вертикального и горизонтального распределения всех до сих пор известных организмов будет закончено детальное изучение силура Средней Чехии.

ЛИТЕРАТУРА

Barrande J. Système silurien du centre de la Bohême. J. Recherches géologiques. Praha, 1852.

Barrande J. Défense des Colonies, I—V, Praha, 1852.

Beyer A. K. Zur Stratigraphie des obersten Gotlandiens in Mittel-europa. Wiss. Zeitschr. Univ. Greifswald, Jahrg. I. 1951/1952. Greifswald, 1952.

Bouček B. Bemerkungen zur Stratigraphie des böhmischen Gotlandien und seinen Faziesverhältnisse. Zentrabl. Min. etc., Abt. B. Nr. II, Stuttgart, 1934.

Bouček B. Die Ostracoden des böhmischen Ludlows (Stufe eß). Neue Jahrbuch Min. etc., Bd. 76, Abt. B. Stuttgart, 1936.

Bouček B. Graptolitová fauna českého spondního Ludlowu. Rozpravy 11, tř. Ces. akad., roc. XLVI, č. 16, Praha, 1936.

Bouček B. Stratigraphie siluru v Dalejském údolí u Prahy a v její blízkosti. Rozpravy 11 tř. Ces. akad. XLVI, č. 27. Praha, 1937.

Bouček B. Biostratigrafie, vývoj a korelace zelkovických a motolských vrstev českého siluru. Sborník UUG, sv. XX, odd. Paleont., Praha, 1953.

Horný R. Předběžná zpráva o výskumu vrstev budňanských. eß východním Barrandienu. Věstník UUG, roc. XXX. Praha, 1955.

Horný R. Studie o vrstvách budňanských v západní části barrandienského siluru. Sborník UUG, sv. XXI—1954, odd. geol., 2. díl. Praha, 1955.

Horný R. Zona *Akidograptus ascensus* v jižním křídle barrandienského siluru. Věstník UUG, roc. XXXI. Praha, 1956.

Chlupáč I. Stratigrafická studie o hraničních vrstvách mezi silurem a devonem ve středních Čechách. Sborník UUG, sv. XX, odd. geol. Praha, 1953.

Katzer F. Das ältere Palaeozoikum in Mittelbohmen. Die Notwendigkeit einer Neueinteilung desselben. Praha, 1888.

Kettner R.—Kodým O. Nová stratigrafie Barrandienu. Čas. Mus. Král. čes., roc., XCIII, Praha, 1919.

Kodým O.—Bouček B.—Šulc J. Průvodce ku geologické exkursi do okolí Berouna, Koněprus a Budňan, Knihovna SGV č. 15. Praha, 1931.

Kukal Z. Petrografický výskum vrstev kopaninských eß, v západních částech barrandienského siluru. Universitas Carolina, Geologica, vol. 1, N 1. Praha, 1955.

Marek L. Nové nálezy ve vrstvách kosovských (de2) Sborník, UUG, sv. XVIII. Praha, 1951.

Marek L. Nález druhu *Akidograptus acuminatus* (Nicholson) v českém siluru. Věstník UUG, roc. XXVI. Praha, 1951.

Perner I., Kodým O. O rozčlenění svrchního siluru v Čechách. Čas. Mus. Král. čes., sv. XCIII, Praha, 1919.

Prantl F. Poznámky o t. zv. útesové facii v Barrandienu. Čas. Nár. mus., sv. CXIII, Praha, 1939.

Prantl F. Biostratigrafické poměry zbuzanského rudního ložiska. Rozpravy 11. tř. Ces. akad., roc. LII, c. 22, Praha, 1942.

Prantl F. Llandoveryan Radiolarites from Bohemia. Věstník Král. čes. spol. nauk., tř. mat.—přír., č. VII, Praha, 1949.

Prantl F., Příbyl A. Revise ruznorepých (Eurypterida) z českého siluru. Rozpr. tř. mat.—přír., č. VII, Praha, 1949.

Příbyl A. Stratigrafie graptolitových zon na Vyskočilce u Malé Chuchle. Věda. přírodní. Praha, 1938.

Příbyl A. Příspěvek k poznání svrchního siluru u Loděnic. Mitteil. d. Geol. Anstalt f. Böhmen u. Mähren, Bd. XVII, 1941, Nr. 2—3, Praha, 1942.

Příbyl A. O rodu *Conchidium* Linnaeus z českého siluru. Rozpravy 11, tř. Ces. akad., roc. LIII, č. 13, Praha, 1943.

Příbyl A. Bibliography index of Bohemian silurian Graptolites. Knihovna Stát. Geol. Úst. CSR, sv. 22. Praha, 1948.

Svoboda J. Příspěvek k paleografii siluru v českém masivu. Věstník UUG, sv. XXXI, č. 3, Praha, 1956.

Svoboda J.—Prantl F. см. работы И. Хлупач, Очерк стратиграфии средне-чешского девона. Литература, 1947—1955.

Snajdr M. O errantních Polychaetech z českého spodního paleozoika. Sborník UUG, sv. XVIII, odd. paleont., Praha, 1951.

