

Издательство
Московского
университета



ГЕОЛОГИЯ

БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ

НА ОСНОВНЫХ РУБЕЖАХ

ФАНЕРОЗОЯ



1989

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова

Геологический факультет

Биотические события на
основных рубежах фанерозоя

Под редакцией В.В.Меннера

Издательство Московского университета

1989

Биотические события на основных рубежах фанерозоя: Сб. науч. тр. / Под ред. В.В.Меннера. - М.: Изд-во МГУ, 1989. - 176 с. - ISBN 5-211-01213-5.

Статьи сборника освещают ряд проблем, отражающих разнообразие палеонтологических исследований на современном этапе: причины кризисов и массовых вымираний организмов, изменения отдельных групп на конкретных рубежах, этапы развития в мезозое и кайнозое кишечнополостных и брахиопод, изменение растительности на рубежах эпта и альба на Северном Кавказе, а также олигоцена и миоцена в Северной Якутии, этапы развития диатомовой флоры Северо-Востока СССР в кайнозое, биотические события в развитии живецко-франкской флоры Центрального Казахстана.

Для палеонтологов, стратиграфов, биологов.

Рецензенты:

доктор геолого-минералогических наук А.Ю.Розанова,
доктор биологических наук Г.А.Афанасьева

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

077(02) - 89 - заказное
ISBN 5-211-01213-5

© Издательство Московского
университета, 1989

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый вниманию читателей сборник приурочен к тройному юбилею кафедры палеонтологии, являясь вместе с тем некоторым промежуточным итогом исследований, проводимых на кафедре.

В 1919 году впервые в структуре Московского университета была выделена кафедра палеонтологии, руководила которой академик Мария Васильевна Павлова. С этого времени берет свое начало систематическое преподавание палеонтологии для геологических специальностей в рамках естественного отделения физико-математического факультета МГУ. Эта, первая, кафедра существовала до 1929 года, когда преподавание геологии в Московском университете было прекращено, хотя научные исследования в университете продолжались в существовавшей тогда лаборатории палеонтологии.

Новый этап развития палеонтологии в МГУ начался в 1939 году, когда благодаря усилиям профессора А.Н.Мазаровича и академика А.А.Борисяка возобновилась подготовка геологов на биолого-почвенном, а затем геолого-почвенном факультетах. Среди первых кафедр геологического цикла была образована кафедра палеонтологии. Организацию кафедры и ее руководство возглавлял Ю.А.Орлов. С 1949 года кафедра входит в состав геологического факультета.

За 50 лет со времени своего возрождения кафедра палеонтологии превратилась в высококвалифицированный преподавательский и научный коллектив, в воспитание которого внесли свой вклад выдающиеся деятели советской и мировой палеонтологии академики Ю.А.Орлов и В.В.Меннер, возглавлявшие кафедру соответственно в 1946-1966 гг. и 1966-1988 гг.

В предлагаемом сборнике представлены работы сотрудников кафедры, выполненные в последние годы в рамках общекафедральной темы "Биотические события на основных рубежах фанерозоя". Статьи сборника не охватывают, конечно, всего спектра научной деятельности кафедры и всего объема проводимых исследований. Однако они дают определенное общее представление о развиваемых на кафедре направлениях исследований и разнообразии подходов к изучению исторического развития организмов прошлого.

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ В МОСКОВСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

Палеонтология всегда занимала видное место в Московском университете. Значительную часть его коллекций, пожертвованных М.В. Ломоносовым и другими учеными при организации естественноисторического кабинета, составляли палеонтологические объекты. Благодаря этому москвичи могли знакомиться с некоторыми ископаемыми животными, которые демонстрировались на публичных лекциях. В 1804 г. на кафедру естественной истории университета был приглашен Григорий Иванович Фишер фон Вальдгейм – воспитатель А.Гумбольдта, широко образованный натуралист, работавший как в области медицины, зоологии и ботаники, так и геологии и сельскохозяйственных наук. В России он нашел вторую родину. Уже в первые годы работы в университете Г.И.Фишер организовал Музей естественной истории (ныне Зоологический музей МГУ) и Московское общество испытателей природы, при котором с 1807 года начали издаваться "Мемуары", печатавшиеся первоначально на иностранных языках.

Коллекции музея, уничтоженные при пожаре 1812 г., удалось вскоре восстановить. С 1829 г. "Бюллетень Московского общества испытателей природы" начал печатать палеонтологические статьи как на иностранных, так и на русском языках. Это издание, получившее вскоре мировую известность, сыграло огромную роль в пропаганде среди широких масс русского общества естественных наук и, в частности, палеонтологии. Не меньшее значение имела и организация при содействии Г.И.Фишера Вольного экономического общества, пропагандировавшего сельскохозяйственные науки и связанного в дальнейшем с созданием Тимирязевской сельскохозяйственной академии.

Организационная деятельность Г.И.Фишера, систематическое изучение и описание ископаемых остатков из окрестностей Москвы и других районов России, установление постоянных связей с западноевропейскими учеными, получившими возможность знакомиться с геологией и палеонтологией России в "золотой век стратиграфии" (30-40 - е годы XIX в.), имело громадное значение и для развития отечественной палеонтологии.

В 1835 г. кафедру зоологии университета возглавил К.Ф.Рулье, ученик Г.И.Фишера, живо интересовавшийся геологией, изучавший ископаемых подмосковной юры. Блестящий лектор, убежденный эволю-

ционист, К.Ф.Рулье много сил отдавал пропаганде естественноисторических знаний и даже читал курс палеонтологии, называвшейся тогда "ориктогнозией". Его лекции систематически освещались в "Московских ведомостях" и вызывали даже дискуссии на страницах газеты. Однако деятельность К.Ф.Рулье оказалась непродолжительной. После его кончины работы по палеонтологии продолжали ученики К.Ф.Рулье, среди которых выделяются Н.А.Северцов, М.А.Богданов и др. Большое влияние лекции К.Ф.Рулье оказали на Г.Е.Щуровского - акушера по образованию, страстно увлекшегося геологией и эволюционным учением. В 1861 году из кафедры геогнозии и минералогии выделилась кафедра геогнозии и ориктогнозии, которую возглавил Г.Е.Щуровский.

Одним из итогов активной деятельности Г.Е.Щуровского была организация в Москве Политехнического музея и Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Его членами могли стать не только ученые, но все интересовавшиеся естествознанием. В геологию пришли многие любители, результаты работ которых получили широкую известность (Вырубов, Киприянов, Стремоухов и многие другие). Собственные работы Г.Е.Щуровского посвящены геологии полезных ископаемых Урала, Алтая. Однако, являясь широко образованным ученым и убежденным эволюционистом, он добился в 1880 году приглашения на кафедру геогнозии В.О.Ковалевского, а хранителем коллекций геологического кабинета рекомендовал А.П.Павлова, преподававшего в те годы химию и географию в Твери.

Деятельность В.О.Ковалевского - основоположника эволюционной палеонтологии в Московском университете, несмотря на ее непродолжительность, сыграла огромную роль в развитии в его стенах прогрессивных эволюционных взглядов. Лекции В.О.Ковалевского имели большое влияние на А.П.Павлова и во многом определили направление работ последнего. Именно тогда были заложены традиции эволюционного "биологического" подхода к палеонтологии, отличающие московскую палеонтологическую школу, а также высокий теоретический уровень преподавания и основные направления развития геологии и палеонтологии в Московском университете. Дальнейший подъем уровня геологических знаний в МГУ несомненно был связан с приходом в 1890 г. на кафедру минералогии В.И.Вернадского, отличавшегося исключительно широкими и прогрессивными взглядами.

В 80-е годы работы кафедры геологии проводились по договорам с Всероссийским минералогическим обществом, а потом с Геологическим комитетом, и были направлены на изучение геологии Поволжья.

Труды А.П.Павлова по геологии Поволжья и аммонитам юры и мела, сравнению фаун Подмосковья и Поволжья с типовыми разрезами Англии, стали классикой отечественной палеонтологии. Они надолго определили биостратиграфическую направленность работ кафедры геологии МГУ, во многом способствовали созданию московской геологической школы.

Исключительно яркие лекции А.П.Павлова способствовали привлечению в геологию и палеонтологию на грани XIX и XX вв. плеяды молодых увлеченных людей, которые стали работать над различными группами ископаемых. А.А.Чернов изучал пермских аммоноидей, продолжая работы А.П.Карпинского; А.Д.Архангельский продолжил работы А.П.Павлова по стратиграфии меловых и палеогеновых отложений; Н.Н.Боголюбов изучал юрских и меловых рептилий: ихтиозавров, плизавров; М.В.Павлова, которую А.П.Павлов привлек к приведению в порядок коллекций кафедры, начала изучение третичных млекопитающих — лошадей, носорогов, слонов, продолжая тем самым работы В.О.Ковалевского.

Работы кафедры этого периода, материал для которых собирался в процессе договорных исследований с Геологическим комитетом и земскими организациями, вписали славную страницу в историю русской геологии. Труды А.П.Павлова по стратиграфии и фаунам юры и мела, в особенности по белемнитам и аммонитам, способствовали детализации расчленения отложений и уточнения их корреляции с типовыми разрезами Западной Европы. Крупный вклад внесен ученым также в детальное расчленение четвертичных образований Русской платформы. Работы А.Д.Архангельского заложили основы сравнительно-литологического направления в стратиграфии, наглядно продемонстрировали особенности биогеографической дифференциации фаун позднего мела юга СССР. Исследования М.В.Павловой по развитию слонов, лошадей, носорогов, публиковавшиеся в "Бюллетене МОИП", получили мировую известность и признание.

Огромную работу вели сотрудники кафедры в области просвещения. А.П.Павлов активно пропагандировал геологические знания, отстаивал введение геологии в программы гимназий, принимал активное участие в организации высшего образования для женщин и сам читал лекции на Лубяньских женских курсах. Вместе с В.И.Вернадским, М.В.Павловой и своими учениками организовал преподавание естественно-исторических наук в Народном университете им.Шанявского. На базе этого учебного заведения из неспециалистов ими были подготовлены многие палеонтологи, впоследствии широко известные своими работа-

ми (М.А.Болховитина и многие другие). Университет им.Шанявского сыграл большую роль в деле повышения общей культуры москвичей.

Значительный ущерб в развитии культурно-просветительной деятельности МГУ был нанесен реформой Кассо в 1911 году. Но, несмотря на уход из университета многих из ведущих профессоров, работы по геологии продолжались.

После Февральской революции все оставалось по-старому, и лишь победа Великой Октябрьской революции изменила положение в стране и дала возможность резко активизировать развитие геологии. Уже в первые годы Советской власти была организована Московская горная академия, геологию и палеонтологию в которой вели те же преподаватели московской геологической школы. Палеонтологию читал Д.И.Иловайский. Тогда же организуются университеты с геологическими специальностями и на периферии: Ташкентский, Саратовский и др.

В 1918 году было завершено строительство нового корпуса МГУ для кафедр геологии и минералогии, построенного по проекту Р.Клейна согласно планам В.И.Вернадского и А.П.Павлова. Высшие женские курсы и университет им.Шанявского вошли в состав Московского университета, а в 1919 году впервые в России в Московском и Ленинградском университетах и в Ленинградском горном институте были образованы кафедры палеонтологии. В МГУ организацию кафедры поручили М.В.Павловой, которая до этого являлась хранителем палеонтологических коллекций кабинета геологии. Организация кафедры привела к значительной активизации подготовки молодых специалистов, а вскоре в университете открыли и специальность "палеонтология". Студенты, специализировавшиеся в этой области, получали фундаментальную подготовку по зоологии и ботанике, проходя соответствующие курсы вместе с биологами и одновременно сдавая полный цикл геологических дисциплин. Однако количество выпускников не могло удовлетворить возрастающие потребности в специалистах геологах-съемщиках, гидрогеологах, разведчиках.

Поэтому в 1930 году в Москве был создан Геолого-разведочный институт путем слияния геолого-разведочного факультета Московской горной академии и геологического факультета МГУ. Рождение нового вуза позволило почти в пять раз увеличить число выпускаемых специалистов. Вновь созданному институту, в котором сохранились все кафедры вошедших в него вузов и специальности выпускавшихся специалистов, передали минералогический и геолого-палеонтологический музеи. Последний к тому времени получил мировую извест-

ность и признание как первый музей с эволюционной экспозицией палеонтологических материалов. В 1931 году экспозиция музея была удостоена Большой золотой медали Французского геологического общества.

Однако изъятие геологического факультета из МГУ нарушило целостность подготовки специалистов в университете. Отсутствие геологии как специальности не замедлило отрицательно сказаться на подготовке специалистов географов и биологов. Вскоре стали ощущаться пробелы и в подготовке геологов во МГУ, обучение которых все более и более приобретало технический уклон. Ненормальность создавшегося положения отмечали в выступлениях в "Правде" А.Д.Архангельский и В.И.Вернадский в 1936 г.

Нелегкую работу по возрождению геологии в Московском университете взял на себя профессор А.Н.Мазарович (1886-1950). В январе 1932 г. по решению коллегии Наркомпроса на географическом факультете создается кафедра геологии, которую возглавил Мазарович. В 1938 году кафедру включили в состав вновь созданного геолого-почвенного факультета. Еще в 1935 году на факультете под руководством профессора А.П.Гартман-Вейнберг (1882-1942), специалиста по палеонтологии позвоночных, была организована палеонтологическая лаборатория, просуществовавшая до 1940 года. Затем ее перевели в Институт земной коры при Ленинградском университете. Лаборатория не имела отношения к факультету и к созданию в 1939 году кафедры палеонтологии. Палеонтологи, входившие в состав лаборатории - Л.Ш.Давиташвили, Л.М.Кречетович, Б.В.Милорадович и др., не принимали участия в преподавании. Сотрудники лаборатории выпустили пять сборников трудов "Проблемы палеонтологии". После кончины Гартман-Вейнберг лаборатория прекратила свою деятельность.

В 1938 году геолого-почвенный факультет объединял кафедры геологии, грунтоведения и почвоведения, на которые в сентябре 1938 года приняли 60 студентов. В 1939 году на факультете организуются еще две кафедры: минералогии и палеонтологии. При организации кафедры палеонтологии (после 10-летнего перерыва в ее биографии в МГУ - с 1929 по 1939 годы) возглавить ее пригласили академика А.А.Борисяка (1872-1944) - крупнейшего советского палеонтолога, основателя и первого директора Палеонтологического института АН СССР. С его именем связан целый этап развития советской эволюционной палеонтологии.

Педагогическая деятельность А.А.Борисяка началась на кафедре палеонтологии Горного института в Петербурге. Широкую известность получили его учебники "Курс палеонтологии" в двух книгах (беспоз-

воночные и позвоночные), опубликованные в 1905–1906 годах, учебник по палеофаунистике, составленный под редакцией Ю.А.Жемчужникова (1919), и курс по исторической геологии, вышедший в 1922 году. В начале 20-х годов А.А.Борисяк стал инициатором создания в Геологическом комитете группы палеонтологов из специалистов-биологов, в которую вошли Ю.А.Орлов, А.В.Фурсенко и др.

* Для непосредственной работы по организации кафедры и преподавания палеонтологии А.А.Борисяк и А.Н.Мазарович пригласили профессора Ленинградского университета Ю.А.Орлова – специалиста по ископаемым млекопитающим, обладавшего большим опытом педагогической работы. Ю.А.Орлов начинал свою преподавательскую деятельность в 1916 году в Пермском университете и продолжил ее в Ленинграде, сначала в Военно-медицинской академии, где преподавал гистологию и эмбриологию и создал отдел по изучению мозга. С 1931 г. Ю.А.Орлов – доцент кафедры палеонтологии в Горном институте, затем переходит в Ленинградский университет на кафедру палеонтологии и с 1933 по 1941 гг., будучи профессором кафедры, читает курс палеонтологии позвоночных. Ю.А.Орлов обладал редким даром талантливого педагога и был энтузиастом в научно-организаторской работе. Он принимал деятельное участие в организации палеонтологических кафедр в различных университетах страны, в научно-исследовательских институтах академий Союзных республик, популяризировал палеонтологию в научно-популярных статьях. Рассматривая палеонтологию как биологическую науку и придавая большое значение палеонтологии в формировании молодых кадров, Ю.А.Орлов считал, что наилучшие возможности для подготовки палеонтологов имеют университеты, где имеются геологический и биологический факультеты. Поэтому на предложение А.А.Борисяка взять на себя организацию кафедры палеонтологии в Московском университете, он ответил согласием. В распоряжение кафедры была предоставлена одна комната, два лотковых шкафа и одна штатная единица лаборанта. Учебные пособия, необходимые для преподавания: коллекции окаменелостей, муляжи, таблицы, – отсутствовали, не было программ и учебного плана.

На должность лаборанта (впоследствии ассистента кафедры с 1943 по 1950 гг.) была приглашена Е.Л.Реккер (1897–1950 гг.). Большую помощь при организации кафедры оказали А.Н.Мазарович и его ближайшие помощники М.М.Москвин и Г.П.Леонов. Были получены коллекции по беспозвоночным из Центрального геологического музея им. Ф.Н.Чернышева, а также коллекции, серия таблиц и диапозитивы от кафедр палеонтологии и исторической геологии Ленинградского

университета, от кафедры геологии Одесского университета, некоторые коллекции, хранившиеся в Минералогическом и Палеонтологическом институтах АН СССР. 19 октября 1939 г. Ю.А.Орлов прочитал первую лекцию. В группе слушателей находились В.В.Друщиц (1916-1983), Н.А.Пославская (1915-1962), В.А.Сытова, О.П.Обручева и А.К.Рождественский (1920-1983) - будущие преподаватели кафедры. Лекционные курсы сопровождались проведением практических занятий.

Курс палеоботаники в довоенное время читал проф. А.Н.Криштофович (1885-1953), приезжавший из Ленинграда; курс палеоэкологии - Р.Ф.Геккер, принимавший активное участие в возрождении кафедры. В небольшом, высококвалифицированном составе преподавателей кафедры просуществовала до Великой Отечественной войны.

В феврале 1941 г. по инициативе А.А.Борисяка Палеонтологическим институтом и Отделением биологических наук было проведено совещание по вопросам преподавания палеонтологии в ВУЗах и ВТУЗах. В совещании приняли участие преподаватели 36 учреждений из 26 городов Советского Союза, в том числе преподаватели почти всех университетов страны. В решении совещания отмечена целесообразность составления учебника по полному курсу палеонтологии, необходимость подготовки палеонтологов в университетах, разработаны предложения по улучшению преподавания палеонтологии в Высшей школе.

Война изменила намеченные планы. В первые же дни на фронт и в народное ополчение шли многие студенты и сотрудники факультета. Добровольцем в ряды народного ополчения уходит В.В.Друщиц, окончивший университет в июне 1941 г. На строительстве оборонительных рубежей работала Н.И.Маслакова (1919-1988), на совхозных полях - О.П.Обручева и др. Осенью 1941 г. кафедру вместе с факультетом эвакуируют в Ашхабад. Эвакуацией материальных ценностей кафедры занимался исполнявший обязанности лаборанта студент III курса А.К.Рождественский (1920-1983). Ему кафедра обязана сохранением коллекций в лихолетье войны. Осенью 1942 г. факультет переезжает в Свердловск, куда для чтения лекций вызывают и Ю.А.Орлова, бывшего в то время в г.Фрунзе. Весной 1943 г. факультет возвращается в Москву. Кафедра включается в подготовку специалистов-геологов, которая во время эвакуации продолжалась на факультете в течение всех лет войны.

В 1943 г. Ю.А.Орлов официально возглавил кафедру палеонтологии, а после смерти А.А.Борисяка (февраль 1944) был назначен и директором Палеонтологического института АН СССР (июль 1945 г.).

Постепенно стали претворяться в жизнь предложения, разработанные на февральском совещании палеонтологов 1941 г. Перед ка-

федрой была поставлена задача подготовки не только студентов геологического и географического факультетов (а позднее и биологического), но и палеонтологов. Увеличивается штат кафедры. В 1944 г. на должность профессора кафедры по совместительству приглашается Р.Ф.Геккер. Ассистентами зачисляются Е.Л.Геккер (1943-1950), Н.А.Пославская (1945-1952) и старшими лаборантами О.П.Обручева (с 1946 г.) и В.В.Друщиц (с 1947 г.).

В конце 40-х - начале 50-х годов перед геологической службой страны стояли задачи не только завершить геологическую съемку в масштабе 1:1000000, но и приступить к созданию необходимой стране геологической карты масштаба 1:200000, на основе которой могло бы планомерно вестись освоение минеральных ресурсов. Это потребовало резкого усиления палеонтологического обоснования легенд геологических карт и значительной детализации стратиграфических построений, быстрого роста геологической службы и особенно микропалеонтологических ячеек, которые начали создаваться даже при разведочных партиях. Естественно, что потребовалось расширить и подготовку молодых специалистов. Тесно связанная с Палеонтологическим институтом и организациями Министерства геологии СССР, кафедра живо откликается на поставленные задачи.

В конце 40-х годов на кафедре начинается специализированная подготовка палеонтологов и стратиграфов (5-10 человек в год). К 1960 году их количество увеличивается до 12-13 человек. В 1964 году вводится вечернее обучение. Правда, от него вскоре пришлось отказаться из-за малой эффективности (1973 г.). Кафедра активно принимает участие в работах по унификации стратиграфических схем, в составлении "Основ палеонтологии". Все последующие годы тесная связь кафедры с Палеонтологическим институтом АН СССР, директором которого оставался Ю.А.Орлов, избранный в 1953 г. членом-корреспондентом АН СССР, а в 1960 г. действительным членом Академии наук СССР, обеспечивала высокий уровень преподавания палеонтологии на геологическом и других факультетах МГУ, качество производственных практик в экспедициях института.