И. ХЛУПАЧ

ОЧЕРК СТРАТИГРАФИИ СРЕДНЕЧЕШСКОГО ДЕВОНА

Девон — это самая верхняя система, участвующая в строении Баррандиена — осадочного комплекса палеозоя Средней Чехии. По сравнению с остальными системами этого комплекса девон наименее распространен по площади, так как его слои сохранились только в центральной части синклинория Баррандиена, — между Прагой и окрестностями г. Бероуна.

Среднечешский девон, как и все более древние отложения Баррандиена, был сильно смят во время бретонской фазы герцинского складкообразования, создавшего систему сложных складок, позднее нарушенных продольными и поперечными надвигами и сбросами. Девон Баррандиена хорошо обнажен, особенно в долинах рек и ручьев, что облегчает детальное изучение его стратиграфии.

Стратиграфия среднечешского девона, в особенности за последние годы, претерпела существенные изменения. Новейшие исследования осветили не только вопросы границы между силуром и девоном, границы нижнего и среднего девона, но и ряд вопросов по фаціальным соотношениям разных девонских комплексов. Итогом новейших исследований явилась новая схема стратиграфии (рис. 1) рассматриваемых отложений в отличие от существовавших ранее схем, выявляющая сложный фаціальный состав среднечешского девона.

Одним из важнейших вопросов стратиграфии среднечешского палеозоя, который уже давно рассматривался многими геологами, был вопрос о границе между силуром и девоном. До 1952 г. так называемые косоржские и нижнеконепрусские известняки относили к нижнему девону (Кетнер, Кодым, 1919; Свобода и Прантл, 1949 и др.). После находки граптолитов и другой силурийской фауны в этих толщах границу между силуром и девоном передвинули выше этих слоев, соответствующих по новейшим данным верхнему лудлову (Хлупач, 1952, 1953). Эта концепция признается также в работе И. Свободы и Ф. Прантла (1953). Граница между силуром и девоном на всей территории Средней Чехии выражена не только изменением фауны, но и изменением литологического характера осадков, причем нужно отметить, что в верхах силура и в нижнем девоне сохраняется карбонатная фация. В тех областях Баррандиена, где в основании девона развиты верхние конепрусские известняки, граница в большинстве случаев не резкая, и ее можно характеризовать как быстрый, но непрерывный переход. Только в областях северо-восточной части Баррандиена граница местами более резкая. Некоторые геологи (Прантл) предполагают, что в этой области между силуром и девоном имел место кратковременный перерыв в осадконакоплении, без осушения бассейна и без регрессии моря. По новейшим данным автора, даже в этих областях не существует биостратиграфических доказательств перерыва в осадконакоплении между силуром и девоном.

Среднечешский нижний девон на основании последних исследований мы подразделяем на два самостоятельных отдела¹: нижний отдел, соответствующий нижней части браницких известняков, и верхний отдел, соответствующий верхней части браницких известняков — их подотделу, злиховским известнякам. Необходимо подчеркнуть, что это подразделе-

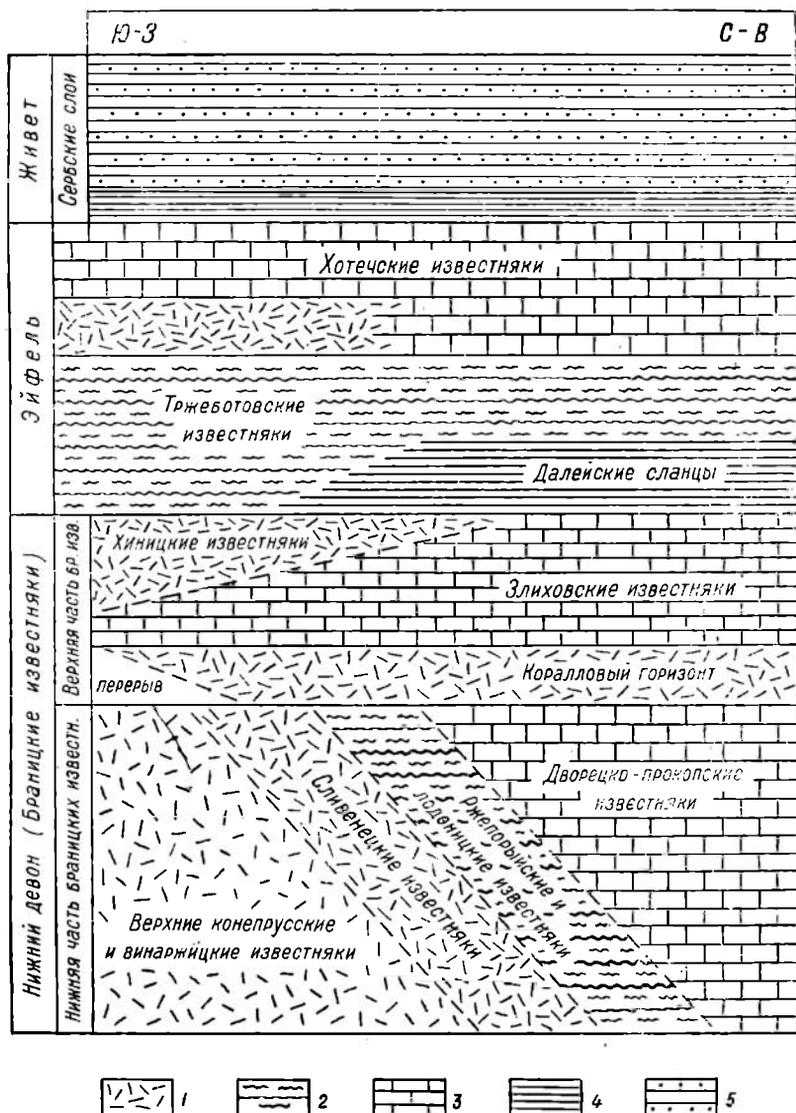


Рис. 1. Стратиграфическая схема среднечешского девона

1—органогенно-обломочные (в верхних конепрусских известняках рифовые) фаши; 2—фаши красных плотных известняков; 3—фаши серых плотных известняков; 4—сланцевые фаши; 5—жамат-мелитовые фаши

ние вовсе не соответствует прирейнскому разделению нижнего девона на жедин и кобленц, так как мы и в нижней и в верхней частях среднечешского нижнего девона находим только фауну кобленцкого яруса прирейнского подразделения. Мы не нашли никаких доказательств су-

¹ В данном случае, поскольку речь идет о подразделениях внутри нижнего отдела девонской системы, применение термина «отдел» не вполне удачно. Правильнее было бы обозначить эти подразделения как серии. Ред.

ществования жединского яруса даже в областях с бесспорно непрерывной седиментацией между силуром и девоном (Хлупач, 1955).

Одной из наиболее известных фаций нижнего отдела среднечешского нижнего девона является фация верхних конепрусских известняков. Обозначена Баррандом как f_2 , Кеттнером-Кодымом (1919) как f_1 и И. Свободой и Ф. Прантлем (1949) как $f\beta$. В литологическом отношении она характеризуется развитием чистых криноидных известняков, преимущественно белых, иногда в основании розоватых. Винаржицкие известняки в понимании И. Свободы и Ф. Прантля (1949) раньше описывавшиеся вместе с другими горизонтами сходных известняков под названием менянских известняков. С генетической точки зрения это в большинстве случаев органогенно-обломочные и местами (конепрусская область) рифовые известняки.

Из фации верхних конепрусских известняков известны два типа комплексов фауны. Первый комплекс отличается большим количеством кораллов, мшанок, водорослей (строматолитов и соленопор), строматопороидей, плеченогих, трилобитов и т. д. Он найден в Средней Чехии главным образом только в конепрусской области и его можно считать характерным для рифовой области (Хлупач, 1955). К этому комплексу принадлежит известная уже со времен Барранда фауна с такими характерными видами, как *Scutellum (Scutellum) palliferum* (Beur.), *S. (Paralejulius) campaniferum* (Barr.), *Harpes venulosus* Hawle & Corda, *Proetus (Proetus) bohemicus* (H. & C.), *Astycoryphe gracilis* (Barr.), *Ceratocephala vesiculosa* (Beur.), *Aristozoe regina* Barr., *A. memoranda* Barr., *Ptenoceras alatum* (Barr.), *Spyroceras pseudocalamiteum* (Barr.), *Orthonychia bohemia* Per., *Praenatica gregaria* Per., *Tubina spinosa* Per., *Conocardium bohemicum* Barr., *Fascicostella gervillei konieprusensis* (Oehl.), *Sieberella sieberi sieberi* (Buch) и ее варианты, *Gypidula optata* (Barr.), *G. procerula* (Barr.), *Uncinulus (Glossinulus) princeps princeps* (Barr.) и другие варианты, *U. henrici henrici* (Barr.), *Camarotoechia nympha nympha* (Barr.) и разные ее варианты, *C. latona* (Barr.), *C. amalthea* (Barr.), *Eospirifer secans* (Barr.), *E. togatus* (Barr.), *Atrypa verneuilliana* (Barr.), *A. comata* Barr., *Centronella melonica* (Barr.), *Cimostrophia stephani* (Barr.), *Leptaena bouei* (Barr.), большое количество других форм плеченогих, криноидей, мшанок (*Fenestrellina*, *Reteporina*, *Utropora*, *Hemitrypa* и др.), кораллов — *Pselophyllum bohemicum* Роџ., *Prismatophyllum manipulatam* (Роџ.), *Favosites intricatus* Barr., *Pachypora ramosa* Роџ., *Heliolites tenuoseptatus* Роџ. и др., водорослей и т. д. Этот комплекс близок к фауне принципсовых известняков Гарца, коралловых известняков Карнийских Альп, герцинских известняков Урала и т. д.

Второй комплекс верхних конепрусских известняков был обнаружен вне пределов Конепрусской области. Он отличается мелкими формами трилобитов — *Acantholoma ruderalis* (H. & C.), *Proetus (Unguliproetus) div. sp.*, *Proetus (Lepidoproetus) div. sp.*, *Scutellum viator* (Barr.), плеченогих — *Uncinulus (Glossinulus) princeps princeps* (Barr.), *Delthyris div. sp.*, *Eoreticularia indifferens* (Barr.) и др. В целом этот комплекс фауны почти тождественен с комплексом фауны соседней по простиранию и близкой по времени образования фации сливенецких известняков. Этот комплекс следует рассматривать как развивавшийся вне пределов области собственно рифов (И. Хлупач, 1955).