В 50-е годы важнейшим направлением работы кафедры, кроме учебного процесса, стало составление учебника палеонтологии. И в этой своей работе кафедра, руководимая Ю.А.Орловым, тесно контактировала с Палеонтологическим институтом. Возглавляя в те годы Палеонтологический институт, Ю.А.Орлов добился включения в государственный план составления капитальной сводки "Основы палеонтологии". В ней были обобщены все данные по морфологии и систематике ископаемых и прореviewованы описания и распространение всех

родов, встречающихся в отложениях СССР и социалистических стран. 15-ти томный труд, созданный специалистами самых различных организаций, был выполнен в очень сжатые сроки, публикация его завершена в 1964 г. Эта работа послужила основой создания на новом, критически проанализированном материале новый современный учебник палеонтологии "Палеонтология беспозвоночных". Он был издан в 1962 г. под редакцией Ю.А.Орлова. Авторами его являлись профессор В.В. Друщиц, доцент В.А.Сытова и сотрудники Палеонтологического института, часть которых регулярно проводила занятия на кафедре (Г.А. Астрова, Р.Л.Мерклин, В.Н.Шиманский).

Учебник имел колоссальное значение для общего подъема преподавания палеонтологии в ВУЗах и ВТУЗах Советского Союза. На базе его в Московском университете уже в 1962 г. были созданы "Учебник палеонтологии" В.В.Друщица и О.П.Обручевой, выдержавший два издания (1962, 1971 гг.) и "Палеонтология беспозвоночных" В.В.Друщица (1964). Последний учебник удостоен Государственной премии.

Эти курсы, как и учебные пособия к специальным курсам и практическим занятиям, не имеющие аналогов в отечественной учебной литературе, подняли на новую ступень преподавание палеонтологии и содействовали более широкому использованию ее в геологической практике.

Такая работа могла быть реально и полноценно выполнена только благодаря систематически проводимым на кафедре научным исследованиям, которые всегда были направлены на освещение особо сложных проблем палеонтологии и способствовали их внедрению в геологическую практику и в учебный процесс.

После Великой отечественной войны основным направлением научных исследований немногочисленных сотрудников кафедры была палеонтология и детализация стратиграфии мезозойских отложений юга СССР. Это диктовалось необходимостью обработки материалов экспедиций, проводимых геологическим факультетом на Кавказе, в Карпатах, а также обоснованием стратиграфического разреза Крыма в связи с развертыванием Крымских академических учебных практик. Наиболее плодотворное развитие направление получило после 1953 года, когда в системе геологического факультета были созданы научные штаты и стали расширяться хозяйственные работы по заказам производственных организаций.

Под руководством профессора В.В.Друщица это направление выросло в комплексное палеонтолого-стратиграфическое изучение меловых отложений юга СССР. Было начато исследование аммоноидей (В.В. Друщиц, И.А.Михайлова), двусторчатых (Б.Т.Янин) и брахиопод

моллюсков (М.А.Головинова), брахиопод (Т.Н.Смирнова), кораллов (Е.И.Кузьмичева), фораминифер (Т.Н.Горбачик). В ходе исследований были достигнуты крупные результаты как в области палеонтологии отдельных групп, так и в области зональной биостратиграфии меловых отложений. Зональные схемы расчленения нижнемеловых отложений Крыма и Кавказа, разработанные учеными кафедры под руководством В.В.Друцица в 60-70-е годы, до настоящего времени служат надежной основой стратиграфии региона. Они неоднократно обсуждались и принимались на региональных и общесоюзных совещаниях, были представлены на Международных симпозиумах и в Международной подкомиссии по меловой системе. Созданные на базе работ "Атласы" нижнемеловой и верхнемеловой фаун Крыма и Северного Кавказа остаются до настоящего времени неоценимыми комплексными сводками по фаунам региона. Сотрудники кафедры, начинавшие изучение отдельных групп ископаемых животных с написания курсовых и дипломных работ, выросли в ведущих специалистов в своих областях исследования, защитили кандидатские и докторские диссертации, получившие признание в нашей стране и за рубежом. За годы работы их научные интересы расширились, и их последние труды охватывают материалы по изученным группам в систематическом и таксономическом отношении в глобальном масштабе.

С конца пятидесятих годов на кафедре стали развиваться исследования палеозойских фаун и флор, поставленные в связи с потребностями работ факультета в Центрально-Казахстанской экспедиции. Кораллами ордовика, силура и девона начала заниматься О.Б.Бондаренко, ордовикскими и силурийскими цефалоподами И.С.Барсков, флорой девона А.Л.Юрина, О.П.Обручева и С.П.Малиновская изучали позднедевонскую ихтиофауну.

Микropалеонтологическое направление, представленное первоначально исследованиями нижнемеловых (Т.Н.Горбачик), позднемеловых (Н.И.Маслакова) и палеогеновых (В.П.Алимарина) фораминифер, было существенно расширено в 70-е годы, когда в состав кафедры была введена, бывшая до этого межкафедральной, спорово-пыльцевая лаборатория. Тематика образованного на ее базе спорово-пыльцевого кабинета вошла в разрабатываемые кафедрой научные направления. Вместе с тем ее сотрудники продолжали и продолжают выполнять большой объем определительских и исследовательских работ в рамках исследований других кафедр факультета (исторической и региональной геологии, динамической геологии, инженерной геологии и охраны геологической среды, геокриологии, геологии и геохимии нефти и газа). Диапазон палинологических исследований охватывает изучение четвертичных и неогеновых (Н.О.Рыбакова, Е.А.Петрова, М.Б.Черны-

шева), меловых и юрских (С.Б.Смирнова, З.И.Казакова) отложений, кайнозойских диатомовых (Л.Г.Пирумова).

Одной из первых геологических организаций в Союзе кафедра взялась за разработку нового направления – изучение конодонтов, группы ископаемых, которая приобретала все большее и большее стратиграфическое и историко-геологическое значение. Начало ее также закладывалось в процессе учебной работы написанием курсовых и дипломных работ, а с 1974 года ведется по договорам с производственными геологическими организациями с широким привлечением к исследованиям студентов и аспирантов (за прошедшее время по этой тематике на кафедре защищено более двух десятков курсовых и дипломных работ и около десяти кандидатских диссертаций). Организованная под руководством И.С.Барскова группа (Л.И.Кононова, А.С.Алексеев, Д.Л.Протасевич, А.Н.Реймерс, в разные годы в нее входили Н.В.Горева, А.В.Мигдисова), в настоящее время является наиболее крупным коллективом специалистов по конодонтам в СССР, охватывающим в своих исследованиях практически весь диапазон существования конодонтов от кембрия до триаса.

Оперативно откликнулась кафедра на возникновение в начале 70-х годов нового направления в мировой палеонтологии – изучения внутренней структуры скелетных остатков ископаемых и современных организмов с помощью новейшей аналитической техники – электронной микроскопии, – включив эти исследования в тематику своих научных работ. Структурой скелета головоногих моллюсков начали заниматься В.В.Друщиц, И.С.Барсков, Л.А.Догужаева (с 1980 г. работает в Палеонтологическом институте АН), И.А.Михайлова; брахиопод – Т.Н.Смирнова; фораминифер – Н.И.Маслакова, Т.Н.Горбачик; кокколитофорид – С.Н.Голубев. Проводимые исследования выдвинули кафедру в качестве одного из центров микроструктурного изучения, признанных в СССР и за рубежом. Об этом свидетельствует, в частности, организация кафедрой международного симпозиума по микроструктуре в 1979 году (руководитель – В.В.Друщиц) и специального симпозиума на 27-ом Международном геологическом конгрессе в 1984 г. (руководитель – И.С.Барсков).

Семидесятые годы и начало восьмидесятых можно назвать этапом "зрелости" научных кадров кафедры, временем максимальной научной производительности и квалификации ее сотрудников. В этот период создаются наиболее крупные и важные работы, защищаются докторские диссертации. В настоящее время среди преподавателей и сотрудников кафедры 10 кандидатов и 8 докторов наук. Всего же из 365 выпускников кафедры специалистами высшей квалификации стали около 200

человек (среди них 25 докторов наук).

Многолетние исследования фораминифер мезозоя привели к созданию крупных обобщающих работ. Н.И.Маслакова (1919-1988) в монографии и ряде крупных статей на материале по верхнему мелу Крыма, Кавказа, Карпат выявила основные закономерности филогенеза, разработала систему планктонных фораминифер, что послужило основой детальной схемы зонального расчленения верхнего мела юга СССР по этой группе. В последние годы Н.И.Маслакова интенсивно разрабатывала новые подходы к классификации простейших в целом и фораминифер, в особенности, на основе нового, микроструктурного анализа. Ею завершена работа по созданию новой системы фораминифер, учитывающей данные по их биологии, структуре и морфологии раковины. Эта классификация будет опубликована в готовящемся первом в СССР учебнике "Микропалеонтология". Общие закономерности становления планктонной жизненной формы у фораминифер на материале юрских и раннемеловых форм с использованием оригинальных новейших данных по микроструктуре раковины выявлены в работах Т.Н.Горбачик. Проведенное ею обобщение, сделанное впервые в мире, создало надежную основу к созданию совместно с учеными ГИН АН СССР детализированной схемы расчленения юрских и нижнемеловых отложений по планктонным фораминиферам.

В своих исследованиях палеозойских кораллов (гелиолитоидеи и табуляты) О.Б.Бондаренко успешно сочетает биологическое и биостратиграфическое направление. Ее пионерские работы по индивидуальному развитию кораллов (асто- и бластогенез) заложили основы онтофилогенетического подхода к изучению древнейших кораллов. Детальные работы по таксономической и стратиграфической ревизии силурийских кораллов Казахстана и Монголии вылились в участие в крупных фаунистических публикациях, в том числе в атласах и сводках по этим регионам. Многолетний опыт комплексного изучения верхнемеловых и палеогеновых кораллов, приобретенный Е.И.Кузьмичевой, нашел выражение в единственной в СССР обобщающей работе по этой группе, где не только сведены фаунистические материалы, но и рассмотрен ряд общих вопросов морфологии, онтогенеза и эволюции колониальности.

Образцом классической монографической обработки группы может служить докторская диссертационная работа Б.Т.Янина по двустворчатым моллюскам - рудистам, где на мировом уровне пересмотрена система и филогения группы, особенности ее геологического и географического распространения и экологии. Палеоэкологические и тафономические работы исследователя выдвинули его в ряды лучших знатоков

этих проблем.

Более, чем тридцатилетние исследования юрских-нижнемеловых амmonoидей, проводившиеся В.В.Друщицем и И.А.Михайловой, позволили занять им лидирующее положение в области изучения онтофилогенеза этой группы. Мировое признание получили также работы по классификации амmonoидей. В.В.Друщину принадлежит честь постановки в нашей стране исследований внутреннего строения и микроструктуры раковины амmonoидей с применением электронного микроскопа и прозрачных шлифов.

Крупнейшее обобщение по сравнительной морфологии палеозойских цефалопод было выполнено И.С.Барсковым. Впервые дана экологическая интерпретация морфологии их скелета, прослежены на этой основе особенности экогенеза всех групп палеозойских головоногих моллюсков. В нескольких работах исследователем рассматривались некоторые общие проблемы формирования микроструктуры у беспозвоночных и другие вопросы биологической минерализации и ее эволюции.

Весьма актуальное значение имеет выполненное А.С.Алексеевым исследование верхнемеловых усонотих раков, которое, к сожалению, осталось неопубликованным в своем полном виде. В последние годы А.С.Алексеев проводит интенсивные исследования в области изучения великих вымираний и других биотических событий в истории Земли, разрабатывая, в частности, совместно с учеными института Геохимии АН СССР импактную гипотезу великого вымирания на границе мела и палеогена. Эти работы, регулярно публикующиеся за рубежом, вызывают широкий международный резонанс.

Комплексное таксономическое, морфологическое, микроструктурное, палеобиогеографическое изучение мезозойских (в основном, меловых) брахиопод, проводимое Т.Н.Смирновой, привело к разработке не только детальной, до видового уровня, классификации ряда групп меловых брахиопод, но и решить ряд вопросов эволюции группы на микроструктурном уровне и рассмотреть вопросы биогеографии.

Крупный вклад в изучение неогеновых флор Восточно-Европейской платформы внесла Т.А.Якубовская (работала на кафедре с 1953 до 1976 гг.), описавшая ряд новых форм растений, что позволило по-новому представить характер растительности этой территории в прошлом. Анатомическое изучение уникальных остатков древнейших растений было проведено А.Л.Юриной. Постоянное участие в работах Центрально-Казахстанской экспедиции позволило ей не только собрать огромный материал по девонским растениям, который лег в основу новой классификации лепидофитов, но и обосновать детальную зональную схему расчленения средне- и верхнедевонских отложений по

флоре. Эта схема не имеет аналогов в мировой биостратиграфии по своей детальности и хорошо увязана с зональностью по морским организмам.

В исследованиях конодонтов (И.С.Барсков, А.С.Алексеев, Н.В.Горева, Л.И.Кононова, А.В.Мигдисова) преобладала биостратиграфическая направленность. Основные достижения связаны с разработкой зональной схемы по конодонтам для средне- и верхнекаменноугольных отложений классических типовых разрезов Подмосковья. Схема нашла широкое применение во всех регионах СССР, где развиты толщи этого возраста. Весомый вклад был внесен в решение проблемы нового положения границы девона и карбона в Общей стратиграфической шкале СССР. Впервые составленный "Определитель верхнедевонских и каменноугольных конодонтов" получил широкое признание среди отечественных и зарубежных специалистов. Важное значение для развития исследований по конодонтам в СССР имеет сводка "Конодонты в современной палеонтологии" (И.С.Барсков, 1985).

Палинологи кафедры не только выполняют большие объемы определительских работ для многих подразделений факультета и других организаций по договорам о содружестве, но и решают специфические общие задачи. Были выполнены важные работы по уточнению границы плейстоцена и голоцена в северо-восточных районах страны (Н.О.Рыбакова), проведено расчленение юрских и меловых отложений Юга СССР и некоторых зарубежных стран, датированы отложения, вскрытые бурением на шельфах Баренцева и Каспийского морей (С.Б.Смирнова, З.И.Казакова), интенсивно изучаются кайнозойские диатомовые (Л.Г.Пирумова).

Главной особенностью, составляющей специфику научных исследований, проводимых на кафедре, является тесная взаимосвязь фундаментальных биологических подходов к изучению палеонтологических материалов и пристального внимания к использованию этих материалов в биостратиграфической, геологической практике. Традиции "биологизации" палеонтологических исследований исходят из идей основоположников современной кафедры палеонтологии акад. А.А.Борисяка и Ю.А.Орлова, являясь продолжением давних эволюционных традиций московской палеонтологической школы, заложенных К.Ф.Рулье, В.О.Ковалевским, А.П.Павловым, и связей с работами Палеонтологического института, входящего в отделение общей биологии АН СССР, с которым кафедра всегда имела тесные творческие и организационные контакты.

"Геологизация" же работ, проводимых на кафедре, выражающаяся в создании и детализации стратиграфических схем различных интервалов

лов геологического разреза, диктовалась и положением кафедры на геологическом факультете, и возрастающими потребностями в данных биостратиграфии экспедиций факультета, и наладившимися, особенно в последние годы, связями с работами стратиграфов Геологического института АН СССР.

х х х

В период подготовки сборника к печати скоропостижно скончался руководитель кафедры академик В.В.Меннер (1905-1989 гг.), с 1966 года возглавлявший кафедру. Трудно переоценить вклад Владимира Васильевича в развитие всех сторон деятельности кафедры, и каждого его сотрудника в отдельности. Блестящий педагогический талант В.В.Меннера, его широчайшая эрудиция и высокая интеллигентность оказали огромное влияние на уровень преподавания и на личностные качества сотрудников кафедры. 200 выпускников кафедры, которым выпало счастье слушать лекции В.В.Меннера и обсуждать с ним свои научные проблемы, с гордостью назовут себя его учениками. В.В.Меннер олицетворял собой преемственность нашего поколения преподавателей и ученых с традициями классиков отечественной палеонтологии, основоположников московской палеонтологической школы А.П.Павлова, М.В.Павловой, А.Д.Архангельского. Он сам несомненно занимает достойное место в ряду этих выдающихся ученых. Более 50 лет ведя преподавательскую работу, В.В.Меннер выходил на очередную лекцию, держа в руках последние публикации, связанные с темой лекции. Эту жажду знаний Владимир Васильевич умел передать своим коллегам по кафедре. Всемерно способствовал Владимир Васильевич постановке изучения новых нетрадиционных групп ископаемых, новых направлений исследований (конодонты, событийные аспекты и сверхдетальная стратиграфия).

Будучи выдающимся теоретиком стратиграфии и крупным геологом, Владимир Васильевич поощрил ученых кафедры к разработке биостратиграфических направлений. Вместе с тем, он всемерно заботился о развитии фундаментальной биологической и специальной палеонтологической подготовки студентов-палеонтологов, о поддержании на кафедре высокого общепалеонтологического уровня проводимых исследований. Это нашло свое отражение и в разработанных под его руководством новых учебных планах, и в постановке фундаментальных научных исследований, включающих разработку проблем и биологической, и стратиграфической направленности. В этом проявилось отчетливое следование традициям Московской школы эволюционной палеонтологии, заложенным В.О.Ковалевским и развивавшимся А.А.Борисяком и Ю.А.Орловым, ученими,

которым кафедра обязана своим возрождением. Несомненно, что кафедра палеонтологии считает своим долгом перед прошлым и будущим поколениями в дальнейшем следовать этим традициям и способствовать их развитию.

Список основных трудов кафедры палеонтологии

А. Учебники и учебные пособия

1. Барсков И.С., Алексеев А.С., Кононова Л.И., Мигдисова А.В. Определитель конодонтов верхнего девона и карбона. М.: изд-во Моск.ун-та. 1987. 143 с.
2. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. М.: Недра. 1969. 478 с.
3. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных. Изд.2-ое. М.: Недра. 1984. 536 с.
4. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных. М.: Недра. 1986. 197 с.
5. Друщиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М.: изд-во Моск.ун-та. 1974. 528 с.
6. Друщиц В.В., Курдюков К.В. Геохронологическая таблица. М.: Недра. 1959.
7. Друщиц В.В., Верещагин В.Н. Геохронологическая таблица. М., 1974.
8. Друщиц В.В., Верещагин В.Н., Пельмский Г.А., Окинщевич А.Е., Пальшин И.Г. Геохронологическая таблица. 1982.
9. Друщиц В.В., Обручева О.П. Палеонтология. М.: изд-во Моск.ун-та. 1962. 379 с.
10. Друщиц В.В., Обручева О.П. Палеонтология. Изд.2-ое. М.: изд-во Моск.ун-та, 1971. 413 с.
11. Друщиц В.В., Якубовская Т.А. Палеоботанический атлас. М.: изд-во Моск.ун-та, 1961. 179 с.
12. Обручева О.П. Палеонтология позвоночных. М.: изд-во Моск.ун-та, 1987. 96 с.
13. Палеонтология беспозвоночных. Ред. Ю.А.Орлов. М.: изд-во Моск.ун-та, 1962. 468 с.
14. Рыбакова Н.О., Смирнова С.Б. Основы па-

линологии. М.: изд-во Моск.ун-та. 1988. 120 с.

15. Шиманский В.Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований. М.: изд-во Моск.ун-та, 1956. 95 с.

16. Шиманский В.Н., Балашов З.Г. Краткий учебный определитель родов ископаемых беспозвоночных к курсу палеонтологии на геологических факультетах в университетах. М.: изд-во Моск.ун-та. 1952. 72 с.

17. Янин Б.Т. Малый определитель по ископаемым беспозвоночным. М.: изд-во Моск.ун-та. 1971. 144 с.

18. Янин Б.Т. Пособие к практическим занятиям по палеонтологии беспозвоночных. М.: изд-во Моск.ун-та, 1982. 223 с.

19. Янин Б.Т. Основы тафономии. М.: Недра, 1983. 184 с.

Б. Монографии и сборники

20. Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат. 1960. 396 с.

21. Барсков И.С. Позднеордовикские и силурийские головоногие моллюски Казахстана и Средней Азии. М.: Наука. 1972. 112 с.

22. Бушмина Л.С., Богущ О.И., Кононова Л.И. Микрофауна и биостратиграфия нижнего карбона Юга Западной Сибири. М.: Наука. 1984. 127 с.

23. Бушмина Л.С., Кононова Л.И. Микрофауна и биостратиграфия пограничных слоев девона и карбона (Юг Западной Сибири). М.: Наука, 1981. 122 с.

24. Валанжин Мангышлака. М.: Наука, 1983. 120 с.

25. Голубев С.Н. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука, 1981. 162 с.

26. Горбачик Т.Н. Юрские и раннемеловые планктонные фораминиферы юга СССР. М.: Наука, 1986. 239 с.

27. Друщиц В.В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. М.: изд-во Моск.ун-та, 1956. 147 с.

28. Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. М.: изд-во Моск.ун-та, 1981. 238 с.

29. Друщиц В.В., Михайлова И.А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. М.: изд-во Моск.ун-та, 1966. 189 с.

30. Закономерности исторического развития ископаемых организмов. Ред. В.В.Меннер и В.В.Друщиц. М.: изд-во Моск.ун-та, 1982. 172 с.

31. Кузнецова К.И., Горбачик Т.Н. Стратиг-

рафия и фораминиферы верхней юры и нижнего мела Крыма. М.: Наука, 1985. 133 с.

32. Кузьмичева Е.И. Верхнемеловые и палеогеновые кораллы СССР. М.: Наука, 1987. 188 с.

33. Маслакова Н.И. Глоботрунканиды юга Европейской части СССР. М.: Наука, 1978. 166 с.

34. Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.

35. Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. Ред. В.В.Меннер и В.В.Друщич. М.: изд-во Моск.ун-та, 1982. 184с.

36. Нижний мел юга СССР М.: Наука, 1985. 222 с.

37. Орлов Ю.А. *Pecuniinae*, новое подсемейство кунит из неогена Евразии (к филогении кунит) // Тр.ПИН АН СССР. 1947. Т.10, № 3. 56 с.

38. Орлов Ю.А. В мире древних животных. М.: изд-во АН СССР, 1961. 191 с.

39. Орлов Ю.А. В мире древних животных. Изд.2-ое. М.: Наука, 1968. 210 с.

40. Обручева О.П. Панцирные рыбы девона СССР (коккостеиды и динихтиды). М.: изд-во Моск.ун-та, 1962. 189 с.

41. Палеонтологическая характеристика стратотипических и опорных разрезов карбона Московской синеклизы. Ред. В.В.Меннер. М.: изд-во Моск.ун-та, 1984. 151 с.

42. Рифы и рифообразующие кораллы. Ред. Б.С.Соколов. М.: Наука, 1987.

43. Смирнова Т.Н. Раннемеловые брахиоподы Крыма и Северного Кавказа. М.: Наука, 1972. 140 с.

44. Смирнова Т.Н. Раннемеловые брахиоподы. М.: Наука, 1984. 200 с.

45. Современная палеонтология. В 2-х томах. Ред. В.В.Меннер, В.П.Макридин. М.: Недра, 1988.

46. Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай (ордовик, силур, девон, нижний карбон). М.: Гостеолтехиздат. 1963. 471 с.

47. Ургонские отложения Советских Карпат. Ред. В.В.Меннер. М.: Наука, 1980. 183 с.

48. Характеристика фауны пограничных слоев силура и девона Центрального Казахстана. Ред. В.В.Меннер. М.: Недра, 1975. 248 с.

49. Юрина А.Л. Девонская флора Центрального Казахстана. М.: изд-во Моск.ун-та, 1969. 207 с.

ГЛОБАЛЬНЫЕ БИОТИЧЕСКИЕ КРИЗИСЫ И МАССОВЫЕ ВЫМЫРАНИЯ В ФАНЕРОЗОЙСКОЙ ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

Представления о том, что в истории Земли происходили периодические нарушения более или менее равномерного хода развития биоты, когда одни группы организмов уступали свое место в экосистемах другим, имеют очень давние корни. Их истоки лежат за пределами научного знания, поскольку они вытекают из древнейших мифологических систем философского плана, в которых делались попытки осмысления законов существования природы и человечества. Мифологические представления древних народов Индии, Ирана и Египта составили один из важных компонентов в аргументации Ж.Кювье /29/ так называемой "теории катастроф". Интерпретируя резкую смену комплексов наземных позвоночных в последовательных напластованиях палеогеновых отложений окрестностей Парижа, он пришел к выводу о существовании в прошлом почти глобальных катастроф, приводивших к уничтожению практически всех обитателей суши. Мифы позволили Ж.Кювье не только показать, что так могло быть, но что аналогичные события действительно происходили даже на памяти людей.

Однако развитие подобных представлений на целиком научной базе стало возможным лишь в начале XX в., когда сумма накопленной информации об органическом мире прошлых геологических эпох, о динамике и длительности геологических процессов стала достаточно большой, чтобы можно было подойти к достоверным заключениям и выводам. Здесь следует упомянуть анастрофы И.Вальтера /56/, фазы биогенеза Д.Н.Соболева /20/ и ряд других идей. Осознание же колоссальной роли прерывистого характера развития биоты только еще начинается, но уже сейчас можно говорить о том, что широко разворачивается формирование концепции биотических кризисов, в рамках которой они рассматриваются как неотъемлемая составная часть глобального биосферного процесса.

Необходимо отметить, что терминологического единства в обозначении такого рода событий не имеется. Одни называют их "глобальными экологическими кризисами" /13/, другие - "биоценологическими кризисами" /18/ или "планетарными экосистемными событиями" /12/.

Глобальные биотические кризисы и их показатели

Глобальные биотические кризисы - это относительно длительные события (занимавшие до 10-15 млн лет от дестабилизирующего толчка

до восстановления предшествующего разнообразия), представлявшие собой критические моменты существенной перестройки структуры всей биосферы. Важнейшей составной частью таких кризисов являются лежащие в их основе массовые вымирания (МВ), благодаря которым освобождаются ранее занятые экологические ниши и происходит "омоложение" сообществ различного уровня, что обеспечивает ускоренную эволюцию переживших эти события групп организмов.

Признание того, что такие глобальные биотические кризисы и МВ действительно имели место в истории биосферы, не освобождает от разработки конкретных показателей или метрик, с помощью которых их можно было бы выявлять и сравнивать. Предложено несколько подходов для решения данного вопроса.

Так, широко распространено мнение, что показателем состояния биосферы является ее продуктивность. Периоды роста продуктивности в рамках данной концепции фиксируются по увеличению количества захороненного в осадках органического вещества в виде угля, горючих сланцев, нефти, а также в рассеянном виде /15/. Однако этот показатель непригоден для данной цели. Количество органического вещества в породах различного возраста зависит прежде всего от того, насколько были благоприятны условия для его захоронения. Поэтому, например, стратиграфические уровни в морских отложениях, заметно обогащенные органическим углеродом (в частности, франский, тоарский и волжский ярусы, апт-альб, граница сеномана и турона), фиксируют моменты, наиболее благоприятные для выведения органического вещества из биологического круговорота благодаря вялой циркуляции вод в морях и океанах, широкому развитию обстановок стагнации и сероводородного заражения.

Продуктивность планктона, которая определяет трофность всего бассейна, наивысшая там, где происходит активное поступление биогенных элементов, что приводит к постоянному "омоложению" планктонных сообществ, имеющих в результате низкое таксономическое разнообразие, но высокую численность немногих таксонов. Структура и разнообразие планктонных сообществ достигают максимальной сложности в малопродуктивных районах океана /7/.

Иная ситуация характерна для наземных экосистем. В тропических дождевых лесах, в которых разнообразие и растений и животных (прежде всего за счет насекомых), а также биомасса максимальны, почвы лишены запасов питательных веществ, находящихся в непрерывном круговороте. Такое сообщество практически не оставляет следов своего существования в виде накоплений органического углерода в

осадках. Наоборот, в умеренной зоне, где растительные сообщества характеризуются небольшим разнообразием и значительно меньшей продуктивностью, нередко создаются условия, благоприятные для сохранения больших количеств отмершего органического вещества и появления торфяников. Еще одним типом сообществ, в результате функционирования которых происходит накопление органического вещества, являются мангры.

Наиболее чутким показателем состояния биосферы является таксономическое разнообразие всей биоты. Оно зависит прежде всего от устойчивости среды. Действительно, современные фауны и флоры, свойственные районам с неустойчивой средой (например, полярным областям), характеризуются низким таксономическим разнообразием, тогда как в тропиках и на больших глубинах океана, где постоянство условий существования сообществ выдерживается достаточно длительное время, разнообразие максимально. Хотя в разнообразии конкретного сообщества на коротких отрезках времени (десятки лет) обычно достигается состояние равновесия (стадия климакса), в масштабах сотен тысяч и миллионов лет при условии стабильности среды должно происходить усложнение сообществ и рост числа входящих в их состав таксонов /21/. Тем более это справедливо в отношении всей биосферы, состоящей из множества сообществ, число которых может, по-видимому, почти неограниченно возрастать. Палеонтологическая летопись убедительно свидетельствует в пользу этого вывода, который можно было бы назвать "законом роста разнообразия биосферы". При этом, насколько позволяют судить имеющиеся данные, суммарная мощность (биомасса и продуктивность) биосферы, начиная с ее зарождения около 4,0 млрд лет назад, по-видимому, не испытывала существенных долговременных колебаний или направленного тренда.

Теоретически рост разнообразия не может быть бесконечным (если структура системы не изменяется), он должен стремиться к некоторому пределу и стабилизироваться, что типично для развития всех систем аналогичного типа. Однако резкие колебания среды, которые неоднократно происходили в геологической истории нашей планеты, не раз "омолаживали" биосферу, понижая ее разнообразие. Что бы подойти к теоретическому пределу, стабильное состояние биосферы должно продолжаться очень долго, возможно, сотни миллионов или даже миллиарды лет. Но и в этом случае достижение стазиса разнообразия маловероятно, так как непрерывная эволюция биологических систем (организмов) приводит к появлению все новых адаптационных возможностей (таксонов), расширяющих сферу жизни и ее таксономи-

ческую "плотность".

Следовательно, любая сколько-нибудь значительная дестабилизация биосферы, вызванная резкими изменениями среды, будет приводить к падению разнообразия биоты, что отразится в появлении минимума на соответствующей кривой (рис.1). Эволюционный режим такого типа характерен для мезозоя и кайнозоя и, возможно, для палеозоя.

Степень изученности органического мира фанерозоя достаточно высока, несмотря на очевидную неполноту палеонтологической летописи, чтобы можно было рассчитывать на выявление основных закономерностей в изменении таксономического разнообразия биоты /1/. К настоящему времени описано свыше 300 тыс. видов и около 60 тыс. родов ископаемых животных и растений. Однако некоторые специалисты /22, 25, 30/ отстаивают точку зрения о неправомерности статистических подсчетов для оценки таксономического разнообразия биот прошлого. Все приводимые ими факты действительно имеют место, но когда оперируют тысячами и десятками тысяч таксонов, сведения о стратиграфическом распространении которых являются результатом обобщения данных многих исследователей по многим районам земного шара, их влияние взаимоуничтожается.

Какова же структура глобального биотического кризиса? Первая модель такого рода была разработана еще Д.Н.Соболевым в 1924 г. /20/. Она включала в себя переворот (метабазис), за которым следовало молодение (катабазис, приступ быстрого обратного развития) и фаза органического роста (анабазис, быстрая диверсификация), завершающаяся достижением стационарного состояния (стазибазис). В последние годы разработке этой проблемы особое внимание уделяет О.Валлизер /5, 55/.

Начало кризиса совпадает с неким весьма кратковременным событием (о событиях различного типа см /16/), которое дестабилизирует биосферу (рис.2). В результате этого события, резко изменяющего условия обитания организмов, начинается их МВ, распространяющееся по пищевым цепям. Само вымирание занимало, как правило, довольно значительный промежуток времени (до нескольких сотен тысяч лет), причем различные группы животных и растений исчезали неодновременно. Это естественно, так как реакция биосферы, являющейся крайне сложной и громадной по масштабам системой, не может быть мгновенной. Характерное время для биосферы составляет, вероятно, сотни, а скорее тысячи лет, но, возможно, и значительно больше. К сожалению, этот вопрос не исследован в достаточной степени. Однако и этого времени достаточно для того, чтобы в осадках данный

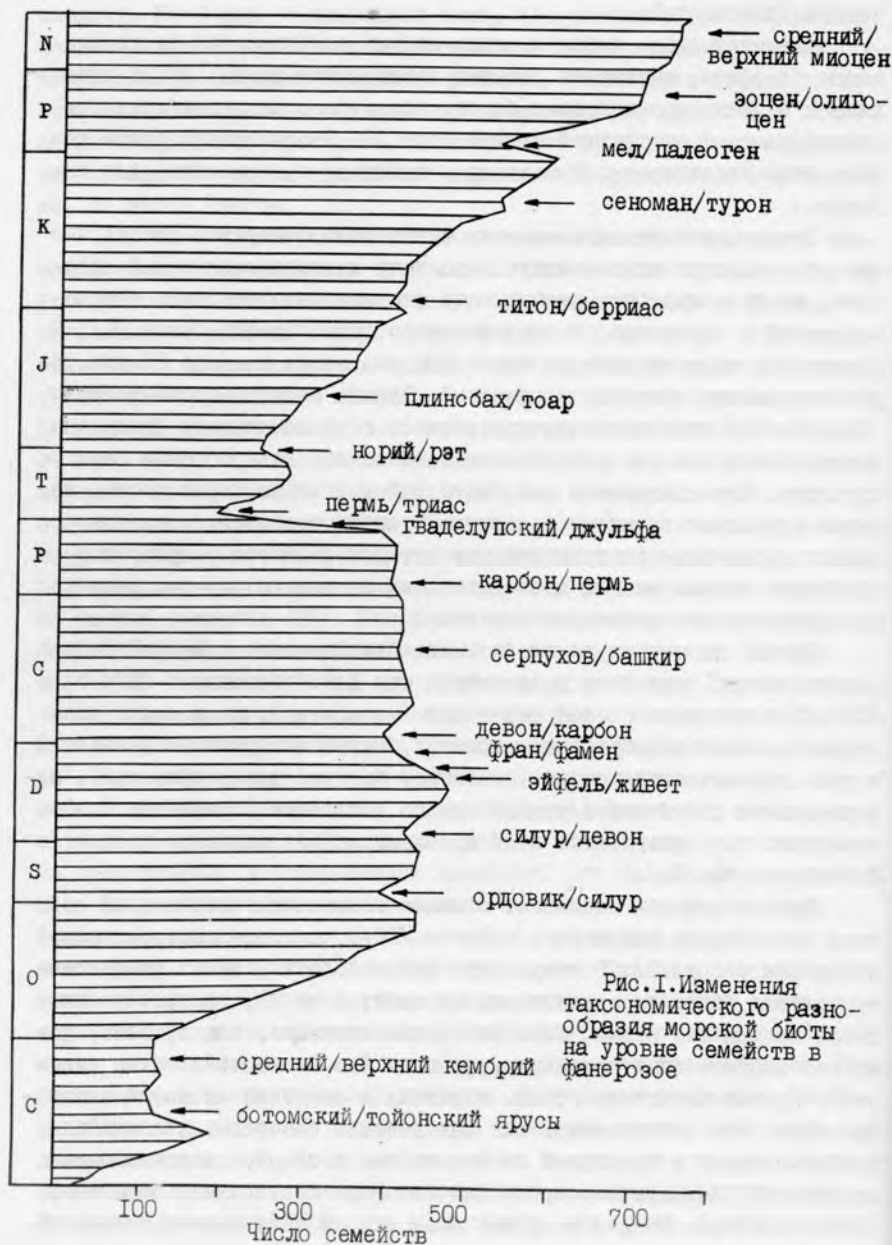


Рис. 1. Изменения
таксономического разно-
образия морской биоты
на уровне семейств в
фанерозое

процесс мог быть записан весьма подробно, а не на одной поверхности или плоскости напластования. Поэтому МВ при рассмотрении их в более крупном масштабе обычно приобретают ступенчатый вид.

За этим следует довольно длительный (от 1-2 до 5-6 млн лет) период низкого таксономического разнообразия, когда вымирание проживающих таксонов уравнивается появлением новых. Лишь биоты определяют древние группы, которые оказались способными пережить неблагоприятный момент резких изменений среды, однако, эволюционно они, "как правило", менее адаптивны. Наконец, весь процесс кризиса завершается бурной диверсификацией, быстрым ростом разнообразия глобальной биоты благодаря занятию освободившихся экологических ниш. Как правило, через 5-6 млн лет после начала диверсификации достигается и превышает разнообразие, существовавшее на предкризисной стадии.

По-видимому, биотические кризисы имели различную амплитуду и, соответственно, продолжительность, занимая время от нескольких до 10-15 млн лет, но последовательность событий при этом достаточно строго выдерживалась.

Массовые вымирания и их свойства

Наибольший интерес при изучении биотических кризисов должны представлять МВ, лежащие в основе этих феноменальных событий. Массовое вымирание — это более или менее одновременное в глобальном масштабе исчезновение многих таксонов высокого ранга, принадлежащих различным группам организмов, и резкое сокращение разнообразия тех, которые полностью не исчезают. Фундаментальная роль МВ, которая ныне отчетливо вырисовывается по материалам многих исследований, подчеркивается еще и тем, что только через их структуру и динамику можно подойти к пониманию причины и характера вызывающих их событий.

Вымирание таксонов — неотъемлемая черта развития биосферы. Это непрерывный процесс, идущий с более или менее постоянной скоростью (возможно, менявшейся на протяжении фанерозоя), который, однако, нарушается кратковременными экстраординарными событиями, характеризующимися крайне интенсивным вымиранием /3/. Поэтому необходимо различать фоновое и массовое вымирания /1, 26/.

В палеонтологической летописи МВ фиксируются по значительному росту уровня вымирания (количество вымирающих таксонов, выраженное в процентах от общего числа существовавших в течение данного промежутка времени). Такие показатели, как скорость и вероятность вымирания мало пригодны для этого, поскольку продолжитель-

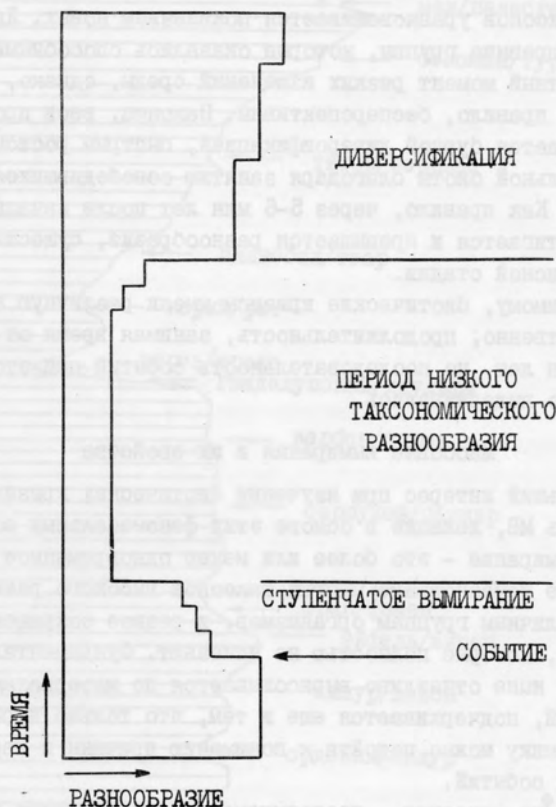


Рис. 2. Модель биотического кризиса

ность подразделений геохронологической шкалы в большинстве случаев (особенно для палеозоя и раннего мезозоя) плохо известна. Амплитуда МВ может быть определена с помощью такой метрики, как интенсивность вымирания (отношение уровня вымирания на критическом рубеже к фоновому уровню вымирания) /1/. Этот же показатель полезен и при изучении структуры вымирания.

Предполагается, что первыми зафиксированными событиями такого типа были вымирания вендского периода, т.е. конца протерозоя /51, 54/. На рубеже рифея и венда отмечается резкое обеднение фитопланктона, что, вероятно, было связано с влиянием одного из величайших в истории Земли оледенений. После оледенения появились разнообразные крупные многоклеточные, которые очень быстро распространились практически глобально, но просуществовав недолго, почти полностью вымерли в начале второй половины вендского периода. Однако имеющихся данных об органическом мире докембрия совершенно недостаточно для адекватного описания этих событий МВ.

Как отмечалось выше, биотические кризисы и сопровождающие их МВ значительно различались по масштабам. Среди них отчетливо выделяются четыре-пять наиболее крупных событий, настолько резко запечатлены в палеонтологической летописи, что по сути дела отражением части из них и явилось разделение фанерозоя на три эры — палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую. "Демаркационными линиями" между этими эрами служат великие МВ. Кроме того, легко распознаются еще около 15 событий значительно меньшей амплитуды и продолжительности. Всего же по наиболее оптимистическим оценкам можно насчитать до 29 событий МВ, большинство из которых крайне плохо известны /44, 47, 49/.

Наибольший интерес представляет первая группа МВ, так как после них структура и таксономический состав биоты изменялись наиболее резко.

А. Великие массовые вымирания

К наиболее масштабным МВ, которые однозначно признаются всеми исследователями, можно отнести лишь четыре: ордовикско-силурийское, пермско-триассовое, триассово-юрское и мел-палеогеновое. Рассмотрим их подробнее.

Ордовикско-силурийское МВ. В конце ордовикского периода вымерли многие группы раннепалеозойских морских организмов: немало табулят (см. статью О.Б.Бондаренко в настоящей работе), отряды *Ellesmerocerida* и *Ascoscerida* из головоногих моллюсков, отряд *Agnostida* из трилобитов. На уровне семейств

заметные изменения произошли среди брахиопод, морских лилий и других иглокожих. Резкое вымирание установлено также у фитопланктона /27/. Согласно подсчетам Д.Раупа и Дж.Сепкоски /44/, скорость вымирания в ангиллском веке, которым заканчивается ордовикский период, составляла 19,3 семейств за I млн лет. Столь же высокие значения свойственны и уровню вымирания семейств морских животных. В конце ордовика также исчезло свыше 40% родов морских организмов /48/.

В то же время необходимо отметить, что в последние годы традиционно принимавшееся положение границы ордовика и силура в подшве граптолитовой зоны *persculptus* было изменено и поднято на одну зону выше (в основание зоны *acuminatus*, маркируемое обширной трансгрессией). Это делает подсчеты, выполненные по старым данным весьма ненадежными. Детальные исследования, проведенные в связи с выбором стратотипа данной границы, показали, что кризис приурочен не к границе зон *persculptus/acuminatus*, а имел место значительно раньше. Так, наибольшие изменения, связанные с вымиранием 5 родов и многих видов граптолитов, фиксируются в основании зоны *extraordinarius* /57/. Считается, что именно на этом уровне получает развитие и обедненный комплекс бентосных организмов, известный под названием "хирнантисовой фауны".

Обычно в качестве причины ордовикско-силурийского МВ указывают оледенение с центром, расположенным в Северной Африке, которое вызвало глобальную регрессию, достигшую своей кульминации в конце ангиллского века /23/.

Пермско-триасовое МВ. Конец пермского периода ознаменовался беспрецедентным по своим масштабам МВ, которое по словам Л.Ван Валена /53/ "сдвинуло часы эволюции". В это время исчезло суммарно около половины семейств и свыше 90% родов морских животных; перестали существовать практически все типично палеозойские группы животных: табуляты, четырехлучевые кораллы, трилобиты, многие отряды брахиопод, мшанок и морских лилий, бластоидеи, фузулиниды и др. Вместе с тем, традиционно считается, что данное вымирание было крайне растянутым во времени, занимая большую часть второй половины пермского периода (гваделупский и джувфинский века). Однако есть основания подозревать, что данное событие на самом деле было более резким. Разработка новой, более подробной ярусной шкалы для верхнепермских отложений и успехи в межрегиональной корреляции позволили показать /31/, что в таких районах как Южный Китай, Приморье, Гималаи, Соляной Кряж и Альпы, представлены самые высокие горизонты пермской системы, принадлежа-

щие джувльфинскому и дорашамскому ярусу, тогда как ранее они коррелировались с гваделупским и в лучшем случае с абадейским (мидийским) ярусами. Пересмотр и уточнение стратиграфических корреляций требуют соответствующего изменения данных о распространении таксонов.

Чаще всего пермско-триасовое МВ объясняют интенсивнейшей регрессией второй половины пермского периода, когда шельфы либо полностью осушились, либо были заняты эвапоритовыми бассейнами. Ю.Д.Захаров /58/ считает, что на рубеже перми и триаса происходили резкие эвстатические флюктуации уровня моря, а также постепенное увеличение сезонности климата с пароксизмом похолодания в самом конце дорашамского века.