Второй главной фацией самых древних нижнедевонских слоев Баррандиена являются криноидные органогенно-обломочные сливенецкие известняки (по индексам Барранда f_2 , по Кеттнер-Кодыму ga_1). Они очень похожи на верхние конепрусские известняки, с которыми часто прежде смешивались (Барранд и др.), но их цвет розоватый. Фауна сливенецких известняков тоже сходна с фауной верхних конепрусских известняков, но в ней присутствует уже большее количество пелагических

форм, характерных для других фаций, именно дворецко-прокопских известняков. Нормальный комплекс фауны представлен видами: *Phacops sternbergi* H. & C., *Ph. (Reedops) cephalotes* H. & C., *Scutellum viator* (Barr.), *Proetus (Unguliproetus) div. sp.*, *Proetus (Proetus) bohemicus* H. & C., *Otarion convexum* (H. & C.), *Acantholoma ruderalis* (H. & C.), *Lobopyge branikensis* (Barr.), *Cheirurus (Crotalocephalus) gibbus* Beug., *Odontochile rugosa* (H. & C.), *Praenatica gregaria* Pez., *Orthonychia div. sp.*, *Uncinulus (Glossinulus) princeps princeps* (Barr.), *Martiniopsis superstes* (Barr.), *Sieberella sieberi sieberi* (Buch), *Camarotoechia nympha nympha* (Barr.) и др. (Ружичка, 1940; Свобода и Прантл, 1950; Хлупач, 1955, 1956).

Переходной фацией между сливенецкими и дворецко-прокопскими известняками являются плотные шламовые известняки ржепорыйские (узловатые, красные) и лоденицкие (плитняковые, пятнистые). По фауне эти отложения стоят близко как к сливенецким, так и к дворецко-прокопским известнякам.

Последней главной фацией, представляющей нижний отдел среднечешского нижнего девона, являются дворецко-прокопские известняки (по индексам Барранда — нижняя часть G, или g_1 , по Кеттнер-Кодыму ga_1 и ga_2). Литологически этот комплекс представлен серыми плотными шламовыми известняками местами с прослоями мергелистых сланцев. В комплексе фауны этой фации преобладают трилобиты рода *Odontochile* и *Phacops* вместе с тентакулитами и другой фауной. Характерными видами являются: *Odontochile hausmanni* (Brongn.), *O. rugosa* (H. & C.), *Phacops cephalotes* H. & C., *Ph. boeckii* H. & C., *Ph. bronni* Barr., *Scutellum viator* (Barr.), *S. formosum* (Barr.), *S. porosum* (Barr.), *S. (Paralejulius) bronniarti* (Barr.), *Tropidocoryphe memnon* (H. & C.), *Otarion convexum* (H. & C.), *Cheirurus (Crotalocephalus) gibbus* Beug., *Dicranurus monstrosus* (Barr.), *Hylolithus tardus* Nov., *Hercynella div. sp.*, моллюски рода *Panenka* Barr., *Kralovna* Barr., многочисленные плеченогие, тентакулиты и ихтиодорулиты рыбы *Machaeracanthus bohemicus* (Barr.) и др. Условия образования этой фации не были благоприятными для жизни рифообразующих организмов и эту фацию следует отнести к осадкам более глубокого моря.

Следует подчеркнуть, что в разных разрезах нижнего отдела среднечешского нижнего девона все эти фации замещают друг друга, причем известны как разрезы со всеми фациями, так и разрезы, где мы находим только одну из них. Вообще мы здесь имеем дело с постепенными горизонтальными и вертикальными переходами от фаций органогенно-обломочных и рифовых известняков (верхние конепрусские и сливенецкие известняки) к фации плотных шламовых известняков (дворецко-прокопские и др. известняки). Эти фациальные переходы выражены как изменениями литологического характера, так и соответствующими изменениями фауны.

Верхний отдел среднечешского нижнего девона — это злиховские известняки, отвечающие верхней части браницких известняков (по Барранду, верхняя часть этажа g_1 , по Кеттнеру-Кодыму, ga_3). Литологически эта свита характеризуется темными плотными и мелкодетритусовыми известняками с желваками роговиков. Нижняя граница злиховских известняков во всей области Баррандиена отчетлива и во многих случаях ее можно характеризовать как резкую границу, но в большинстве случаев без перерывов.

В нижней части злиховских известняков в северо-восточной части Баррандиена находится горизонт криноидных органогенно-обломочных известняков и интраформационных брекчий (коралловый горизонт по Каплички—Р. Кеттнер, 1917) с множеством остатков кораллов, мшанок, плеченогих и другой фауны, которая по некоторым видам близка фауне верхних конепрусских известняков. Эту близость можно объяснить

сходством экологических условий с теми, которые имелись при образовании верхних конепрусских известняков. Характерными видами здесь являются: *Phacops fecundus degener* Barr., *Odontochile spinifera* (Barr.), *Acantholoma (Kettneraspis) derelicta* (Barr.), *Kloedenia zlichovensis* Příb., *Parmorthis pragensis* Havl., *Isorthis snajdri* Havl., *Sieberella sieberi* (Buch), *Leptaena rhomboidalis* (Wilck.), *Rugoleptaena hornýi* Havl., *Uncinulus (Uncinulus) marki* Havl., *Stegerhynchus trinacrius* Havl., *Atrypa verneuilliana* (Barr.), *Anoplotheca (Bifida) lepida* (Arch. & Vern.), *Eospirifer secans* (Barr.), *Martiniopsis superstes* (Barr.), *Hysterolites (Acrospirifer) amoenus* Havl., *H. (Acrospirifer) paradoxus* Schloth., многочисленные мшанки (*Fenestrellina*, *Isotrypa*, *Reteporina*, *Hemitrypa*), кораллы, (*Favosites*, *Striatopora*, *Trachypora* и др.), криноиды и др.

Фауна плотных пачек злиховских известняков отличается обилием трилобитов — *Odontochile spinifera* (Barr.), *O. auriculata* (Dalm.), *Odontochile maccoyi* (Barr.), *Phacops modestus* Barr., *Cheirurus (Crotalocephalus) sternbergi* (Боеck), *Acantholoma (Kettneraspis) derelicta* (Barr.), обилием плеченогих — *Martiniopsis superstes* (Barr.), *Chonetes hostinensis* Barr., тентакулитами, ихтиодорулитами рыбы *Machaeracanthus bohemicus* (Barr.) и т. д.

В самой верхней части злиховских известняков местами развита фауна хиницких органогенно-обломочных известняков, которые по литологическому характеру очень близки фации сливенецких известняков (Свобода и Прантл, 1948; Хлупач, 1956). Характерный комплекс представлен видами: *Phacops fecundus degener* Barr., *Cheirurus (Crotalocephalus) sternbergi* (Боеck), *Scutellum furciferum* (H. & C.), *S. cf. oblongum* (H. & C.), *Proetus (Proetus) orbitatus* Barr., *Proetus (Cornuproetus) buchi* (H. & C.), *Radiaspis radiata* (Goldf.), *Ceratocephala af. vesiculosa* (Beug.), *Acantholoma hoernesii* (Barr.), *Bojobactrites ammonitans* Horný, *Uncinulus subcordiformis* Schnur, *U. (Uncinulus) marki* Havl., *Martiniopsis superstes* (Barr.), *Eucystis flava* (Barr.), *Favosites bohemicus* (Corda), *Aulopora* div. sp. и др.

Фауна злиховских известняков отличается от фауны подстилающих слоев, и в ней мы уже встречаем первые среднедевонские элементы (например, описанная Прантлем в 1937 единичная находка *Calceola sandalina* L. и др.). Но общий характер фауны еще раннедевонский и на основании присутствия характерного вида *Hysterolites (Acrospirifer) paradoxus* Schloth. и других форм, злиховские известняки можно в целом отнести к верхнему кобленцу прирейнского разреза (сравн. Прантл, 1954; Прантл и Пришибыл, 1954; Свобода и Прантл, 1955; Пришибыл, 1955; Хлупач, 1956).

Над злиховскими известняками мы в большей части Баррандиена находим сланцевую свиту дальнейских, или так называемых тентакулитовых сланцев (по Барранду g₂, по Кеттнеру-Кодыму g_β.) В их фауне уже почти полностью отсутствуют типичные нижнедевонские формы. К характерной ассоциации принадлежат: *Phacops fecundus degener* Barr., *Proetus (Cyrtosymbole?) superstes* (Barr.), *Coignouina coronata* (Barr.), *Mimagoniatites fecundus* (Barr.), *Nowakia elegans* (Barr.), *Styliolina clavulus* (Barr.), *Martiniopsis superstes* Barr., *Plectodonta comitans* (Barr.), *Syringaxon bohemicus* (Роџ.) и др. В последнее время здесь были обнаружены остатки наземной флоры — *Protolepidodendron scharyanum* Krejčí, *Protopteridium hostimense* Krejčí, *Dalejophyton nemejci* Obrhel и т. д. (Обергель, 1956).

В большинстве случаев над дальнейскими сланцами находится опять известняковая свита красных плотных шламовых тржеботовских известняков (Свобода и Прантл, 1947). В некоторых случаях эти известняки лежат прямо на самых верхних пачках злиховских известняков, но без следов перерыва в осадконакоплении. В этих случаях мощность

тржеботовских известняков значительно увеличивается. По мнению автора, их нижняя часть соответствует далейским сланцам из других районов Баррандиена. Фауна тржеботовских известняков еще мало изучена; в ней преобладают гониатиты (*Anarcestes* и др.).