Т р и а с о в о - ю р с к о е МВ. На рубеже триаса и юры наблюдалось полное исчезновение конодонтов, глубочайший кризис в развитии аммоноидей (вымер отряд *Ceratitida*) и наутилоидей (исчезли *Orthocerida*). Существенные изменения испытали замковые брахиоподы (вымер отряд *Athyridida* и произошла почти полная смена родов), двустворчатые моллюски и другие группы морских беспозвоночных. Таким образом, те палеозойские группы, которые сумели пересечь пермско-триасовый рубеж, вымирают в конце триасового периода, представлявшего собой в развитии биоты переходный этап от палеозоя к мезозою. По имеющимся оценкам /44/, в норийском веке скорость вымирания морских животных составила 10,8 семейств за 1 млн лет, что примерно в 3 раза выше фона. В это время исчезли также многие группы наземных рептилий /24/. Однако данное вымирание крайне плохо изучено, так как его анализ осложняется давней проблемой рэтского яруса, который, как оказалось, является эквивалентом верхней части нория. М.Бентон /24/ считает, что пик вымирания имел место в позднем нории, т.е. непосредственно перед рэтским веком в его суженном понимании. Вместе с тем, таксономически наиболее обедненный интервал отвечает более молодым так называемым "препланорбисовым слоям", в которых еще ни в одном разрезе мира не обнаружены остатки аммоноидей. Эти слои обычно включаются в состав геттангского яруса юрской системы. По-видимому, потребуются еще значительные усилия, чтобы в достаточной степени прояснить картину этого МВ.

М е л - п а л е о г е н о в о е МВ. Наиболее хорошо изученным из всех великих МВ является мел-палеогеновое. Оно отчетливо фиксируется на всех таксономических уровнях, выявляется с помощью различных метрик и всеми исследователями рассматривается как статистически значимое для мезокайнозойского интервала земной истории

/2, 30, 44, 53/. Достаточно отметить вымирание на данном рубеже таких групп как амmonoидеи, рудисты, иноцерамиды среди морских беспозвоночных, нескольких надотрядов и подклассов рептилий среди обитателей суши. Но особенно важным моментом являются резкие изменения среди фито- и зоопланктона.

Анализ распространения 1069 семейств (апт - средний эоцен) и 4363 родов (кампан - средний эоцен) из 33 групп морских, пресноводных, наземных животных и растений показал следующее. В маастрихтском веке перестало существовать 16,3% семейств (рис.3), что в 6,1 раза больше фонового уровня ($2,65 \pm 1,3\%$). Исчезли 43,9% родов (при фоновом уровне вымирания для этой таксономической категории равно 9,6%), т.е. примерно в 4 раза больше, чем обычно. Данные для 9 групп позволяют оценить уровень вымирания видов в маастрихте в 90%, что в 1,5-2 раза больше нормального.

Вымирание существенно сказалось на 25 из 33 проанализированных групп организмов ранга класса и отряда. Уровень их вымирания в маастрихте превышал фоновый (средний) уровень плюс одно стандартное отклонение (рис.4).

В начале палеоцена, непосредственно после массового вымирания, разнообразие биоты было существенно пониженным. Среди бентосных животных преобладали представители меловых групп, переживших этот рубеж. Хотя в датском и монском веках отмечался заметный (в два-три раза) рост уровня и скорости появления новых семейств и родов (см. рис.3), однако, этот процесс обновления не мог сразу компенсировать падение разнообразия в результате предшествующего вымирания и лишь в раннем эоцене (т.е. примерно через 12 млн лет после события MB) было достигнуто и превышено таксономическое разнообразие конца мелового периода.

Изложенная выше картина в основном отражает те изменения, которые происходили в морской биоте (доля таксонов морских организмов составляет в подсчетах 88%). Обитатели суши и пресных вод, особенно высшие растения и некоторые группы животных, например, насекомые, насколько можно судить по имеющимся данным, в таксономическом плане на рубеже мела и палеогена испытали не столь сильное вымирание. Данные по листовым флорам указывают на существенное падение в палеоцене по сравнению с маастрихтским веком доли папоротников и цикадофитов в растительных сообществах, развитие хвойных и листопадных лесов.

Совокупность данных позволяет предполагать резкое (в несколько раз) падение продуктивности фотосинтезирующих организмов в морях и океанах на рубеже мела и палеогена. Пониженная продуктив-

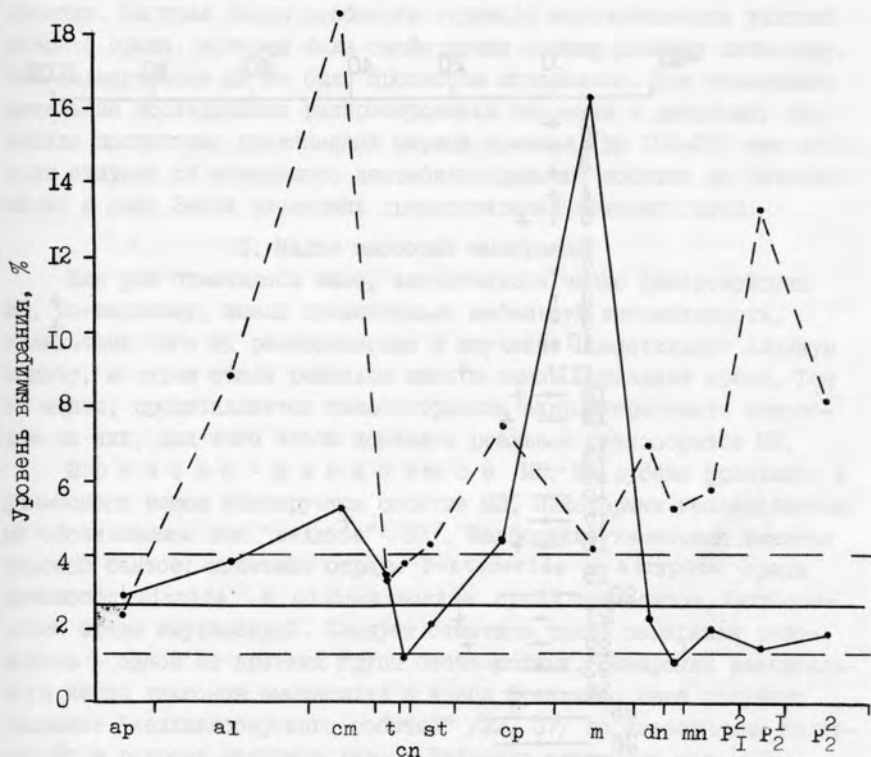


Рис.3. Уровень вымирания (сплошная линия) и появления (пунктир) 1069 семейств морских, пресноводных и наземных организмов. Для уровня вымирания показано среднее (фоновое) значение $2,65 \pm 1,3\%$ (10^3):

ар - апт; ал - альб; см - сеноман; т - турон; спп - коньяк; ст - сантон; ср - кампан; п - маастрихт; дн - даний; mn - монс; P₁ - поздний палеоцен; P₂ - ранний эоцен; P₂ - средний эоцен

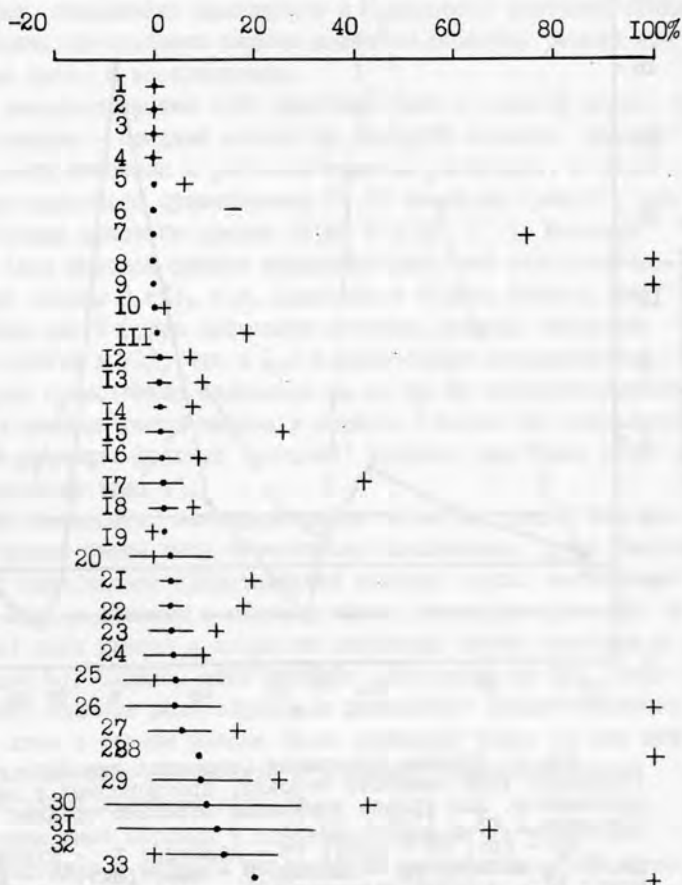


Рис. 4. Фоновый уровень вымирания плюс-минус I₀ (залитый кружок с горизонтальной линией) и уровень вымирания в маастрихте (+) семейств:

1 - октокораллы; 2 - остракоды; 3 - наутилоидеи; 4 - пресноводные брюхоногие моллюски; 5 - морские звезды; 6 - брахиоподы; 7 - планктонные фораминиферы; 8 - белемнойдеи; 9 - птерозавры; 10 - бентосные фораминиферы; 11 - морские двустворчатые моллюски; 12 - десятиногие раки; 13 - склерактинии; 14 - морские брюхоногие моллюски; 15 - морские ежи; 16 - пресноводные двустворчатые моллюски; 17 - известковый наупланктон; 18 - мшанки; 19 - пресноводные костистые рыбы; 20 - усонogie раки; 21 - эласмобранхии; 22 - динофлагеллаты; 23 - радиолярии; 24 - черепахи; 25 - морские лилии; 26 - сепиды; 27 - морские костистые рыбы; 28 - динозавры; 29 - млекопитающие; 30 - морские рептилии; 31 - крокодилы; 32 - силикофлагеллаты; 33 - аммоноидеи

ность сохранялась в течении нескольких миллионов лет в начале палеоцена. Быстрая смена сообществ отражала неустойчивость условий внешней среды, которая была свойственна самому раннему палеоцену. Мел-палеогеновое МВ не было процессом мгновенным. Как показывают детальные исследования распространения таксонов в разрезах, оно заняло достаточно протяженный период времени (до 100-200 тыс лет), если считать от начального дестабилизирующего события до исчезновения с лица Земли последних представителей меловых групп.

Б. Малые массовые вымирания

Как уже отмечалось выше, значительное число фанерозойских МВ, по-видимому, имели сравнительно небольшую интенсивность, вследствие чего их распознавание и изучение представляют сложную задачу, которая стала решаться лишь в самое последнее время. Тем не менее, представляется целесообразным охарактеризовать некоторые из них, для того чтобы показать реальное разнообразие МВ.

Франско-фаменское МВ. На рубеже франского и фаменского веков фиксируется событие МВ, некоторыми исследователями обозначаемое как "великое" /37/. Наибольшие изменения испытал морской бентос: исчезают отряды Pentamerida и Atrypida среди брахиопод, Lichida и Odontopleurida среди трилобитов, Tarphycerida среди наутилоидей. Следует отметить также вымирание телодонтов - одной из древних групп бесчелюстных. Вымирание значительного числа таксонов аммоноидей в конце франского века получило название "кельвассерского события" /32, 37/ по известнякам Кельвассер в разрезе верхнего девона Рейнских сланцевых гор (ФРГ). Важной особенностью данного МВ является также почти полное исчезновение после него в фаменском веке рифовых построек, сложенных скелетами кораллов и строматопороидей. Уровень вымирания семейств морских животных можно оценить в 13,2%. В развитии наземных сосудистых растений ни это, ни последующее фаменско-турнейское МВ, не фиксируются /35/. Более детальные исследования показали, что изменения среди ряда групп, например, атрипидных брахиопод /28/ и строматопороидей /52/ происходили постепенно на протяжении живетского и франского веков. На границе франа и фамена зафиксированы следы развития бескислородных обстановок, похолодания и вулканической активности.

Фаменско-турнейское МВ. В конце фаменского века, практически на рубеже девона и карбона, разразилось еще одно из девонских МВ. К этому моменту приурочен один из глубочайших кризисов в развитии аммоноидей, когда перестали существовать

все климениды и представители большинства других ветвей этих головоногих моллюсков /4, 22/. Существенные изменения произошли среди наутилоидей (вымирает отряд *Discosorida*), трилобитов (закончил свое развитие отряд *Phacopoda*), конодонт (вымерли доминировавшие в девоне роды *Palmatolepis* и *Icriodus*) и рыб (исчезают плакодермы). Как видно по качественному характеру фаунистических изменений, данное МВ сопоставимо с франско-фаменским и лишь ненамного отличается от последнего по количественным показателям: уровень вымирания семейств определяется примерно в 20%. Эта цифра превышает соответствующий показатель для франско-фаменского МВ.

О.Валлизер /5/ в качестве причины фаменско-турнейского МВ видит глобальную перестройку среды, которая привела к появлению в морских бассейнах бескислородных, застойных обстановок, запечатлевшихся в разрезах в виде пограничного глинистого горизонта — хангенбергских сланцев в ФРГ и их эквивалентов в других частях мира.

С е р п у х о в с к о — б а ш к и р с к о е МВ. Давно известны, но до последнего десятилетия оставались в тени крупные изменения органического мира, приуроченные к середине каменноугольного периода. Отражением их реального существования является разделение в Северной Америке каменноугольных отложений на две самостоятельные системы — миссисипскую и пенсильванскую. Среди морских животных вымирание фиксируется на границе зон *Eumorphoceras* и *Homoceras* по аммоноидеям. На этом уровне исчезают гигантопродуктиды из брахиопод, большинство родов аммоноидей, многие кораллы и другие беспозвоночные. Самые резкие изменения на протяжении всего карбона фиксируются в это время среди конодонт, когда происходила полная смена их родового состава. В развитии наземной растительности в середине каменноугольного периода установлен так называемый "скачок Готана", которым обозначаются заметные изменения флоры на видовом и родовом уровнях с вымиранием типично раннекаменноугольных форм. Данные изменения чаще всего трактуются как результат обширнейшей регрессии, которой отвечает время формирования отложений зоны *Homoceras*, и похолодания, связанного с развитием оледенения на гондванских материках.

В подсчетах Д.Раупа и Дж.Сепкоски /44/ на уровне семейств данное МВ не отражено должным образом, поскольку этими авторами использована шкала, включающая намюрский ярус, который представляет собой искусственное подразделение, объединяющее верхнюю

часть серпуховского и нижнюю часть башкирского ярусов. На родовом уровне данный рубеж выделяется весьма отчетливо – вероятность вымирания примерно в 2-3 раза выше фона /48/, при этом уровень вымирания составляет около 35% /49/.

С е н о м а н с к о - т у р о н с к о е МВ. Интереснейшие события происходили в середине мелового периода – сеноманском веке. На рубеже сеномана и турона, как сейчас хорошо задокументировано в США, за достаточно короткий промежуток времени происходит вымирание значительного числа семейств амmonoидей, морских ежей и других морских беспозвоночных /II/. Ранний турон – время крайне низкого разнообразия белемнитов, морских ежей, усоногих раков и других таксонов. По подсчетам Дж.Сепкоски и Д.Раупа /49/, уровень вымирания семейств морских животных составил в сеноманском веке 6,1%, тогда как по нашим данным для морских и наземных организмов этот показатель оценивается в 5,2%, что примерно в два раза выше фона. Однако более характерной особенностью сеноманского века следует считать появление в течение этого отрезка времени необычно большого (II4 из 6I7 или I8,5%) числа новых семейств. В результате этих изменений органический мир Земли начиная с сеномана заметно обновился. Подобные всплески диверсификации обычно отмечаются спустя некоторое время после МВ (см. выше), но ни в аптском, ни в альбском веках таковое пока не удается распознать. Не выявляется и биотический кризис наземной биоты аптского и альбского веков, установленный В.В.Жерихиным /9/ и зафиксированный в подсчетах, выполненных по семействам насекомых /8/, которые не были включены в наш анализ из-за недостаточной точности имеющихся датировок ископаемых фаун насекомых и неудовлетворительной представительности их в палеонтологической летописи. Однако результаты анализа данных по насекомым, выполненного А.П.Расницыным /I9/, полностью сопоставимы с изложенными выше, поскольку наибольшие суммарные изменения установлены в самом конце раннего – начале позднего мела.

Наиболее популярными объяснениями причины сеноманско-туронского вымирания являются резкие колебания уровня океана и развитие бескислородных обстановок на этом рубеже.

Э о ц е н о в о - о л и г о ц е н о в о е МВ. Довольно заметные изменения в составе морской и наземной биоты имели место в конце эоцена – начале олигоцена /26/. Как показали недавние исследования /34/, в океанах это вымирание было весьма растянутым по времени и занимало примерно 4 млн лет в позднем эоцене, при

этом было ступенчатым. Планктонные фораминиферы, кокколитофориды, силикофлагеллаты и другие группы пелагических организмов пострадали на видовом и, частично, на родовом уровне. Суммарное вымирание семейств морских животных оценивается в 2,0%, что лишь ненамного выше фона /49/. На родовом уровне отмечается заметное вымирание среди морского бентоса /47/.

Имеются указания на то, что животные в наземных биоценозах, в частности североамериканские млекопитающие, испытали наибольшее вымирание в середине олигоцена /42/. В это время исчезли многие примитивные семейства, например, титанотерии, эпоикотерии, пантолестиды и ряд семейств грызунов. В Европе вымирание млекопитающих и других позвоночных отмечается на рубеже эоцена и олигоцена /26/.

В большинстве случаев в качестве причины отмечаемых изменений рассматривается глобальное похолодание, отчетливо фиксируемое в олигоцене (но начавшееся в конце эоцена) по изотопным /26/ и палеоботаническим данным /40/. Предполагается, что именно с олигоцена возник современный с холодными придонными водами (психросферический) океан и сформировалось оледенение. Очевидно, что имеющейся информации совершенно недостаточно для адекватной оценки данного события.

Плейстоценово-голоценовое МВ. Наиболее молодым из зафиксированных в палеонтологической летописи МВ следует считать исчезновение большого числа родов и видов преимущественно крупных млекопитающих в конце плейстоцена — начале голоцена, т.е. 6-14 (в основном 10-11 тыс. лет назад) /36/. По-видимому, именно к этому моменту приурочено вымирание мамонтов в Евразии, мастодонтов и пещерных ленивцев в Америке, крупных сумчатых в Австралии, гигантского лемура на Мадагаскаре и др. Имеются указания на некоторую диахронность данного события на различных материках, устанавливаемую с помощью радиоуглеродного метода, но расхождения не слишком велики, чтобы эти явления можно было бы считать независимыми. Некоторые исследователи связывают плейстоценово-голоценовое МВ с заселением человеком ранее неосвоенных пространств Американского и Австралийского континентов и истреблением крупных млекопитающих в результате быстрого роста человеческого населения. Однако антропогенная причина данного МВ справедливо отвергается /6/.

Современное МВ. Необходимо кратко остановиться и на таком новом для биосферы явлении как вымирание организмов в результате нарастающей промышленной и сельскохозяйственной деятельности человека. Хотя в "Красной книге" уже зафиксированы де-

сятки и сотни видов наземных животных, истребленных человеком, основные действия развернутся в ближайшем будущем, если принципиально не будет изменено отношение к природоохранным мероприятиям. МВ захватит в основном тропическую биоту, что связано с высокими темпами уничтожения дождевых лесов, которые принадлежат таксономически наиболее разнообразному типу сообществ. По имеющимся оценкам /39/, дождевые леса могут исчезнуть с лица Земли к 2010 или 2050 г. Следовательно, за 165 лет может произойти вымирание 45% родов и 54% семейств млекопитающих, что составит 29.7 семейств и 104,3 рода за 1 млн лет. Это сравнимо с вымиранием млекопитающих в раннем - среднем олигоцене. Еще более существенными должны быть изменения среди насекомых, для которых вырубка лесов является настоящей катастрофой. Качественное сравнение антропогенного биотического кризиса с более ранними показывает, что он легко может достичь порога, за которым биота перейдет в новое состояние. Предсказать, каким это состояние будет, какие группы будут доминировать после этого, на данном этапе невозможно.

В. Периодичность

Вопрос о периодичности МВ принадлежит к числу наиболее дискуссионных, так как для количественного анализа временных рядов требуется крайне точная исходная информация, особенно в том, что касается возрастных датировок.

О периодическом характере МВ писал еще Б.Л.Личков /14/, хотя ему были известны лишь шесть таких событий, а их геохронологическое датирование тогда по существу отсутствовало.

Особую остроту этот вопрос приобрел после публикации статьи Д.Раупа и Дж.Сепкоски /45/, в которой доказывалось существование в мезозое и кайнозое отчетливой периодичности МВ с интервалом около 26 млн лет. Различные исследователи, применяя богатый арсенал современных математических приемов, пытались опровергнуть наличие данной периодичности, указывая на ее стохастическую природу. Однако исходные данные, особенно датировки МВ и рубежей веков геохронологической шкалы, настолько неточны, что строгие методы анализа к ним не могут быть применены. Высказывалось также мнение /41/, что методология подсчетов Д.Раупа и Дж.Сепкоски в принципе неверна, поскольку вымирать могут только монофилетические группы - единственные реальные генеалогические единицы. Доля же таких таксонов, например, среди иглокожих и рыб составляет около 25% и их вымирание не показывает периодичности.

Важным аспектом является и то, что считать массовым вымира-

нием — любой локальный пик какой-либо метрики (например, скорости или уровня вымирания) или же только те события, амплитуда которых превышает определенный уровень относительно всего анализируемого интервала времени. Анализ распределения по длине интервалов времени между МВ как локальными пиками показал существование псевдопериодичности, связанной с продолжительностью веков (в среднем 5–7 млн лет) и принятым определением МВ /43/.