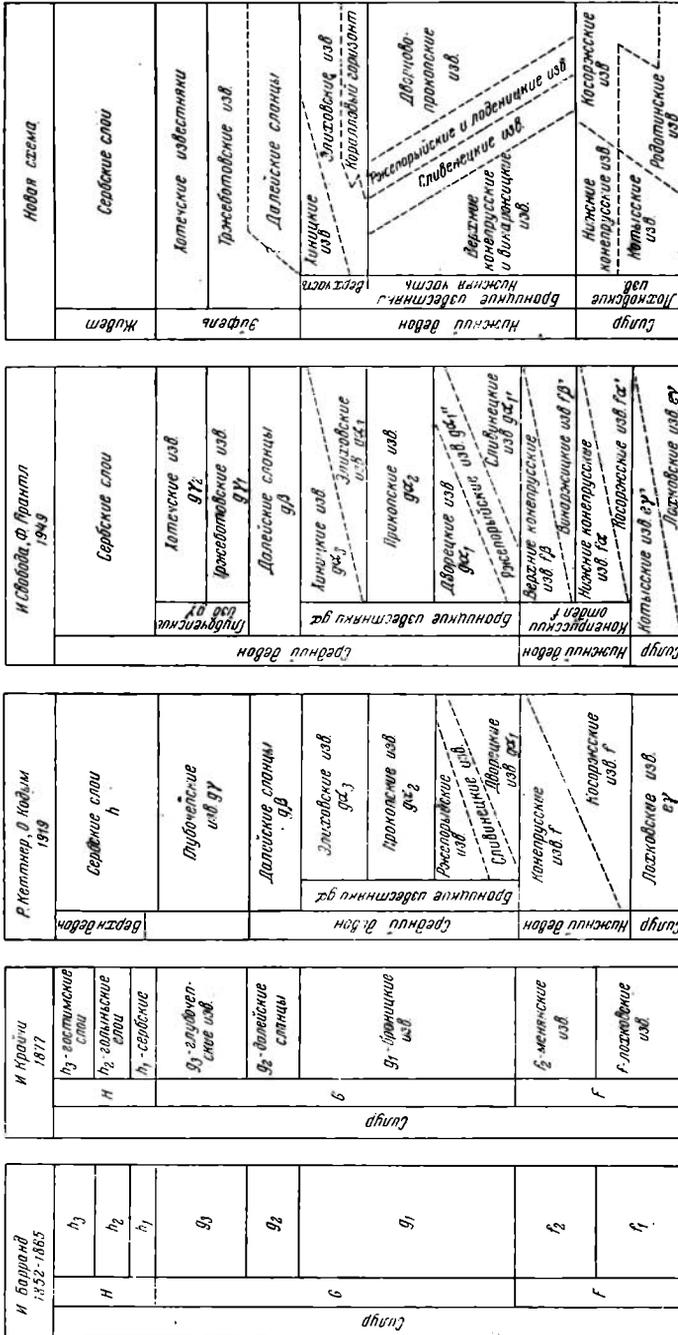


Рис. 2. Сопоставление стратиграфических схем среднедевонского девона

Над красными тржеботовскими известняками следует свита серых, преимущественно плотных, только местами органогенно-обломочных хотечских известняков, которые в большей части соответствуют глубо-чепским известнякам или свите g₃ в понимании Барранда (по Кеттнеру-

Кодыму gr). В этих известняках мы находим характерную фауну эйфельского яруса. Характерная ассоциация состоит из видов: *Pinacites jugleri* (Roem.), *Anarcestes lataseptatus plebejus* Barr., *Agoniatites occultus* (Barr.), *Paraphyllites tabuloides* (Barr.), *Mimagoniatites bohemicus* (Barr.), *Gyroceratites gracilis* Bropp., *Hercoceras mirum* Barr., присутствуют также трилобиты — *Phacops fecundus degener* Barr., *Phacopidella (Denckmannites) div. sp.*, моллюски рода *Pananka* (Barr.), *Kralovna* Barr., *Pantata* Barr., тентакулиты, плеченогие.

В сланцевых прослоях этой свиты найдены редкие остатки *Protolepidodendron scharyanum* Крејџи. Очень богатый комплекс фауны найден в органогенно-обломочных пачках этой свиты в Конепрусской области (Хлупач, 1956), здесь преобладают трилобиты — *Acanthopyge haueri* (Barr.), *Acantholoma (Kettneraspis) pigra* (Barr.), *Phacops breviceps* Barr., *Phaetonellus planicaudus* (Barr.), *Proetus neglectus* Barr., *P. moestus* Barr., *Cyphaspides holinensis barrandei* Ptl.-Přib., *Aulacopleura bohemia* Přib., *Scutellum (Thysanopeltis) speciosum waldschmidti* (Коеп.), вместе с характерными гониатитами — *Mimagoniatites fidelis* (Barr.), *Pinacites jugleri* (Roem.), *Anarcestes lataseptatus plebejus* (Barr.), кораллами — *Amplexus hercynicus bohemicus* Роџ. и т. д.

Наиболее юной девонской свитой Баррандиена являются сербские слои (по Барранду этаж H_1 , по Кеттнеру-Кодыму h). В нижней части этой свиты преобладают темные сланцы (качацкие слои — Свобода и Прантл, 1950). Верхняя часть представлена мощным комплексом песчаных сланцев, чередующихся с кварцитами (роблинские слои — Свобода и Прантл, 1950). Морская фауна известна главным образом только из нижней части сербских слоев. Здесь найдены многочисленные гониатиты — *Werneroceras karpinskyi* (Holz.), *Tornoceras simplex* (Vuch), *Anarcestes div. sp.*, наутилоидеи — *Gyroceras tenue* (Barr.), пластинчатожаберные моллюски — *Buchiola retrostriata bohemia* (Barr.), *Pterochaenia insidiosa* (Barr.), *Lunulicardium div. sp.*, брахиоподы — *Stringocephalus burtini* Defr., *Lingula div. sp.*, тентакулиты — *Nowakia cf. acuaria* (Rich.), *Styliolina striatula* (Nov.), редкие трилобиты — *Aulacopleura inexpectata* (Barr.) и др.