Несмотря на противоречивые результаты статистических исследований, имеются все основания считать, что глобальные биотические кризисы, частью которых являются МВ, не могли не быть периодическими вне зависимости от их природы. Это вытекает из периодического характера большинства земных и космических процессов.

Как указывают подсчеты не только на семейственном, но и на родовом уровне /46, 48, 49/, периодичность с интервалом около 30 млн лет существует, но не является вполне строгой. В течение фанерозоя отмечаются периоды ступенчатости МВ, например, во второй половине девонского периода и сближение некоторых событий особенно крупного масштаба (конец перми и конец триаса). По-видимому, это можно трактовать как свидетельство существования двух типов МВ: обычно "малых", периодических и, как правило, "великих", аперiodических. Данные типы, вероятно, различаются по динамике, продолжительности, последствиям и имеют различные причины.

Г. Селективность

Характерной особенностью МВ является их малая селективность, что давно уже было отмечено, например, для мел-палеогенового события. Это означает, что вымирание в более или менее равной степени проявляется среди организмов, ведущих различный образ жизни и занимающих неодинаковое положение в пищевой пирамиде: фито- и зоопланктона, морского бентоса и нектона, морских и наземных животных. Так, на рубеже мела и палеогена интенсивность вымирания обитателей суши и пресных вод, поверхностных слоев и толщи вод морей и океанов, а также донных морских животных была весьма близка и во всяком случае достоверно не различалась /2/. Вместе с тем, особенно чувствительными к вымиранию оказались фито- и зоопланктонные организмы с известковым скелетом, а также хищники высоких пищевых уровней, как морские, так и наземные, а также рептилии, питавшиеся свежей растительностью.

Отчетливые различия отмечаются между МВ по тому, какие группы испытали наиболее резкие изменения. Так, пермско-триасовое МВ в основном затронуло бентосные организмы, а триасово-юрское — нек-

тонные и планктонные. Причины данных различий могут быть весьма разнообразными, начиная с чисто внешних и кончая внутренними, но они пока не расшифрованы.

По мнению Д.Яблонски /33/, МВ практически неизбирательны к жертвам. Тип личиночного развития, широта ареала и богатство видами (или другими таксонами более низкого ранга) не оказывают существенного влияния на выживание группы во время МВ, в противоположность тому, как это имеет место в течение периодов фоновой вымирания. Д.Яблонски не был первым, кто сформулировал этот вывод. Приоритет принадлежит здесь Б.Л.Личкову, который еще в 1945 г. писал: "Можно, конечно, с натяжкой утверждать, что вымирание в конце волн — это и есть отбор, но правильнее сказать, что это явление особого типа и масштаба, отличающееся от повседневно происходящего отбора" /14, с.93-94/.

Однако абсолютно неселективным МВ может быть лишь в том случае, если в результате вызвавшего его события погибнет вся биота, т.е. изменения среды будут превышать допустимые пределы для существования жизни. Конечно, таких событий в истории Земли не было. Речь идет о тех особенностях организмов, о той разнице в степени их приспособленности к среде, которые отвечают общему уровню различий, рассматриваемому, например, в современной синтетической теории эволюции. В этом смысле МВ действительно неселективны, поскольку изменения абиотических и биотических параметров окружающей среды во время них были на несколько порядков выше нормы. При этих условиях преимущества одних организмов по сравнению с другими не могут быть реализованы — их было совершенно недостаточно для противостояния сдвигам среды.

Все это говорит о существовании особой формы селективности МВ, подтверждающейся и тем фактом, что после таких событий ключевую роль в экосистемах начинают играть те группы, которые до этого занимали подчиненное положение.

Причины биотических кризисов

Наибольшую сложность представляет выяснение причин, лежащих в основе биотических кризисов и МВ. Ситуация осложняется тем, что под "причинами" разные исследователи понимают явления совершенно различного порядка, не учитывая необходимости системного подхода.

Любая перестройка биосферы может быть вызвана лишь такими событиями, которые способны изменить состояние этой громадной и сложной системы, обладающей к тому же мощными механизмами гомео-

стаза. Теоретически эти причины могут быть как внешними, так и внутренними. Возможность внешних (внеземного, космического происхождения) толчков как спусковых механизмов биотических кризисов очевидна. Вместе с тем, косный компонент биосферы, включающий внешние оболочки Земли, может изменяться вне зависимости от живого вещества в результате эволюции земного шара как планетного тела. Хотя биота в определенной степени сглаживает эти изменения, но при этом сама она не может не модифицироваться.

Остается рассмотреть возможность генерации кризисов за счет саморазвития живого вещества и образуемых им систем вне всякой связи с изменениями среды. Это один из ключевых вопросов теоретической биологии, имеющий прямое отношение к решению философской проблемы о роли внешнего толчка.

В.В.Жерихин считает, что "даже если абиотические условия не выходят за допустимые для данного сообщества пределы и сообщество не испытывает никаких разрушительных внешних воздействий, оно все же рано или поздно неминуемо будет разрушено вследствие эволюции своих компонентов, несмотря на все совершенство механизмов, репрессирующих эту эволюцию" /10, с.8/. В этом высказывании можно отчетливо проследить концептуальную линию внутренней предопределенности: любая особь смертна – любой вид также смертен как и особь – любое сообщество смертно как и входящие в него виды. Если следовать этой логике, необходимо постулировать неизбежность гибели и разрушения всей биосферы. Такой исход возможен, подтверждением чему является хозяйственная и военная деятельность человека, поставившая за короткий исторический срок биосферу на грань коллапса. Вместе с тем, перенос закономерностей, свойственных одной системе, на системы более высокого уровня методологически неоправдан. Даже если допустить смертность сообщества, нельзя постулировать конечность существования всей биосферы, поскольку она включает множество сообществ различного ранга. Конечно, необходимо иметь в виду, что под гибелью понимается не физическое уничтожение системы, а ее переход в принципиально иное устойчивое существование.

Как было показано выше, при неизменности абиотической среды обитания, благодаря действию закона роста разнообразия биосферы, по крайней мере в дочеловеческую эпоху, т.е. на протяжении подавляющей части фанерозойской истории, биотически генерируемые глобальные кризисы были невозможны.

Ситуация осложняется еще и тем, что на самом деле абиотическая среда никогда не оставалась сколько-нибудь длительное время

в состоянии стазиса - она все время флуктуировала. Поэтому выявление на этом фоне переломов в развитии биосферы, связанных исключительно с эволюцией живого вещества (если допустить такую возможность), дело совершенно бесперспективное. Тем не менее, формально можно выделить два класса причин: внешние и внутренние, а последние подразделить на абиотические и биотические.

Эта классификация может быть использована при анализе предложенных ныне гипотез о причинах МВ. Между тем очевидно, что любой глобальный биотический кризис характеризовался определенной цепочкой (или древом цепочек) событий, каждое из которых являлось причиной для последующего и, таким образом, в рамках системного подхода необходимо говорить не об одной, а о системе причин.

Некоторая аналогия может быть проведена с последовательностью элементарных событий, сопровождающих вымирание современных видов. Здесь предложено различать первичные (ultimate) и непосредственные (proximate) причины вымирания, причем под непосредственными понимаются те из них, которые приводят к исчезновению последних нескольких особей /50/. О необходимости рассматривать не одну какую-то случайно вырванную из контекста событий причину, а их взаимозависимый ряд, писали также Д.Макларен /38/ и Д.П.Найдин /17/.

Реально познаваема в связи с объективной ограниченностью накопленных научных знаний, только часть всей цепочки событий (или даже ее отдельные звенья), относительно которой проводится классификация, что делает последнюю условной. Например, принимая пароксизмальный вулканизм как первичный источник дестабилизирующих возмущений, необходимо учитывать его очевидную связь с тектонической жизнью планеты, которая, в свою очередь может модулироваться и изменяться благодаря космическим событиям. Поэтому научную классификацию систем причин глобальных биотических кризисов следует строить на иных принципах, но это дело далекого будущего.

Литература

1. А л е к с е е в А.С. Методические основы количественного анализа изменений таксономического разнообразия органического мира во время "великих вымираний" // Бюл.МОИП. Отд.геол. 1983. Т.58, № 6. С.126-136.
2. А л е к с е е в А.С. Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя // Природа. 1986. № 1. С.57-60.
3. А л е к с е е в А.С. Массовые вымирания и их место в развитии биосферы // 29-й Междунар.геол.контр. Докл.сов.геологов.

Палеонтология. Стратиграфия. М.; 1989.

4. Богословский Б.И., Кузина Л.Ф. Этапы эволюции амmonoидей и проблема границы девона и карбона // Докл. АН СССР. 1984. Т.276, № 3. С.663-666.

5. Валлизер О. Глобальные события и эволюция // 27-й Международный геол. конгр. Т.2. Секц.С02. Палеонтология. М., 1984. С.67-71.

6. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1985. Т.131. С.3-38.

7. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М., 1987. 240с.

8. Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М., 1988. С.208-215.

9. Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М., 1978. 198 с.

10. Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С.3-12.

11. Кауфман Э. Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. М., 1986. С.156-254.

12. Красилов В.А. Периодичность развития органического мира // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С.9-15.

13. Лелешус В.Л. Глобальные экологические кризисы в эволюции кораллов и возможные их причины // Палеонтология и эволюция биосферы. Л., 1983. С.61-65.

14. Личков Б.Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества // Журн. общ. биол. 1945. Т.6, № 3. С.157-182.

15. Малиновский Ю.М. Ритмы развития биосферы в фанерозое // Палеонтология и эволюция биосферы. Л., 1983. С.93-100

16. Меннер В.В., Барсков И.С., Алексеев А.С. Биотические события и событийная стратиграфия // Вестн. Моск. ун-та. Геология. 1987. № 5. С.47-55.

17. Найдин Д.П., Похилайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М., 1986. 262 с.

18. Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная

теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987. С.46-64.

19. Р а с н и ц и н А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М., 1988. С.191-207.

20. С о б о л е в Д.Н. Начало исторической биогенетики. Симферополь, 1924. 203 с.

21. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

22. Ш и м а н с к и й В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987. С.5-45.

23. B a r n e s C.R. The faunal extinction event near the Ordovician-Silurian boundary: A climatically induced crisis // Global bio-events. A critical approach. Ed. O.H.Walliser / Lecture notes in Earth sciences. Vol.8. Berlin e.a.; 1986. P.121-126.

24. B e n t o n M.J. Mass extinction among non-marine tetrapods // Nature. 1985. Vol.315. N 6031. P.811-814.

25. B o u c o t A.J. Ecostratigraphic criteria for evaluating the magnitude, character and duration of bioevents // Global bioevents. A critical approach. Ed. O.H.Walliser / Lecture notes in Earth sciences. Vol.8. Berlin e.a.; 1986. P.25-45.

26. C a v e l i e r C. et al. The Geological events at the Eocene / Oligocene boundary // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeocol. 1981. Vol.36. N 3-4. P.223-248.

27. C o l b a t h G.K. Abrupt terminal Ordovician extinction in phytoplankton associations, southern Appalachians // Geology. 1986. Vol.14. N 11. P.943-946.

28. C o p p e r P. Frasnian/Famennian mass extinction and cold-water oceans // Geology. 1986. Vol.14. N 10. P.835-839.

29. C u v i e r G. Discours préliminaire. Recherches sur les ossements fossiles de quadripèdes. T.I. 1812. P.1-120.

30. H o f f m a n A. Patterns of family extinction depend on definition and geological timescale // Nature. 1985. Vol.315. N 6021. P.659-662.

31. H o l s e r W.T., M a g a r i t z M., C l a r k D.L. Carbon-isotope stratigraphic correlations in the late Permian // Amer.J.Sci. 1986. Vol.286. P.390-402.

32. H o u s e M.R. Correlation of mid-Paleozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations // Nature. 1985. Vol.313. N 5997. P.17-22.

33. J a b l o n s k i D. Background and mass extinctions: The alteration of macroevolutionary regimes // Science. 1986. Vol. 231. N 4734. P.129-133.

34. K e l l e r G. Stepwise mass extinctions and impact events: Late Eocene to Early Oligocene // *Mar.Micropaleontol.* 1986. Vol.10. N 4. P.267-293.
35. K n o l l A.H. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants // *Extinctions*. Ed. M.H.Nitecki. Chicago and London; 1984. P.21-68.
36. M a r t i n P.S. Catastrophic extinctions and late Pleistocene blitzkrieg: Two radiocarbon tests // *Extinctions*. Ed. M.H.Nitecki. Chicago and London; 1984. P.153-189.
37. McLaren D.J. Frasnian-Famennian extinctions // *Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth* Ed. L.T.Silver, P.H.Schultz / *Geol.Soc.Amer.Spec.Paper* 190. 1982. P.477-484.
38. M c L a r e n D.J. Bolides and biostratigraphy // *Bull. Geol.Soc.Amer.* 1983. Vol.96. N 3. P.313-324.
39. M o r g a n C. A contemporary mass extinction: Deforestation of tropical rain forests and faunal effects // *Palaeos*. 1987. Vol.2. N 2. P.165-171.
40. N o r r i s G. Spore-pollen evidence for early Oligocene high-latitude cool climatic episode in northern Canada // *Nature*. 1982. Vol.297. P.387-389.
41. P a t t e r s o n C., S m i t h A.B. Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact, Discussion on the papers by Sepkoski J.John // *Nature*. 1987. Vol.330. N 6145. P.248-252.
42. P r o t h e r o D.R. Mid-Oligocene extinction event in North American land mammals // *Science*. 1985. Vol.229. N 4712. P.550-551.
43. Q i u n n J.F. On the statistical detection of cycles in extinctions in the marine fossil record // *Paleobiology*. 1987. Vol.13. N 4. P.465-478.
44. R a u p D.M., S e p k o s k i J.J., Jr. Mass extinctions in the marine fossil record // *Science*. 1982. Vol.215. N 4539. P.1501-1503.
45. R a u p D.M., S e p k o s k i J.J., Jr. Periodicity of extinctions in the geological past // *Proc.Nat.Acad.Sci. USA*. 1984. Vol.81. N 2. P.801-805.
46. R a u p D.M., S e p k o s k i J.J., Jr. Periodic extinction of families and genera // *Science*. 1986. Vol.231. N 4740. P.833-836.
47. S e p k o s k i J.J., Jr. Phanerozoic overview of mass

extinction // Patterns and processes in history of life. Ed. D.M. Raup, D.Jablonski / Rept. Dahlem Workshop, Berlin, 16-21 June 1985. Berlin e.a.; 1986. P.277-295.

48. S e p k o s k i J.J., Jr. Global bioevents and the question of periodicity // Global bio-events. A critical approach. Ed. O.H.Walliser / Lecture Notes in Earth sciences. Vol.8. Berlin e. a.; 1986. P.47-61.

49. S e p k o s k i J.J., Jr., R a u p D.M. Periodicity in marine extinction events // Dynamics of extinction. Ed. D.K. Elliott. New York e.a.; 1986. P.3-36.

50. S i m b e r l o f f D. The proximate causes of extinction // Patterns and processes in the history of life. Ed. D.M. Raup, D.Jablonski / Rept.Dahlem Workshop, Berlin, 16-21 June 1985. Berlin e.a.; 1986. P.259-276.

51. S o k o l o v B.S., F e d o n k i n M.A. Global biological events in the late Precambrian // Global bio-events. A critical approach. Ed. O.H.Walliser / Lecture notes in Earth sciences. Berlin e.a.; 1986. Vol.8. P.105-108.

52. S t e a r n C.W. Effect of the Frasnian-Famennian extinction event on the stromatoporoids // Geology. 1987. Vol.15. N 7, P.677-679.

53. V a n V a l e n L.M. A resetting of Phanerozoic community evolution // Nature. 1984. Vol.307. N 5946. P.50-52.

54. V i d a l G., K n o l l A.H. Radiations and extinctions of plankton in the late Proterozoic and early Cambrian // Nature. 1982. Vol.297. P.57-60.

55. W a l l i s e r O.H. Towards a more critical approach to bioevents // Global bio-events. A critical approach. Ed. O.H. Walliser / Lecture notes in Earth sciences. Vol.8. Berlin e.a.; 1986. P.5-16.

56. W a l t h e r J. Allgemeine Paleontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. Berlin, 1927. 809 s.

57. W i l l i a m s S.H. Top Ordovician and lowest Silurian of Dobb's Linn // Palaeoecology and biostratigr. Graptolites. Proc. 2nd Int.Conf. Graptolite Work. Group, Int.Palaeontol. Assoc., Cambridge, 1-15 sept., 1981. Oxford e.a; 1986. P.165-171.

58. Z a k h a r o v I.D. Paleosuccessions and the basic factors of syngeneses during the time of the Permian-Triassic boundary // Sitz.Osterr. Akad.Wiss.Math-nat.Kl. 1983. Abt.I. Bd. 192. S.37-58.

БИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ И ЗОНАЛЬНАЯ СХЕМА ЖИВЕТСКИХ И ФРАНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПО ФЛОРЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА

Расчленение и корреляция средне- и верхнедевонских отложений Центрального Казахстана по флоре строится в основном на остатках макрофлоры, на истории развития растений. Крупномасштабная геологическая съемка, проводимая в Казахстане, вызвала необходимость разработки детальной стратиграфической схемы живетско-франских разнофациальных континентальных отложений. При разработке детальной схемы послойно изучались разрезы наиболее полно охарактеризованные макроостатками высших растений. В основу предлагаемой зональной схемы легли многолетние полевые исследования и большой фактический материал. В качестве стратиграфической основы принята схема расчленения девонских отложений, выработанная большим коллективом геологов МГУ в процессе геолого-съемочных и тематических работ /3/.

Распределение родов и видов растений в разрезах живета и франа Центрального Казахстана позволили выявить смену комплексов растений и предложить для этих отложений зональную схему /3, 4, 5, II, I2/. За прошедшие годы исследований стратиграфии девона Центрального Казахстана появились новые дополнительные данные по систематическому составу предложенных зон. Они рассматриваются в данной статье. Кроме того, здесь акцентируется внимание на биологических событиях, точнее биостратиграфических, а именно: большое значение отводится фиксации уровней первого появления и конца распространения различных таксонов от видового ранга до ранга порядка. Пока не удалось связать биологические события с абиотическими. Представляется, что это задача будущих исследований. Рассматривая содержание зональных схем по флоре для живетских и франских отложений мы пользуемся горизонтами, которые предложены и утверждены III Казахстанским стратиграфическим совещанием в 1986 г. в г.Алма-Ате (рисунок).

Развитие флоры тулькилинского горизонта Центрального Казахстана характеризуется тремя моментами: продолжением развития, первым появлением и полным исчезновением растений. К первой категории относятся роды водорослей и риниофитов: *Orestovia*, *Pectinophyton*, *Hosinella*, *Taeniocrada*; из плауновидных роды *Lidaisimophyton*, *Artschaliphyton*, *Protolapidodendron*. Перечисленные роды водорослей и риниофитов являются транзитными и основное их

развитие происходило в раннедевонскую эпоху и начале среднедевонской. *Lidasimophyton* sp. и *Artschaliphyton unicum* Senk. входят в состав семейства Drepanophycaceae, известного в основном в раннедевонском периоде. Принадлежность последнего вида к этому семейству спорна. М.А.Сенкевич /9/, впервые установившая *Artschaliphyton unicum*, поместила его в семейство Drepanophycaceae. В то же время М.Ферон-Демаре и Х.Бэнкс /18/ считали казахстанские экземпляры *Artschaliphyton unicum* синонимом *Archaeosigillaria vanuxemii*, относящейся к семейству Archaeosigillariaceae. Нами показано /13/, что род *Archaeosigillaria* лучше считать сателлитным родом порядка Protolepidodendrales, не вполне доказана синонимичность *Artschaliphyton unicum* и *Archaeosigillaria vanuxemii*. Иными словами в тулькилинском горизонте продолжает свое развитие плауновидное *Lidasimophyton* sp. семейства Drepanophycaceae и сателлитное плауновидное порядка Protolepidodendrales - *Artschaliphyton unicum*. Последнее плауновидное из этой категории *Protolepidodendron scharianum* Krejčí - транзитный среднедевонский вид. Ко второй категории впервые появляющихся таксонов относятся плауновидные "*Drepanophycus*" *spinosus* (Krejčí) Kr. et W., *Barrandeina dusliana* (Krejčí) Stur и прогимносперм *Rellimia thomsonii* (Daws.) Lecl. et Bonap., "*Drepanophycus*" *spinosus* является представителем семейства Drepanophycaceae, как отмечено выше, пользующегося основным развитием в раннем девоне. *Barrandeina dusliana* - сателлитный вид плауновидных. Возможно род *Barrandeina* отмечается впервые в Центральном Казахстане не в тулькилинском горизонте, а раньше, но это утверждение требует проверки. Появление прогимносперма *Rellimia* связывается в Центральном Казахстане с началом тулькилинского времени, хотя в Западной Европе этот род и его вид *R. thomsonii* указывается из более древних эйфельских отложений /19/. Третья категория таксонов - полностью исчезающих - в данной статье не рассматриваются, но как было показано ранее /12/ к началу тулькилинского времени полностью исчезает риниофит *Parapsilophyton balkhashense* и плауновидное *Prelepidodendropsis kornilovae*. Таким образом, начало тулькилинского времени характеризуется наряду с родами риниофитов, заканчивающими свое развитие, а также полностью исчезнувшими родами, родами плауновидных, продолжающими свое развитие, первым появлением плауновидных "*Drepanophycus*" *spinosus*, *Barrandeina dusliana* и прогимносперма *Rellimia* aff. *thomsonii*. На этом уровне крупных событий в развитии флоры не наблюдается: появление новых семейств или порядков, массовая гибель таксонов не происходит. События этого уровня (появление

ние отдельных родов и видов уже известных семейств и порядков) рангом меньше. По появлению одного из видов, а именно *Barrandeina dusliana* выделяется одноименная зона. При первоначальном выделении зоны /12/ указывался общий состав из трех видов и одного вида предположительно существующего. В настоящее время систематический состав зоны значительно дополнен и представлен десятью видами: *Orestovia* sp., ?*Pectinophyton* sp., *Hosinella* sp., *Taenioscrada decheniana* (Goepf.) Kr.et W., "*Drepanophycus*" *spinosus* (Krejčí) Kr.et W., *Lidasimophyton* sp., *Artschaliphyton unicum* Senk., *Protolapidodendron scharianum* Krejčí, *Barrandeina dusliana* (Krejčí) Stur, *Rellimia* aff. *thomsonii* (Daws.) Lecl.et Bonamo. В зоне *Barrandeina dusliana* доканчивают свое развитие последние риниофиты, продолжают существовать представители плауновидных семейств *Drepanophycaceae*, *Protolapidodendraceae*, известные из раннего и начала среднедевонского времени.