Эта фауна имеет уже раннеживетский характер. Вместе с остатками фауны мы находим здесь большое количество растительных остатков — *Protopteridium hostimense* Крејџи, *Drepanophycus spinosus* (Krejčič), *Protolepidodendron scharyanum* Крејџи, *Barrandeina dusliana* Крејџи, *Pseudosporochnus krejčiči* (Stur), *Aneurophyton germanicum* и др.

В верхней части сербских слоев остатки морской фауны почти неизвестны и в характере осадков мы здесь уже находим следы усиленных колебательных движений, которые предшествовали бретонской фазе складчатости.

Осадки верхнего девона и нижнего карбона в Средней Чехии отсутствуют и над складчатыми толщами нижнего и среднего палеозоя лежат верхнекаменноугольные пресноводные свиты.

На рис. 2 показано развитие взглядов на стратиграфию среднечешского девона.

ЛИТЕРАТУРА

Erben H. K. Stratigraphie, Tektonik und Faziesverhältnisse des böhmisch entwickelten Unterdevons im Harz. Beih. z. Geol. Jahrb. 49. Hannover, 1953.

Chlupac I. Predbezna zprava o stratigraficko-paleontologických vyzkumech stredočeského nejvyššího síluru a šodního devonu. Vestník UUG, XXVII. Praha, 1952.

Chlupac J. Stratigrafická studie o hraničních vrstvách mezi silurem a devonem ve středních Čechách (Стратиграфические исследования пограничных слоев силура и девона Средней Чехии — резюме). Sborník ústř. ústavu geol. XX, odd. geol. Praga, 1953.

Chlupac J. Stratigrafická studie o nejstarších devonských vrstvách Barrandienu (Стратиграфические исследования самых древних слоев девона Баррандиена). Sborník Ústř. úst. geol. XXI—1954, odd. geol. 2. Praga, 1955.

Chlupac I. Nové poznatky o stratigrafii středoečeského devonu. Věstník UUG. XXXI. Praga, 1956.

Chlupac I. Faciální vývoj a biostratigrafie středoečeského spodního devonu (Фашии и биостратиграфия среднечешского нижнего девона). Sborník Ústř. úst. geol. XXIII, 2, Praga, 1956.

Keřtner R. Příspěvek ku stratigrafii branických vápenců (G—g₁) nejbližšího okolí pražského. Rozpr. II, tř. Cas. akad. XXVI, No 21, Praga, 1917.

Keřtner R., Kodum O. Nová stratigrafie Barrandienu. Čas. Mus. Král. českého XSIII, Praga, 1919.

Prantl F. Erster Fund der *Calceola sandalina* im böhmischen Devon. Cbl. f. Min. etc. B. Stuttgart, 1937.

Prantl F. Biostratigrafický význam českých goniatitů. Cas. Nár. musea CXXIII, odd. přírod. Praga, 1934.

Prantl F., Příbyl A. O českých zástupcích čeledi Harpedidae (Hawle & Corda). O чешских представителях семейства Harpedidae (Hawle et Corda). Rospravy Ústř. úst. geol. 18. Praga, 1954.

Příbyl A. Nové poznatky os skořepáčků (Ostracoda) z českého devonu a jejich stratigrafickém významu. (Новые данные о раковинчатых (Ostracoda) — чешского девона и их стратиграфическом значении. Sborník Ústř. úst. geol. XXI—1954, odd. paleont. Praga, 1955.

Ruzicka R. Faunistické seznamy z Barrandienu ze souvrství gdv okolí pražském. Věstník Král. č. spol. nauk. Praga, 1940.

Svoboda J., Prantl F. O stratigrafii a tektonice staršího paleozoika v okolí Trebořova (Стратиграфия и тектоника древнего палеозоя окрестностей с. Тржеботов). Sborník St. geol. úst. XIV. Praga, 1947.

Svoboda J. O stratigrafii a tektonice staršího paleozoika v okolí Chýnce (O стратиграфии и тектонике нижнепалеозойских слоев в окрестностях дер. Хфнице). Sborník St. geol. úst. XV. Praga, 1948.

Svoboda J. Stratigraficko-tektonická studie o devonske oblasti koněpruské (Стратиграфическое тектоническое исследование Конепрусской области Чехии). Sborník St. geol. úst. XVI. Praga, 1949.

Svoboda J. Stratigraficko-tektonická studie okolí lomu Cikanka v radotínské údolí. (Стратиграфическо-тектонические исследования окрестностей каменоломни «Ци-у Србско»). Sborník St. geol. úst. XVII, Praga, 1950.

Svoboda J., Prantl F. O stratigrafii a tektonice staršího paleozoika v okolí Kody u Srbska. (O стратиграфии и тектонике древнего палеозоя в окрестностях дер. Кода у Србско). Sborník st. geol. úst. XVII, Praga, 1950.

Svoboda J. O stratigrafii a tektonice staršího paleozoika mezi Srbskem a Sv. Janem pod Skalou (O стратиграфии и тектонике древнего палеозоя между общ. Србско и Св. Ян). Sborník Ústř. úst. geol. XX. Praga, 1953.

Svoboda J. O stratigrafii a tektonice staršího paleozoika v širším okolí Karlštejna (Стратиграфия и тектоника древнего палеозоя в окрестностях Карлштейна). Sborník Ústř. úst. geol. XXI—1954, odd. geol., 1. Praga, 1955.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие	3
Вступительное слово заместителя председателя Всесоюзного палеонтологического общества Д. Л. Степанова	6
Резолюция второй сессии Всесоюзного палеонтологического общества	8
Ренгартен В. П. Сорок лет деятельности Всесоюзного палеонтологического общества	11
Прантл Ф. Основные этапы развития палеонтологии в Чехословакии	15
Яковлев Н. Н. О параллелизме в эволюции организмов и о его значении для систематики	18
Толмачев А. И. Географические закономерности эволюции в недавнем и отдаленном геологическом прошлом (очерки по биогеографии минувших геологических периодов)	25
I. О преимущественном значении суши северного полушария как места формирования прогрессивных элементов наземных флор и фаун	27
II. Закон зональности и его отражение в развитии органического мира Земли в различные геологические периоды	37
Гликман Л. С. Направления эволюционного развития и экология некоторых групп меловых эласмобранхий	56
Быкова Н. К. К вопросу о закономерностях филогенетического развития фораминифер в условиях периодически изменяющейся среды	63
Антропов И. А. Некоторые данные о развитии фораминифер в девонском периоде	76
Таиров Ч. А. Распространение фораминифер в отложениях аптского и альбского ярусов Северо-Восточного Азербайджана и их стратиграфическое значение	88
Барышникова В. И. Развитие позднемеловых фораминифер в бассейне среднего течения р. Дона	96
Кузнецова З. В. Географическое распространение микроскопаемых в верхнем майкопе Азербайджана и их стратиграфическое значение	105
Камышева-Елпатьевская В. Г., Николаева В. П., Гроицкая Е. А. К проблеме филогенетического изучения юрских аммонитов (семейства <i>costocerasatidae</i> и <i>cardiocerasatidae</i>)	110
Кузнецов В. В. О возможности реконструкции физико-географических условий в древних морских водоемах на основании изучения скорости роста и продолжительности жизни беспозвоночных	122
Стрельников И. Д. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий	129
Хозацкий Л. И. Учение о жизненных формах вымерших и современных организмов	145
Касьяненко В. Г. Значение функционального анализа суставов конечностей современных млекопитающих для освещения функций конечностей древних форм	158
Батанова Г. П. К экологии фауны девонского моря Востока Русской платформы	164
Дембская Г. И. Закономерности площадного распределения биофациальных комплексов в некоторых морских горизонтах воркутской свиты (нижняя пермь Печорского бассейна)	172
Погоревич В. В. Сохранность раковин пелеципод в воркутской свите Печорского бассейна и факторы диагенеза	177
Халфин Л. Л. Позднепалеозойские пресноводные и солоноватоводные пелециподы Кузнецкого бассейна	188
Наливкин Б. В. Методика реконструкции раковин древних пелеципод	198
Геккер Р. Ф. Первые выводы из палеоэкологического изучения фауны и флоры Казанского моря	206
Семенова Е. П. К условиям захоронения органических остатков и обитания фауны палеоцена бассейна среднего течения р. Дона	219

Пидопличко И. Г. Значение филогении позвоночных для геохронологии и стратиграфии	223
Елтышева Р. С. Принципы классификации, методика изучения и стратиграфическое значение стеблей морских лилий	230
Мигачева Е. Е. К вопросу о значении ископаемых организмов как показателей перерывов в осадконакоплении (на примере ааленских отложений Северо-Западного Кавказа)	236
Драгунов В. И., Казницын Ю. В., Катченков С. М. К вопросу о биохимической связи среды и организма	241
Шнайдр М. Стратиграфия кембрия и ордовика Средней Чехии	248
Горны Р. Очерк стратиграфии среднечешского силура	254
Хлупач И. Очерк стратиграфии среднечешского девона	262

ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ И БИОСТРАТИГРАФИИ
ТРУДЫ II СЕССИИ ВПО

Редактор *Д. Л. Степанов*
Технич. редактор *А. Г. Иванова*

Редактор издательства *Т. А. Горохова*
Корректор *Э. Г. Агеева*

Сдано в набор 5/X 1959 г.	Бум. л. 8,5.	Подписано к печати 16/XII 1959 г.	Уч.-изд. л. 23,6
Формат бумаги 70×108 ¹ / ₁₆ .	Тираж 2000	Печ. л. 23,29.	Цена 17 р. 55 к.
Г-13541		Заказ 1073	

Картфабрика Госгеолтехиздата

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
239	1 сверху	р. Кардовик	р. Кардоник
248	15 сверху	(Инецко-Пржимбрамской)	Инецко-Пржибрамской)
256	2 снизу	(север)	(север) —
258	7 снизу	fragmentalis	fragmentalus