Примерно с середины тулькинского времени появляется новый вид рода *Barrandeina* - *B. orlovii*, по первому появлению и бурному развитию которого выделяется зона *Barrandeina orlovii* /12/. С этого же времени впервые отмечается *Broggeria norvegica* - растение неясного систематического положения. К концу тулькинского времени заканчивают свое развитие водоросли рода *Orestovia*, риниофит - *Taenioscrada decheniana*, т.е. в середине тулькинского времени происходят события менее значительные, чем в начале этого времени. Ранее зона *Barrandeina orlovii* не прослеживалась широко по площади. Она намечалась в средней части верхнеталдысайской подсыты, в Чингизском антиклинории Центрального Казахстана ее присутствие было неясно. В настоящее время /13/ зона *orlovii* устанавливается в ряде мест Казахстанско-Тяньшанского каледонского срединного массива (коньская свита в бассейнах рек Оленты и Шидерты), в Казахском девонском краевом вулканическом поясе (теренсайская свита Северной Бетпак-Далы, верхнеталдысайская подсыта бассейна рек Жаксы-Кон и Жаман-Кон). Первоначально систематический состав зоны *orlovii* /12/ был представлен пятью видами, два из которых: *Artschaliphyton unicum* Senk., *Barrandeina dusliana* (Krejčí) Stur существовали в зоне предположительно. В настоящее время подтверждено действительное существование этих видов в зоне *Barrandeina orlovii*. Общий систематический состав зоны *orlovii* включает девять видов: *Orestovia* sp., *Hosinella* sp., *taenioscrada decheniana* (Goepf.) Kr.et W., *Artschaliphyton unicum* Senk., *Protolapidodendron scharianum* Krejčí, *Barrandeina dusli-*

na (Krejčí) Stur, B. orlovii Jur., Rellimia aff. thomsonii (Daws.) Lecl. et Bonamo, Broggeria norvegica Nath.

Начало айдарлинского времени характеризуется практически полным исчезновением риниофитов, за исключением тримерофита *Hostinella* sp. известного в течение всего айдарлинского времени. Очень широко представлены плауновидные, большая часть из которых впервые появляется, другая часть — меньшая — является транзитными формами. К числу последних относятся *Artschaliphyton unicum* Senk. (сателлитное растение порядка *Protolapidodendrales*) и *Protolapidodendron scharianum* Krejčí (семейство *Protolapidodendraceae*). К концу айдарлинского времени они полностью исчезают. Впервые в разрезе отмечается *Colpodexylon* sp., представитель семейства *Colpodexylaceae* и также, как и первые два, плауновидные больше в разрезе не встречаются. В других районах разные виды кольподексилов указываются из франских (североамериканский континент /I4, I5/; южноамериканский континент /I7/) и фаменских отложений (Донбасс /20/). Впервые появляются в разрезе айдарлинского горизонта лепидодендропсисовые. Поскольку у представителей семейства *Lepidodendropsidaceae* отсутствуют четкие органы размножения и неизвестно их анатомическое строение, лучше помещать это семейство как сателлитное для плауновидных. Среди *Lepidodendropsidaceae* впервые отмечаются род *Lepidodendropsis* (виды *L. kazachstanica*, *L. theodori*) и род *Tomiodendron* (вид *T. tschingizicum*). Очень существенным моментом является первое появление в отложениях айдарлинского горизонта первых лепидокарповых (порядок *Lepidocarpaceles*). Самым древним представителем типичных *Lepidocarpaceles* является *Atasudendron mirum*, гетероспоровое плауновидное, фиксируемое в айдарлинское время. Также впервые отмечается представитель типично каменноугольного семейства *Prelepidodendraceae* — *Prelepidodendron radczenkoi*. Плауновидные баррандеины неясного систематического положения имеют последних представителей в айдарлинское время. В итоге по плауновидным заканчивают свое развитие три транзитных рода: *Artschaliphyton*, *Protolapidodendron*, *Barrandina*. Впервые в отложениях айдарлинского горизонта появляются пять родов плауновидных: *Colpodexylon*, *Lepidodendropsis*, *Tomiodendron*, *Prelepidodendron*, *Atasudendron*. Последний является доказанным представителем порядка *Lepidocarpaceles*. Указанные пять родов плауновидных продолжают свое развитие и в более позднее время, но некоторые представители: *Lepidodendropsis kazachstanica*, *Prelepidodendron radczenkoi*, *Atasudendron mirum* заканчивают свое развитие в айдарлинское время. Среди папоротников впервые в

разрезах появляются кладосилеи (порядок Cladoxylales): *Pseudosporochnus nodosus*, *Xenocladia medullosa*, которые выше айдарлинских отложений не отмечаются. *Protoserphalopteris praesox* и *Karagandella kabanovii*, являющиеся, возможно формами близкими к папоротникам, также впервые фиксируются в айдарлинских отложениях. Первый вид в соседней Саяно-Алтайской горной области известен с начала среднего девона. Он указывается как во флорах эйфельского шандинского горизонта /8, 10/, так и во флорах живецкого возраста /1, 2, 7, 10/ Отмечаются последние представители транзитного прогимносperms *Rellimia aff. thomsonii* и растения неясного систематического положения *Broggeria norvegica*. В итоге в отложениях айдарлинского горизонта впервые появляются одиннадцать видов растений, относящиеся к десяти родам, т.е. происходит значительное обновление систематического состава флоры. На границе айдарлинских и вышележащих майских отложений заканчивают свое развитие семнадцать видов из шестнадцати в основном монотипных родов. Таким образом, в подошве и кровле айдарлинского горизонта наблюдаются значительные события: в подошве связаны со значительным обновлением флоры, в кровле — с массовым вымиранием. Если следовать классификации биотических событий, предложенных В.В. Меннером и др. /6/, то по характеру изменений первые упомянутые события можно классифицировать как события первого типа, связанные с быстрым возникновением таксонов различного ранга (появление видов, родов, семейств, порядков), а вторые — событиями второго типа, связанные с вымиранием таксонов различного ранга (исчезновение видов, родов, порядка, класса). Эти события используются нами для расчленения разреза континентальных живецко-франских отложений. Первое событие быстрого возникновения таксонов связывается с выделением зоны *Lepidodendropsis kazachstanica* по первому появлению вида-индекса, в основании отложений айдарлинского горизонта. Второе событие значительного вымирания служит дополнительным критерием при выделении зоны *Leptophloeum rhombicum* var. *minutum* в отложениях майского горизонта. Систематический состав зоны *Lepidodendropsis kazachstanica* расширился по сравнению с впервые предложенным. Вместо семи известных ранее видов зона теперь характеризуется восемнадцатью видами: *Hostinella* sp., *Artschaliphyton unicum* Senk., *Protolpidodendron scharianum* Krejčí, *Colpodexylon* sp., *Lepidodendropsis kazachstanica* Senk., *L. theodori* (Zal.) Jongm., *Tomiodendron tschingizicum* Senk., *Prelepidodendron radzenkoi* Senk., *Atasudendron mirum* Senk. et Jur. (in msc.), *Barrandeina dusliana* (Krejčí) Stur, *B. orlovii* Jur., *Pseudosporochnus nodosus*

Lecl. et Banks, *Xenocladia medullosina* Arn., *Protocephalopteris praecox* (Høeg) Anan., *Karagandella kabanovii* Jur., *Rellimia* aff. *thomsonii* (Daws.) Lecl. et Bonamo, *Broggeria norvegica* Nath., *Dictyoxylon* sp.

С начала майского (франского) времени происходит существеннейшее обновление систематического состава флоры. Исчезли все риниофиты. У плауновидных наблюдается значительное сокращение числа видов и родов. Отмечается один транзитный вид из живецких отложений *Lepidodendropsis theodori* (Zal.) Jongm., относящийся к семейству *Lepidodendropsidaceae*. Впервые появляется семейство *Leptophloeaceae* в виде *Leptophloeum rhombicum* var. *minutum*, относящееся вероятнее всего, к *Lepidocarpaceae* (по терминологии /16/ к *Lepidodendrales*). Таким образом порядок лепидокарповых второй раз проявляется в девонское время: первое появление отмечалось в зоне *Lepidodendropsis kazachstanica* (айдарлинский горизонт), второе в майских отложениях. Это новый существенный момент в появлении новых таксонов. В майское время впервые фиксируется появление членистостебельного *Pseudobornia* sp. из порядка *Pseudoborniales*. Это членистостебельное впервые отмечается также во франских флорах в Саяно-Алтайской горной области /10/. Также впервые появляется в разрезе представитель папоротников *Rhacophyton* sp. (семейство *Rhacophytaceae*, порядок *Zygopteridales*). В майское время, таким образом, на фоне общего обедненного состава флоры фиксируется появление трех ранее не отмечаемых в разрезе семейств: плауновидные — *Leptophloeaceae*, членистостебельные — *Pseudoborniaceae*, папоротники — *Rhacophytaceae*, т.е. изменения в майское время в составе флоры довольно существенные. По первому появлению плауновидного *Leptophloeum rhombicum* var. *minutum* Jur. выделяется одноименная зона. Пока ее систематический состав не очень большой, всего четыре вида: *Lepidodendropsis theodori* (Zal.) Jongm., *Leptophloeum rhombicum* var. *minutum* Jur., *Pseudobornia* sp., *Rhacophyton* sp.

Приблизительно со второй половины франского века после майского времени происходят изменения в систематическом составе флоры. Исчезает транзитный вид *Lepidodendropsis theodori* (Zal.) Jongm., известный в предыдущей зоне. Другое плауновидное *Leptophloeum rhombicum* var. *minutum* — вид-индекс предшествующей зоны продолжает существовать, становясь транзитным видом. Впервые отмечается новый представитель семейства *Leptophloeaceae* — *Leptophloeum rhombicum* var. *rhombicum*, по первому появлению которого выделяется зона того же названия. Существенным моментом этого интервала времени является

4^х-1051

мени является первое появление археоптерисовых (порядок Archaeopteridales) из семейства Archaeopteridaceae - *Archaeopteris sibirica*. Появление рода *Archaeopteris* в начале позднего девона, видимо сыграло большую роль в эволюции растительного покрова. Принято считать, что с появлением археоптерисов начинают в истории развития флоры земли формироваться первые леса, особенно по побережьям рек. Археоптерисы были уже настоящими деревьями с мощными стволами, сложенными вторичной древесиной. В соседней с Казахстаном Саяно-Алтайской горной области первое появление *Archaeopteris* также фиксируется во фране. Там же отмечается *A. sibirica*. К сожалению С.А. Степанов /10/ не указал более точно, с какой части Франского яруса *A. sibirica* появляется в разрезе. Систематический состав зоны *Leptophloeum rhombicum* var. *rhombicum* в Казахстане к настоящему времени скуден. Кроме вида-индекса в зоне содержится еще два вида: *Leptophloeum rhombicum* var. *minutum* Jur., *Archaeopteris sibirica* Zal.

В настоящее время рассмотренные зоны имеют региональное распространение и отвечают понятию "лона". Из пяти рассмотренных зон три установлены в живецких отложениях, две - во Франских. Ранее /3/ было показано соответствие выделяемых зон по флоре, брахиоподовым, аммонитовым и конодонтовым зонам. Зоны по флоре считаются принципиально важными средствами корреляции разрезов девонских образований, мощности которых достигают первых тысяч метров. Кроме того, поскольку зоны выделены как в континентальных отложениях, так и в отложениях с элементами морского осадконакопления, может решаться очень важная задача по сопоставлению морских и континентальных образований.

Литература

1. А н а н ь е в А.Р. К изучению среднедевонской флоры Саяно-Алтайской горной области // Бот. журн., 1960. Т. 45, № 5. С. 649-666.

2. А н д р е е в а Е.М., П е т р о с я н Н.М., Р а д ч е н к о Г.П. Новые данные по флостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной области // Мат-лы к флостратиграфии девонских отложений Алтае-Саянской горной области. Л., 1962. С. 23-59.

3. М а з а р о в и ч О.А. и др. Современное состояние стратиграфической схемы девона Центрального Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60, № 6. С. 71-94.

4. М а л и н о в с к а я С.П., Ю р и н а А.Л. Значение флоры и ихтиофауны для детального расчленения и корреляции конти-

ментальных живецких и франских отложений Центрального Казахстана // Тез. XXVIII сес. ВПО. Ташкент, 1982. Ч.2. С.30-31.

5. М а л и н о в с к а я С.П., Ю р и н а А.Л. К стратиграфии живецких и верхнедевонских отложений северо-востока Центрального Казахстана // Бюл.МОИП. Отд.геол. 1983. Т.58, № 1. С.70-81.

6. М е н н е р В.В., Б а р с к о в И.С., А л е к с е е в А.С. Биотические события и событийная стратиграфия // Вестн.Моск. ун-та. Сер.4. Геология. 1987. № 5. С.47-55.

7. П е т р о с я н Н.М. Значение девонской флоры СССР для расчленения нижнего и среднего девона // Рефераты докладов к III Междунар. симпозиуму по границе силура и девона и стратиграф. нижнего и среднего девона. Л., 1968. С.159-160.

8. П е т р о с я н Н.М. Значение комплексов растений для расчленения ниже- и среднедевонских отложений некоторых районов СССР // Стратиграфия нижнего и среднего девона. Л., 1973. Т.2. С.212-217.

9. С е н к е в и ч М.А. Новые девонские плауновидные // Мат-лы по геол. и полезн. ископаемым Южного Казахстана. Алма-Ата, 1971. Вып.4 (29). С.88-92.

10. С т е п а н о в С.А. Фитостратиграфия опорных разрезов девона окраин Кузбасса // Тр.СНИИГТИМС. 1975. Вып.211. 150 с.

11. Ю р и н а А.Л. К систематике и морфологии среднедевонского рода *Barrandeina* (лепидофит?) // Закономерности исторического развития ископаемых. М., 1982а. С.136-154.

12. Ю р и н а А.Л. Зональное расчленение континентальных живецких отложений Центрального Казахстана // Изв.АН СССР. Сер. геол. 1982б. № 6. С.17-26.

13. Ю р и н а А.Л. Флора среднего и позднего девона Северной Евразии // Тр.ПИН, 1988. Т. 227. 176 с.

14. B a n k s H.P. A new Devonian lycopod genus from south eastern New York // Amer.J.Bot., 1944. Vol.31. N 10. P.649-659.

15. B a n k s H.P. Notes on Devonian lycopods // Senckenbergiana Leth. 1960. Bd.41. N 1/6. S.59-88.

16. C a i C h o n g - y a n g, Q i n H u i - z h e n. First discovery of a stem with internal structure referable to *Leptophloeum rhombicum* from Upper Devonian, Xinjiang // Acta palaeontol. Sinica. 1986. Vol.25. P.516-524.

17. E d w a r d s D., B e n e d e t t o J.L. Two new species of herbaceous lycopods from the Devonian of Venezuela with comments on their taphonomy // Palaeontology, 1985. Vol.28. N 3. P.599-618.

Схема зональных флористических комплексов

ЯРУС		ФРАНСКИЙ		ЖИВЕТСКИЙ	
Горизонт			Майский	Айдар-линский	Тюлькинский
Зоны по флоре		Leptophloeum rhombicum var. rhombicum	Leptophloeum rhombicum var. minutum	Lepidodendropsis kazachstanica	Barrandeina orlovi Barrandeina dusliana
водоросли	<i>Crestovia</i> sp.				
риниофиты	<i>Pectinophyton</i> sp.				
	<i>Hostinella</i> sp.				
	<i>Taeniocrada decheniana</i>				
плауновидные	" <i>Drepanophycus</i> " <i>spinosus</i>				
	<i>Lidasimophyton</i> sp.				
	<i>Artschaliphyton unicum</i>				
	<i>Protolpidodendron scharianum</i>				
	<i>Colpodexylon</i> sp.				
	<i>Lepidodendropsis kazachstanica</i>				
	<i>L. theodori</i>				
	<i>Prelepidodendron radczankoi</i>				
	<i>Tomiodendron tschingizicum</i>				
	<i>Atasudendron mirum</i>				
	<i>Leptophloeum rhombicum</i> var. <i>minutum</i>				
	<i>L. rhombicum</i> var. <i>rhombicum</i>				
	<i>Barrandeina dusliana</i>				
членисто-стебельн.	<i>B. orlovii</i>				
	<i>Pseudobornia</i> sp.				
папоротники и близкие к ним формы	<i>Pseudosporochnus nodosus</i>				
	<i>Xenocladia medullosina</i>				
	<i>Protocephalopteris praecox</i>				
	<i>Karagandella kabanovii</i>				
	<i>Rhacophyton</i> sp.				
протимноспермы	<i>Rellimia</i> aff. <i>thomsonii</i>				
растения неясного сист. пол.	<i>Archaeopteris sibirica</i>				
	<i>Broggeria norvegica</i>				
	<i>Dictyoxylon</i> sp.				

18. Fairon-Demaret M., Banks H.P. Leaves of *Archaeosigillaria vanuxemii*, a Devonian lycopod from New York // Amer. G.Bot., 1978. Vol.65. N 2. P.246-249.

19. Kaiser H., Meyer W., Schweitzer H-I. Das pflanzenführende Devon im Bergischen Land und in der Ostefel // Tag.europäisch. Paläobot. Bonn, 1976. S.31-38.

20. Lemoigne I., Itschenko T. Deux lycophytes avec structures conservées du Dévonien supérieur d'Ukraine (URSS) // Geobios, 1980. T.13. N 5. P.671-681.

Т.Н.Горбачик

СТАНОВЛЕНИЕ ПЛАНКТОННОЙ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ У ФОРАМИНИФЕР

Планктонные фораминиферы широко распространены в современных морях и океанах и имеют достаточно длительную геологическую историю. Благодаря широкому географическому распространению, связанному с пелагическим образом жизни, и сравнительно быстрым темпам эволюции эта группа фораминифер имеет большое стратиграфическое значение. Она положена в основу разработки субглобальных зональных схем для меловых-четвертичных отложений, а также для климатических и палеобиогеографических построений.

Обычно, когда речь идет о планктонных фораминиферах, имеются в виду в первую очередь мезокайнозойские глобигериниды, которые прекрасно представлены в современном Мировом океане и образ жизни которых не вызывает сомнения, а также повсеместно встречающиеся вместе с ними гетерогелииды. Вместе с тем существуют данные о том, что планктонный образ жизни был свойственен и представителям разных систематических групп палеозойских фораминифер. В первую очередь это касается родов *Bradyina*, *Schwagerina* и близких к ним родов. Предположение о планктонном образе жизни этих форм сделано на основании формы и морфо-функционального анализа строения раковин. Так, у рода *Bradyina* Н.П.Малаховой /4/ рассматривается сложная устроенная система внутренних полостей, сообщающихся как между собой в соседних камерах, так и с внешней средой и отгораживающих жилую часть камеры, содержавшую цитоплазму. Эта система полостей сравнивается с балластными камерами плавучих сооружений, т.е. предполагается, что она играет роль гидростатического аппарата.

Последнее должно свидетельствовать о том, что бредиины вели плавающий образ жизни, возможно могли управлять вертикальным перемещением в воде и удерживаться во взвешенном состоянии на нужной глубине. В качестве приспособления к пелагическому образу жизни рассматривается также шарообразная форма раковины и губчатое, грубопористое строение стенки. В то же время указывается, что "стенка раковины у бредиин двуслойная, известковая. Наружный слой очень тонкий, темный - аналог тектума, наблюдаемого у фузулинид и у некоторых других фораминифер. Внутренний слой стенки состоит из мелких обломков раковинного и растительного детрита, мелких фораминифер, сфер, частиц и кристаллов карбоната, сцементированных карбонатом" /4, с.14/. Следовательно, бредиинам для построения раковины был необходим посторонний материал, который они могли получать только со дна бассейна. Планктонные же фораминиферы строят свою раковину путем секретирования карбоната из толщи воды. Отсюда можно сделать вывод, что бредиины со сложно устроенным "гидростатическим аппаратом" возможно и обладали способностью на какое-то время подниматься над дном и находиться в толще воды во взвешенном состоянии, но при образовании каждой новой камеры должны были опускаться на дно для получения необходимого строительного материала. Таким образом, они возможно являлись гемипланктонными (ведущими планктонный образ жизни временно), а не планктонными организмами.

Предположение о планктонном образе жизни швагерин на основании шарообразной формы раковины и широкого географического распространения сделано Д.М.Раузер-Черноусовой /8/. При этом указывается, что появление внешне сходных форм происходило одновременно по всему земному шару в разных родах близких к швагеринам (*Pseudoschwagerina*, *Zellia*, *Parazellia*, *Occidentoschwagerina*), что "...наводит на мысль о параллельном и независимом развитии этих родов в разных областях. Это предположение находит подтверждение в адаптивном характере их основного признака (шарообразной формы раковины и раздутых наружных оборотов), явно вызванного приспособлением к определенным условиям внешней среды" /8, с.17/. "Не предпретая вопроса о планктонном образе жизни шарообразных форм со швагериновой спиралью можно смело утверждать о наибольшем их приспособлении к переносу и пассивному передвижению" /8, с.24/.

Б.В.Поярковым /7/ была сделана попытка выработать количественные критерии, которые могли бы снизить субъективность оценки при выяснении образа жизни палеозойских фораминифер с секретцион-

ной известковой раковиной. При этом Б.В.Поярков исходил из следующих положений: 1. Цитоплазма заполняет всю внутреннюю полость раковины, следовательно плотность (удельный вес) фораминиферы всегда больше единицы и она будет тонуть, так как плотность морской воды составляет $1,029$, $\text{CaCO}_3 - 2,7$, а цитоплазмы около $1,06$; 2. Фораминиферы могут изменять свой удельный вес путем образования газовых вакуолей и приобретать плавучесть, которая будет зависеть от соотношения внутренней полости раковины и раковинного вещества, а также от соотношения объемов газовых вакуолей и всей протоплазмы (n), последнее может меняться от 0 до 1; по этой величине можно сравнивать степень плавучести фораминифер. 3. Если у фораминифер плотность становится равной 1 при $n \leq 0,3$, то они обладают большой плавучестью и относятся к планктону; при $0,5 \geq n > 0,3$ - средней плавучестью и возможно относятся к планктону, при $0,9 \geq n > 0,5$ - малой плавучестью, их принадлежность к планктону не исключена, при $n > 0,9$ - не обладают плавучестью и относятся к бентосу.

Путем математических построений Б.В.Поярков решает задачу: при каком n плотность фораминифер того или иного вида будет равна 1 и выводит формулы плавучести для разных типов раковин (однокамерная сферическая, однокамерная эллипсоидальная, многокамерные различной формы). Для проверки предложенной методики определения образа жизни ископаемых секреторных фораминифер автором проведено вычисление степени плавучести современных планктонных и бентосных фораминифер и получены правильные результаты.

С помощью разработанной методики был определен характер плавучести 132 девонских видов фораминифер, относимых к семействам Parathuramminidae, Moravamminidae, Caligellidae и 138 семейств Semitextulariidae, Nanicellidae, Nodosariidae, Tournayellidae, Quasiendothiridae. Проведенный анализ позволил Б.В.Пояркову сделать вывод, что в девоне преобладали бентосные формы (90%); планктонные и бентосные формы установлены у родов Parathuramina, Irregularina, Uralinella, Neosphaeroides, Cribrosphaeroides, Bisphaera, при этом "виды, отличавшиеся по образу жизни от большинства представителей рода, располагаются в начальных или конечных частях филогенетических ветвей. Только планктонными формами представлены, по-видимому, роды Uslonia, Bithuramina. Соотношение между количеством планктонных и бентосных видов неодинаково в отложениях разных батиметрических зон, оно увеличивается с глубиной" /7, с.149/.

Таким образом, анализ имеющихся материалов о возможности су-

цествования планктона в палеозойскую эру позволяет предположить следующие выводы: 1) на протяжении палеозоя в разное время, в разных участках Мирового океана, в разных систематических группах фораминифер возникали формы обладавшие плавучестью и приспособленные к планктонному образу жизни на протяжении всего времени жизни особи или в отдельные его моменты; 2) приспособление к планктонному образу жизни осуществлялось путем образования воздушных вакуолей в протоплазме и построения сферической или субсферической пористой раковины в некоторых случаях имевшей подобие "гидростатического аппарата"; 3) закономерности географического и эволюционного развития палеозойского планктона не выявлены, так как в разных группах фораминифер происходило как бы "пробное" приспособление к жизни в пелагиали не закреплявшееся наследственностью и не приведшее к образованию единого в систематическом плане экологического типа.

Все сказанное позволяет считать палеозойский этап в развитии планктонных фораминифер этапом "пробы сил", которая не привела к становлению самостоятельного филогенетического ствола.

Развитие морфологически и филогенетически обособленной группы фораминифер планктонного экологического типа начинается в раннем мезозое. Возникновение планктонных фораминифер могло быть реакцией на теплый климат и низкое содержание кислорода, растворенного в океанической воде как следствие низкого содержания кислорода в атмосфере /15/. Конец палеозоя и самое начало мезозоя были временем минимального содержания кислорода в атмосфере Земли. В связи с этим к концу перми вымерли многие группы бентосных фораминифер (в их числе фузулины), а одна из сохранившихся групп в раннем мезозое путем адаптивной радиации дала начало формам, занявшим пелагиаль, верхние горизонты которой лучше снабжались кислородом. Возможность такого явления может быть подтверждена анализом индивидуального развития одного из современных видов бентосных фораминифер *Rosalina globularis*, представители которого в определенный момент жизни и при определенных условиях окружающей среды переходят к обитанию в пелагиали. Взрослые особи этого вида имеют уплощенную раковину и живут прикрепившись к донным водорослям. У *R. globularis* наблюдается чередование поколений и при соответствующих условиях у особей мегасферической генерации, образовавшихся бесполом путем, развивается крупная сферическая камера, величина которой равна величине всей предыдущей взрослой раковины. С образованием гамет, т.е. при переходе к половому размножению, внутренняя полость крупной камеры заполняется большой

газовой вакуолю, обеспечивающей плавучесть всей раковины и поднимавшей ее к поверхности воды, богатой кислородом. Здесь и происходит слияние гамет, образование зигот и развитие микросферической генерации, которая затем возвращается к бентосному образу жизни. Развитие плавучей камеры и половое размножение происходит у *R. globularis* только летом или в лабораторных условиях при температуре не ниже $+18^{\circ}$. В более высоких широтах при более низких температурах и в лабораторных условиях при температуре ниже $+18^{\circ}$ вид размножается только бесполом путем и плавучая камера не образуется. Этот пример, по мнению Е.Тэппен и А.Леблика /17/ подтверждает возможность того, что толчком к происхождению планктонных фораминифер послужили тепловодные условия раннего мезозоя, при которых количество растворенного в океанических водах кислорода было незначительным.

В настоящее время существуют данные по морфогенезу ископаемых планктонных фораминифер, позволяющие предполагать монофилетическое происхождение мезокайнозойских планктонных фораминифер, относимых нами к отрядам *Globigerinida* и *Heterohelicida* и объединяемых в надотряд *Globigerinoida* /3/. В дальнейшем речь пойдет преимущественно о наиболее крупном и важном стратиграфическом отношении отряда глобигеринид.

Исследование морфогенеза юрских и раннемеловых глобигеринид, количественный анализ изменения систематического состава глобигеринид от юры до настоящего времени, анализ их географического распространения позволяют выявить пути их приспособления к планктонному образу жизни и охарактеризовать основные этапы их развития.

Главное в вопросе приспособления фораминифер к планктонному образу жизни является повышение плавучести организма. Оно достигается изменением в строении цитоплазмы и скелета. Как уже говорилось, плавучесть или флотация планктонных организмов тем лучше, чем ближе плотность их скелета вместе с цитоплазмой к плотности морской воды. У современных представителей этой группы фораминифер при электронно-микроскопическом изучении цитоплазмы установлены элементы, отсутствующие у бентосных форм, это везикулярный ретикулум и криптосомы. Строение и роль криптосом еще не установлены, а везикулярный ретикулум, видимо, контролирует плавучесть организма с помощью механизма ионного обмена и замещения тяжелых ионов легкими /6/. Кроме того, в цитоплазме планктонных форм образуются пузырьки газа, капельки жира и воды, менее соленой чем морская. Плотность раковины уменьшается за счет образования крупных пор, крупных размеров главного устья и появления дополнительных устьев.

Наблюдается и экономичное использование раковинного материала: у мелководных форм стенка раковины более тонкая и более крупнопористая, у более глубоководных — более толстая и более тонкопористая; в холодных бассейнах, где плотность и вязкость воды выше, наблюдаются более тонкопористые раковины, а в теплых бассейнах — более крупнопористые.

Повышение плавучести достигается и другим путем — усилением сцепления организма с водой, т.е. увеличением поверхности организма. В этом случае важную роль играет увеличение поперечного сечения организма вместе с выростами скелета и цитоплазмы. Установлено, что плавучесть организма пропорциональна размерам его поперечного сечения /10, 17/. Увеличение поперечного сечения достигается разными способами: уплощением раковины, усилением лопастного характера контура раковины, вытягиванием камер, образованием пустул, шипов, килей, ребер, образованием сферических камер и различной цитоплазменной орнаментации на поверхности раковины, а также прикреплением водорослей к поверхности раковины и шипов и растяжением цитоплазмы на шипах. У некоторых современных планктонных фораминифер имеется специальное приспособление для повышения плавучести — пузыревидная органическая капсула у хастигерин /9/.

Приспособлением к жизни в пелагиали являются и малые размеры многих планктонных организмов. Это объясняется тем, что большей плавучестью и сопротивлением к воде обладают формы с высоким отношением их поверхности к объему. Отношение это применительно к планктону носит название "специфической поверхности" и выражается формулой $10 / 4\pi R^2 : \frac{4\pi R^3}{3} = \frac{3}{R}$. Увеличение специфической поверхности ведет к повышению плавучести организма, но в то же время к уменьшению его радиуса, т.е. большей плавучестью обладают более мелкие организмы. Было подсчитано, что сферическая раковина с диаметром 0,1 мм погружается в воде в 100 раз быстрее, чем с диаметром 0,01 мм /17/.

Приспособления к планктонному образу жизни возникали и совершенствовались в процессе эволюции глобигеринид постепенно. Также постепенно происходило расселение их в разных зонах Мирового океана и формирование разных морфотипов, занимавших различные участки акватории как в батиметрическом отношении, так и в отношении удаленности от берега. Завоевание Мирового океана планктонными фораминиферами началось в триасе (?) или в юре с эпиконтинентальных морей. Так, на протяжении юры глобигериниды расселялись только в Северном полушарии, главным образом в пределах северной окраины

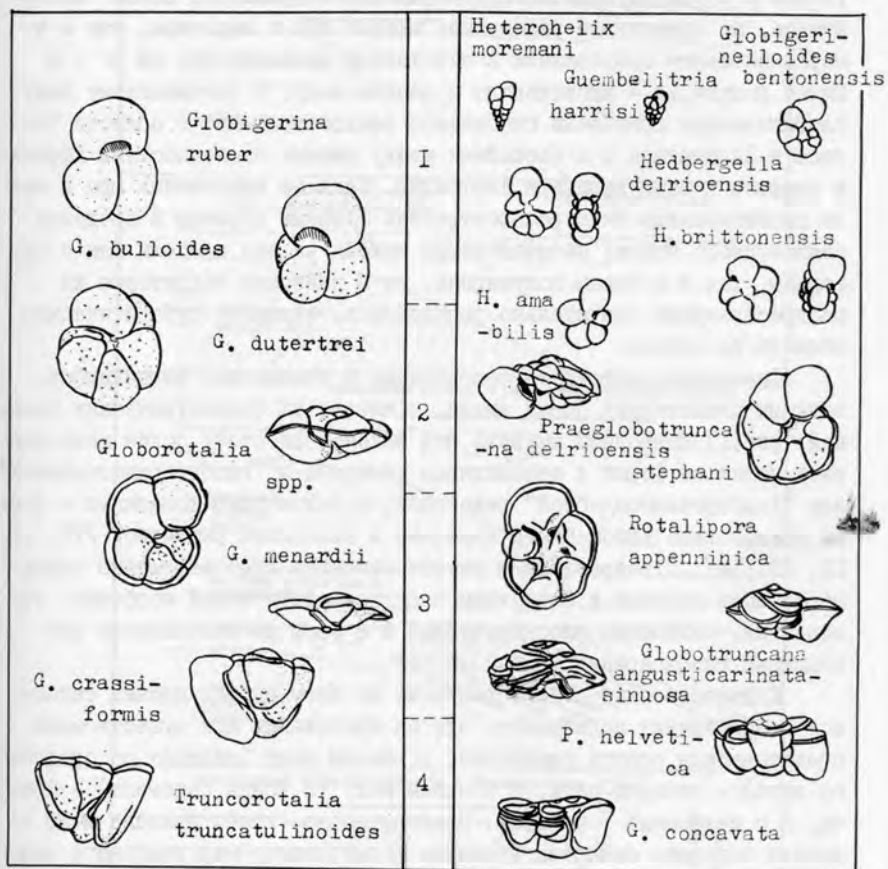


Рис. I. Распространение планктонных фораминифер в столбе воды; средний мел - ныне

I-4 - глубинные зоны: I - мелководная (0-50 м), 2,3 - промежуточные (50-100 м), 4 - глубоководная (100 м и глубже) (Hart, Bailey, 1979)

Тетиса и в эпиконтинентальных морях юга Бореального пояса. Постепенное, но отчетливое расширение ареала как в широтном, так и в меридиональном направлении и отчетливое смещение его на юг — в Южное полушарие — происходило в раннем мелу. К сеноманскому веку глобигериниды приобрели глобальное распространение в области Тетиса и Паратетиса и в бассейнах между южными оконечностями Африки и Америки и югом Африки и Австралии. Если на протяжении юры и мела глобигериниды были распространены главным образом в пределах тепловодного пояса, незначительно выходя за его пределы как в Северном, так и в Южном полушариях, то в кайновое время территория их распространения значительно расширилась, захватив субарктическую область на севере.

Сравнение морфотипов современных и ископаемых фораминифер, ведущих планктонный образ жизни, и анализ их батиметрических уровней (рис.1) позволили выявить ряд закономерностей: более мелководными являются формы с шаровидными камерами и "глобигериноподобной" или "хедбергеллоподобной" раковинкой, а более глубоководными — формы с несколько уплощенными камерами и килеватой раковинкой /I0, II, I2, I3, I4/. С возрастанием глубин бассейна идет замещение одних морфотипов другими в следующем порядке: сферический морфотип, уплощенный, килеватый плосковыпуклый и в этом же направлении шла эволюция глобигеринид (рис.2).

Количественный анализ развития во времени надвидовых таксонов глобигеринид показывает, что на протяжении юры существовали представители одного семейства, в раннем мелу (начиная со среднего апта) — четырех-пяти, в позднем мелу (с конца сеномана) — шести, а с палеоцена — четырех. Следовательно, конец раннего мела — начало позднего являются временем формирования максимального числа высших таксонов глобигеринид, а начало палеоцена — периодом установления их стабильного числа, но меньшего чем в меловое время. Число родов, минимальное в юре (два) резко возрастает в конце раннего мела (I4) и достигает максимума в позднем мелу (около 30) после чего, ритмично изменяясь на протяжении палеогена и неогена, сокращается до I6 в позднем неогене и до I5 в четвертичных и современных бассейнах (рис.3). Следует заметить, что меловая эпоха была временем расцвета и другого отряда планктонных фораминифер — гетерогелицид.

Рассматривая развитие глобигеринид со средней юры до настоящего времени на уровне надвидовых таксонов, можно видеть его многофазность, особенно четко выраженную при количественном анализе родового состава и отражающую этапность в развитии. Периодическая

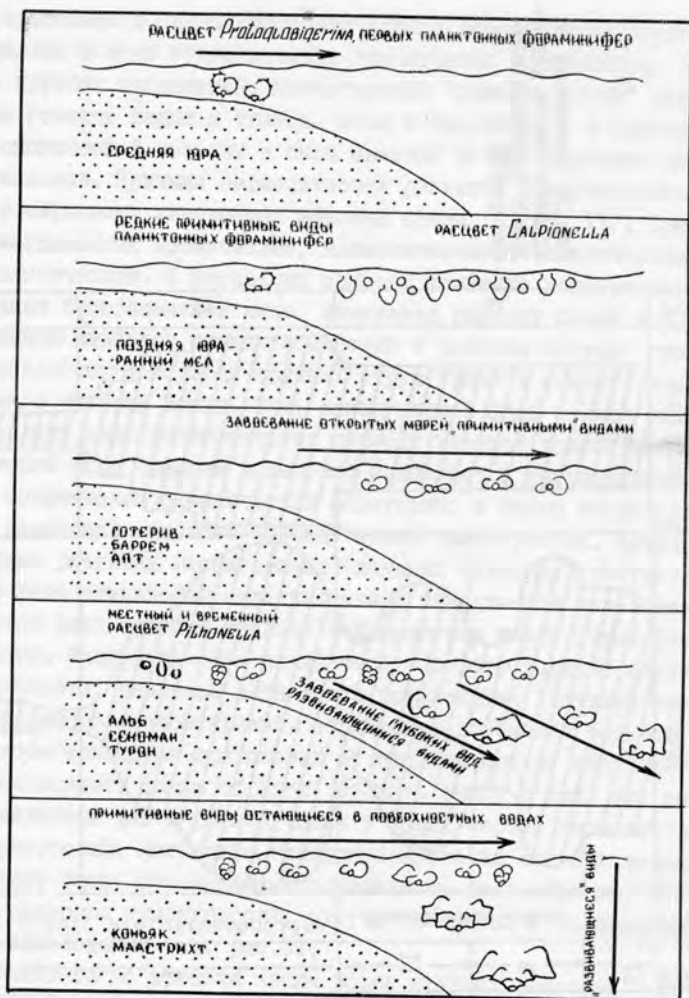
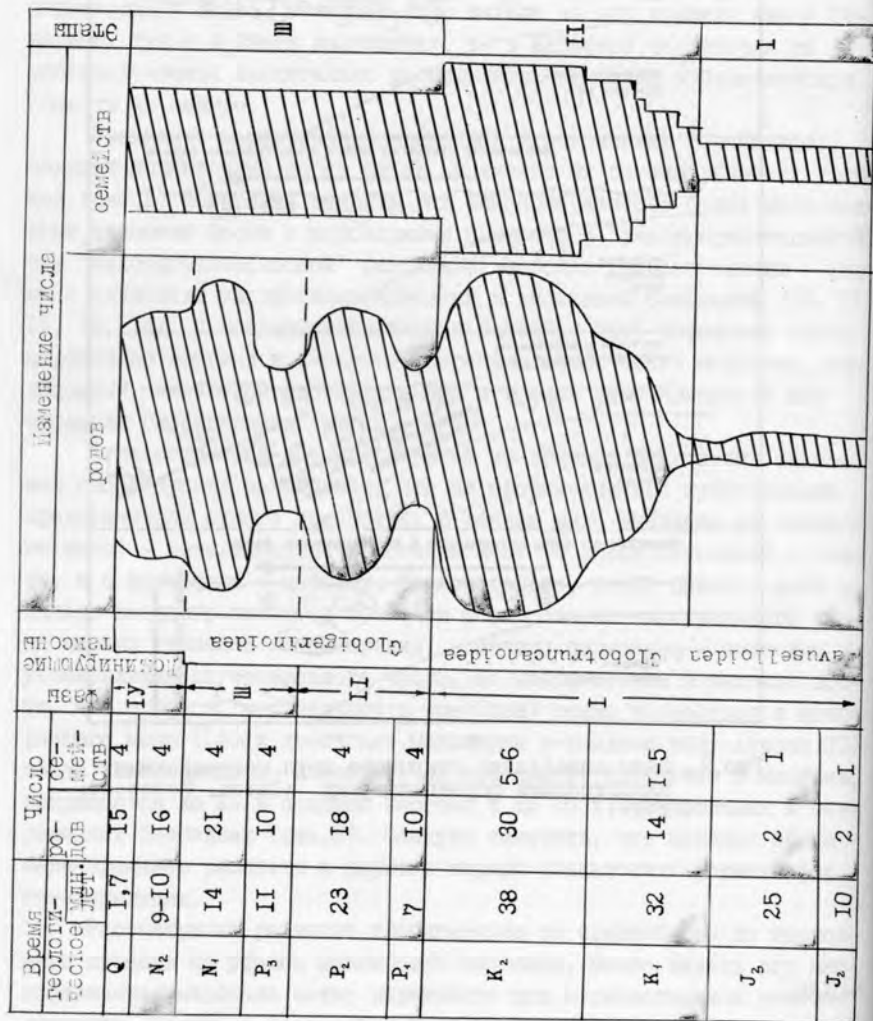


Рис.2. Фазы завоевания открытого моря мезозойскими планктонными фораминиферами (Caron, Homewood, 1983)

Рис. 3. Изменение во времени числа надвидовых таксонов глобигеринид



смена возрастания и спада систематического разнообразия происходит не только в ходе существования планктонных фораминифер, но и в других группах организмов. Значительные "кризисы фауны" происходили на границе перми и триаса, мела и палеогена и в другие моменты геологической истории и были связаны со значительным вымиранием организмов. Причины периодичности развития органического мира ищут в серьезных изменениях внешней среды /1, 16, 17/. Среди них рассматриваются космические, климатические, тектонические, а также биологические. К последним относят усиление конкуренции, исчезновение благоприятной пищи, изменение пищевых цепей и т.д.

Моментам наиболее резких изменений в родовом составе глобигеринид соответствуют периоды крупных структурных и климатических перестроек в истории Земли. Так, конец первой фазы (конец раннего мела и поздний мел) соответствует периоду крупной трансгрессии. Начало второй фазы (ранний палеоген) совпадает с регрессивным периодом и сокращением океанических акваторий, а конец второй фазы (средний палеоген) отвечает периоду новой трансгрессии. Начало третьей фазы развития глобигеринид (поздний палеоген) соответствует первой фазе альпийской складчатости и начавшемуся похолоданию, а конец этой фазы (ранний неоген) — промежутку между двумя фазами складчатости. Следующая фаза начинается с нового периода альпийской складчатости, развития ледников и похолодания (поздний неоген)

Анализ многофазовой кривой, отражающей изменение родового состава глобигеринид на протяжении от средней юры до настоящего времени, позволяет, таким образом, сделать вывод о том, что каждая из выделенных фаз в ранней части в общих чертах соответствует периодам регрессий, активного складкообразования или похолодания. Поздняя часть фазы, отвечающая максимальному разнообразию, соответствует периодам трансгрессий, отсутствия крупной складчатости и резкого похолодания (см. рис.3).

По изменению во времени числа более крупных таксонов — семейств, можно установить крупные этапы в развитии мезокайнозойских глобигеринид, характеризующиеся своеобразными особенностями морфологии раковины и направления развития.

Первый этап (этап становления) охватывает среднюю и позднюю юру и начало раннего мела (до баррема). На его протяжении существовали наиболее примитивные, так называемые "глобигериноподобные" формы семейства Favusellidae. Характерными признаками в развитии глобигеринид этого времени являются небольшое систематическое разнообразие, медленные темпы эволюции, относительная немногочисленность особей, относительно узкое географическое распространение

преимущественно в эпиконтинентальных морях шельфа, широкое проявление внутривидовой изменчивости, непостоянство таксономического ранга признаков, несовершенство симметрии, малокамерность раковины в последнем обороте, простое строение устья. Приспособление к жизни в пелагиале выражено в маленьких, по сравнению с более поздним планктоном, размерах раковины, в субшаровидной форме раковины, развитии скульптуры в виде пустул и ячеек, у некоторых форм в больших размерах устья.

Второй этап (этап расцвета) с баррема до конца позднего мела — время максимального развития глобигеринид, доминирующим семейством являются глоботрунканиды. Этот этап характеризуется быстрыми темпами эволюции, максимальным таксономическим разнообразием, широким географическим распространением не только в районе шельфа, но и в открытом океане, повышением таксономического ранга ряда признаков, проявлением параллелизма и гомеоморфии в развитии ряда групп, относительной многокамерностью последнего оборота раковины, большими размерами, совершенствованием симметрии. Развиваются различные морфотипы раковин, приспособленные существовать не только на разной удаленности от берега, но и на разных глубинах, т.е. происходит как бы стратификация столба воды по разным морфотипам.

Характерно появление новых морфологических признаков раковины, как приспособления к планктонному образу жизни на разных глубинных уровнях. К ним можно отнести развитие килей, дополнительных устьев, различных типов строения стенки раковины (без вторичных слоев утолщения, со слоями утолщения разного характера), развитие скульптуры в виде шипов, ребер, морщин, разнообразие формы раковины и камер.

На протяжении второго этапа существовали представители восьми семейств глобигеринид (*Favusellidae*, *Ticinellidae*, *Rugoglobigerinidae*, *Rotaliporidae*, *Globotruncanellidae*, *Globotruncanidae*, *Schackoinidae*, *Planomalinidae* и двух — гетерогелицид (*Heterohelicidae*, *Guembelitriidae*), причем в конце этапа вымирают представители почти всех семейств глобигеринид.

Третий (кайнозойский) этап стабильного развития глобигеринид. Он характеризуется резким обновлением систематического состава и некоторым его сокращением. Доминирующими являются представители семейства *Globigerinidae*. Рассматриваемый этап охватывает период от начала палеогена до настоящего времени, на его протяжении происходит максимальное географическое распространение планктонных фораминифер, большинство видов представлено максимальным числом особей, наблюдается дальнейшее совершенствование симметрии ракови-

ны и ее морфологии. Развитие идет в нескольких направлениях (шиповатые спирально-конические формы, нешиповатые спирально-конические и спирально-плоскостные формы, шарообразные и уплощенные, с киями и без них), в каждом из которых совершенствуется приспособление к планктонному образу жизни, усиливается распределение разных морфотипов по различным батиметрическим уровням.

На протяжении этого этапа существовали представители семи семейств глобигеринид, шесть из которых не были известны ранее: *Cassigerinellidae*, *Hastigerinidae*, *Hantkeninidae*, *Globorotaliidae*, *Globigerinidae*, *Catapsidracidae* и только планомалиниды являются общими для второго и третьего этапов. Вторая группа планктонных фораминифер – гетерогелициды – представлены двумя семействами (как и во втором этапе) и к середине третьего этапа они вымирают.

Внутри каждого этапа могут быть выделены подэтапы, отвечающие появлению определенных морфологических признаков и соответственно изменению систематического состава. Так, в раннемеловой части второго этапа выделены следующие подэтапы: 1) берриас-готеривский – время существования очень малочисленных фаузеллид – род *Globuligerina*, он характеризуется очень медленными темпами эволюции и минимальным систематическим разнообразием, развивается ячеистая скульптура поверхности раковины; 2) баррем-раннеаптский (начало) – появление первых роталипорид – род *Hedbergella* и шакоинид – род *Clavibergella*, увеличение систематического разнообразия; 3) ранне-среднеаптский – появление первых форм со спирально-плоскостной раковиной (*Blowiella*, *Globigerinelloides*), реликтовыми устьями (*Globigerinelloides*); это период активного родо- и видообразования, большого систематического разнообразия, быстрых темпов эволюции, максимального развития шакоинид; 4) позднеаптский-среднеальбский – появление форм с дополнительным устьем (*Ticinella*) и приостренным периферическим краем (*Planomalina cheniourensis*), некоторое уменьшение числа видов, значительное сокращение шакоинид; 5) позднеальбский – появление килеватых форм (*Planomalina buxtorfi*, *Praeglobotruncana*, *Thalmanninella*), максимальное развитие роталипорид, быстрые темпы эволюции, увеличение размеров раковины /2, 3/.

Соответствующие перечисленным подэтапам подразделения выделяются Н.И.Маслаковой /5/ для позднего мела: 1) альб-сеноман – время быстрой эволюции семейства *Rotaliporidae* с разнообразными морфологическими признаками, развитие пупочных и шовных дополнительных устьев, кия, уплощение раковин; 2) турон, коньяк, сантон – резкое изменение систематического состава, появление трех новых семейств

— Globotruncanidae, Globotruncanellidae, Rugoglobigerinidae, утолщение устья, развитие скульптуры в виде околупучных валиков, крупных шипов, ребрышек и др.; 3) кампан-маастрихт — интенсивное развитие трех перечисленных семейств, наибольшая специализация признаков, крупные размеры раковин, появление новых родов, которые не выходят за пределы данного интервала.

Таким образом, развитие глобигеринид и гетерогелицид и становление планктонной жизненной формы у фораминифер происходило путем идиоадаптации с выработкой приспособлений для обитания в пелагиали и завоевания определенных жизненных ниш — разных батиметрических уровней и разных зон моря. Первые попытки освоения пелагиали фораминиферами происходили в палеозое, но не привели к образованию систематически и морфологически обособленного экологического типа.

В развитии глобигеринид на протяжении мезозоя и кайнозоя отчетливо наблюдается этапность, выраженная в периодическом чередовании возрастания и сокращения систематического разнообразия и выделены три крупных этапа: становления, расцвета и стабильного развития.

Планктонный экологический тип, рассматриваемый в объеме надотряда Globigerinoidea, представляет собой единую в систематическом отношении группу, эволюция и филогенетические связи которой достаточно прослежены на протяжении мезозоя и видимо в меньшей степени на протяжении кайнозоя.

На протяжении юры и мела развитие глобигеринид шло по пути биологического прогресса — с увеличением систематического разнообразия, расширением ареала и увеличением плотности популяции. В кайнозое продолжается расширение ареала, увеличение плотности популяции, но несколько снижается систематическое разнообразие, возникновение новых таксонов уменьшается.

Литература

1. Б у д ы к о М.И. Изменения окружающей среды и формирование последовательных фаун // Палеонтол.журн. 1981, № 4. С.3—11.
2. Г о р б а ч и к Т.Н. Основные закономерности развития среднеюрских-раннемеловых планктонных фораминифер // Закономерности исторического развития ископаемых организмов. М., 1982. С.53—68.
3. Г о р б а ч и к Т.Н. Юрские и раннемеловые планктонные фораминиферы юга СССР. М., 1986. 238 с.
4. М а л а х о в а Н.П. Морфо-функциональный анализ внутреннего строения бредий // Палеонтол.журн. 1961, № 3. С.14—18.

5. Маслакова Н.И. Глоботрунканиды юга Европейской части СССР. М., 1978. 166 с.

6. Михалевич В.И. Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980. С.42-61.

7. Поярков Б.В. Сравнение известковых палеозойских фораминифер по степени плавучести их раковины // Вопросы микропалеонтологии. 1970. Вып.13. С.140-149.

8. Раузер-Черноусова Д.М. Ревизия швагерин с близкими родами и граница карбона и перми // Вопросы микропалеонтологии. 1960. Вып.4. С.3-32.

9. Anderson O., Be A.W.H. A cytochemical fine structure study of phagotrophy in a planktonic foraminifer, *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny) // Biol.Bull. 1976. Vol.151. P.437-449.

10. Boltovskoy E. Planktonic foraminifera. - In: Boltovskoy E., Wright R. Recent foraminifera. The Hague. 1976. P.159-196.

11. Caron M., Homewood P. Evolution early planktonic foraminifera // Mar.Micropaleontol. 1983. Vol.7. P.453-463.

12. Caron M. La speciation chez les foraminiferes planctiques: Une réponse adaptee aux contraintes de l'environnement // Zitteliana. 1983. Bd.10. S.617-676.

13. Hart M. A water depth model for the evolution of the planktonic foraminiferida // Nature. 1980. Vol.286. N 5770. P. 252-254.

14. Hart M., Bailey H.W. The distribution of planktonic foraminiferida in the midcretaceous of NW Europe // Aspects der Kreide Europas. Stuttgart. 1979. S.527-542.

15. Tappan H. Molecular oxygen and evolution // Molecular oxygen in biology / Ed. O.Hayaishi. North-Holland. 1974. Chap.3. P.81-135.

16. Tappan H., Loeblich A. Fluctuating rates of protistan evolution, diversification and extinction // Intern. geol.congr., 24th sess., sect.7. Montreal. 1972. P.205-213.

17. Tappan H., Loeblich A. Evolution of the oceanic plankton // Earth-sci. Rev. 1973. N 9. P.207-240.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ И КАЙНОВОЙСКИХ БРАХИПОД

I. Основные этапы развития брахиопод в мезозое и кайнозое

Мезозойскую и кайнозойскую эры следует рассматривать в качестве крупных самостоятельных этапов в развитии брахиопод. Понятию "этапы развития" соответствует различное содержание, зависящее в основном от выбора автором объема рассматриваемых вопросов. Обычно анализируется поведение нескольких типов и классов животных на протяжении эр или периодов /2, 6, 10, 22, 23/. Другими авторами учитываются изменения более мелких таксонов — отрядов, семейств, родов, видов в пределах веков и эпох /I, II/. Временные интервалы, называемые этапами, фазами, стадиями фиксируют с различной степенью детальности изменения органического мира, причем учитываются отдельно или комплексно систематические, экологические и исторические моменты. Степень изученности группы, морфологические особенности, позволяющие выявить генетические связи с другими группами и внутри группы, также определяют выбор проблемы при рассмотрении этапов развития. Большую роль играет географический критерий, учет площади распространения древних групп, сводящийся иногда к анализу организмов на отдельных участках палеобассейнов. Недостатки такого метода совершенно справедливо отмечала Е.А.Рейтлингер /12/, доказавшая целесообразность рассмотрения животного мира крупных бассейнов в целом. Необходимость учитывать связь этапов развития органического мира с определенными циклами в развитии земной коры отмечается большинством специалистов.

Детальность изученности группы, морфологические особенности ее представителей, выбор частных проблем, которые на данное время интересуют исследователя, обуславливают различия в оценке понятия "этапы развития" и делают затруднительной унификацию его содержания.

Многообразие аспектов проблемы этапности приводит к необходимости их классификации. Так Е.А.Рейтлингер /12/ предлагает выделить несколько категорий "этапности": ритмичную, стадийную, эволюционную или филогенетическую. И.С.Барсков /2/ отмечает существование этапов процветания и кризисов, связанных с этапами глобальной истории земной коры, и этапы филогенетические, "... обусловленные развитием морфологических потенций".

Естественно, что для отражения развития органического мира в эволюционном плане в понятие "этапы развития" следует включить

большой круг вопросов: систематику и филогению группы, темпы эволюции, палеогеографию, связь с геологическими процессами. При рассмотрении истории развития мезозойских и кайнозойских брахиопод мы можем характеризовать этапы развития как временные интервалы с определенным направлением эволюционного развития, обуславливающим существование крупных систематических групп (появление, становление, расцвет и вымирание) в конкретной палеогеографической обстановке.

Анализ систематического состава мезозойских и кайнозойских брахиопод неоднократно проводился с различной степенью детальности отечественными и зарубежными специалистами. Наиболее полные сведения имеются в следующих работах /4, 5, 7, 8, 9, 14, 18, 19, 20, 21/.

Мезозойский этап определяется существованием типично мезозойских таксонов, появлением отдельных семейств, характеризующих кайнозой, и доживанием ряда групп брахиопод, появившихся в палеозое. По данным А.С.Дегиса /5/ в начале мезозойского этапа вымирают последние представители отряда *Spiriferida*, надсемейства *Konincki-noidea*, *Dielasmatoidea*, *Athyridoidea* и *Thescospirinoidea*. Среди ринхонеллид исчезают семейства, наследуемые с палеозоя — *Halorellidae*, *Laevirhynchidae*, *Dimerellidae*, *Wellerellidae*, *Norellidae*. В конце мезозоя исчезают типично мезозойские семейства ринхонеллид — *Peregrinellidae*, *Rhynchonellidae*, *Praescyclothyrididae*, *Cyclothyrididae*. Мезозойские семейства теребратулид Тетического пояса, возникшие в начале этапа и дающие максимум в середине его, следующие: *Lobothyrididae*, *Dallinidae*, *Nucleatidae*, *Weberithyrididae*, *Loboidothyrididae*, *Dictyothyrididae*. Тецидейдные брахиоподы представлены двумя семействами *Thescidae* и *Thescidellinidae*. Для Бореального пояса характерны семейства *Clathrithyrididae*, *Sphaerothyrididae*, *Boreiothyrididae*, *Loboidothyrididae*. Исключительно мезозойскими являются семейства ринхонеллид *Praescyclothyrididae*, *Rhynchonellidae*, *Peregrinellidae* (рис.1). В конце мезозойского этапа возникают семейства, широко представленные в кайнозое — *Terebratulidae*, *Terebratulidae*, *Erymnariidae*, *Laqueidae*.

Кайнозойский этап определяется резким обеднением таксонов на уровне родов и семейств. Среди групп, известных с мезозоя, дает всплеск семейство *Dallinidae*, превосходящее по количеству родов их численность в период расцвета в середине мезозоя (рис.2). Характерной особенностью кайнозойского этапа развития является многообразие и широкое распространение представителей надсемейства *Tereb-*

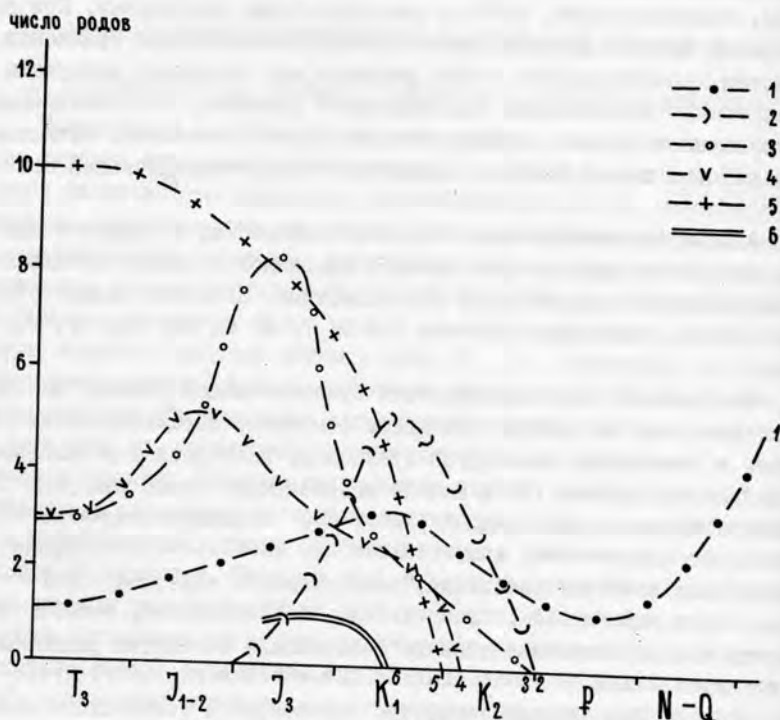


Рис. I. Соотношение количества родов в семействах: 1 - Basilioliidae, 2 - Cyclothyrididae, 3 - Praescyclothyrididae, 4 - Norellidae, 5 - Rhynchonellidae, 6 - Peregrinellidae (отряд Rhynchonellida)

ratelloidea с тремя семействами Terebratulidae, Megathyrididae, Kraussinidae. Единичные представители Terebratulidae, появившиеся в конце первого этапа в позднем альбе, дают начало большой ветви, доминирующей в морях Южного полушария в кайнозое. Семейство Megathyrididae, представленное отдельными родами в мезозое, получило максимальное развитие в кайнозойскую эру. Исключительно кайнозой характеризуют семейства Kraussinidae и Macandrevidae. Период расцвета в кайнозое переживают семейства Laqueidae, Cancellothyrididae и Terebratulidae, занимающие подчиненное положение в мезозое. Значительное уменьшение числа родов наблюдается в семействах Thesideidae и Thesidellinidae (рис.3). Среди рин-

число родов

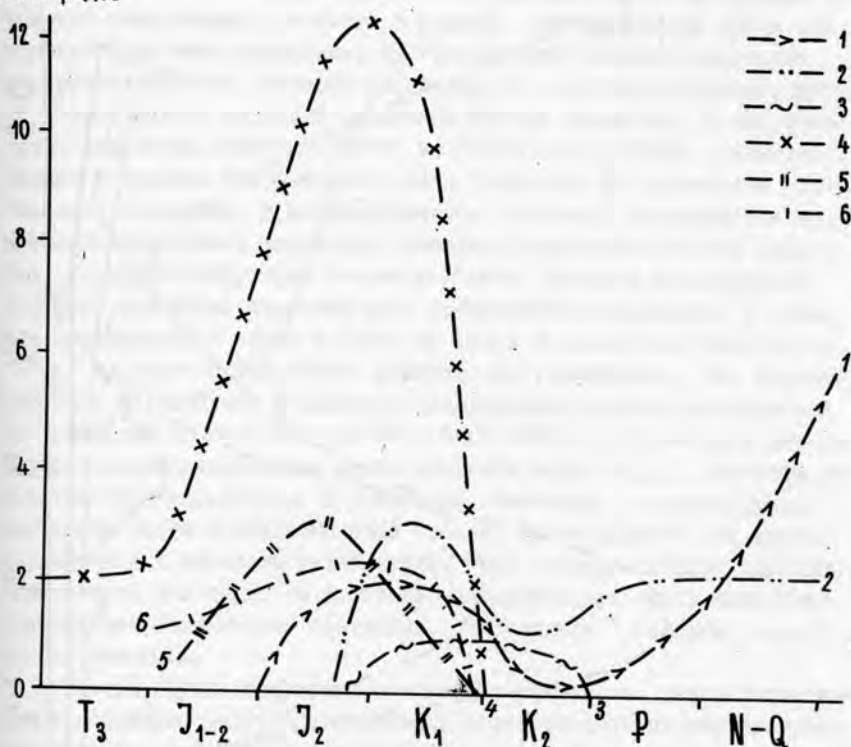


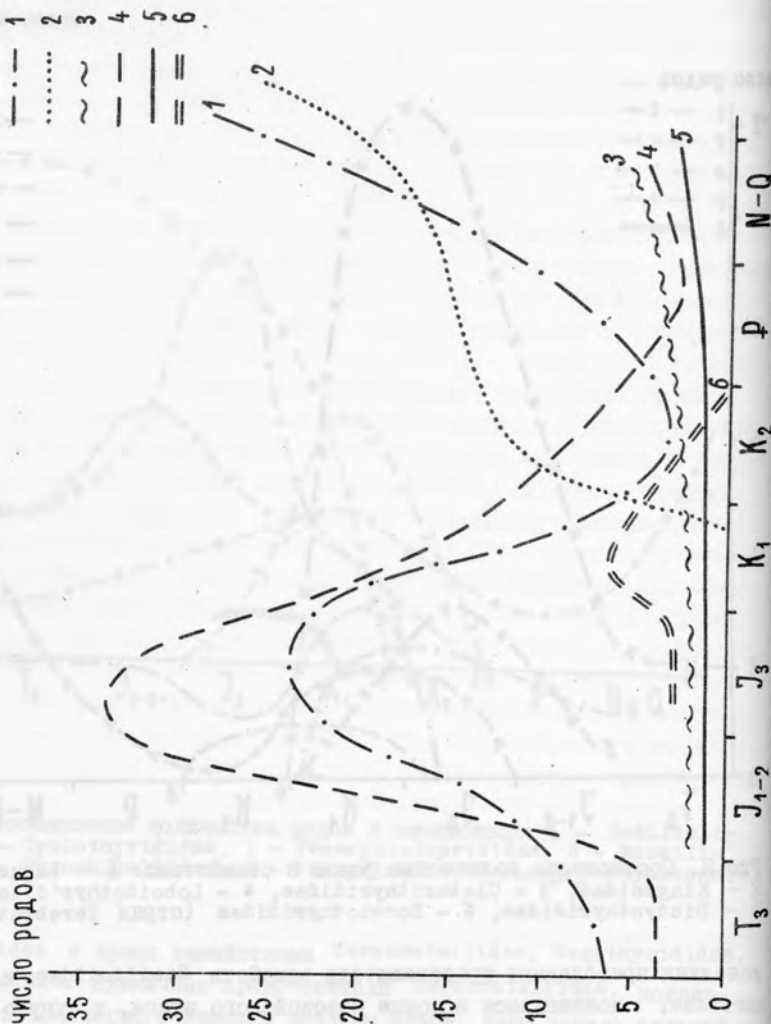
Рис.2. Соотношение количества родов в семействах: 1 - Laqueidae, 2 - Kingenidae, 3 - Clathrithyrididae, 4 - Loboidothyrididae, 5 - Dictyothyrididae, 6 - Boreiothyrididae (отряд Terebratulida)

хонеллид преобладают представители семейств Basiliolidae и Erymariidae, появившиеся в конце мезозойского этапа, и сугубо кайнозойское семейство Nemithyrididae.

Период максимального вымирания таксонов на границе мезозойского и кайнозойского этапов развития брахиопод приходится в основном на поздне меловую эпоху. Наиболее резкому обеднению систематического состава в маастрихте предшествовал длительный промежуток времени, охватывающий раннемеловую эпоху и начало поздне меловой. В раннем мелу в Тетическом поясе вымирают последовательно семейства Weberithyrididae, Dictyothyrididae, Peregrinellidae, а в Бореальном поясе Rhynchonellidae, Boreiothyrididae и, возможно Loboidothyrididae. В позднем мелу исчезают последние представители се-

число родов

Рис. 3. Соотношение количеств родов в семействах: 1 - Dallinidae, 2 - Terebratulidae, 3 - Cancellothyrididae, 4 - Lobothyrididae, 5 - Megathyrididae, 6 - Nucleatidae (Terebratulida)



мейств Nucleatidae, Gibbithyrididae, Praescyclothyridae, Norelidae. Основную массу семейств, вымерших в течение мелового периода, составляют относительно древние группы, появившиеся в триасе и юре и прошедшие длительный эволюционный путь, включающий моменты становления, расцвета и упадка. Для брахиопод, как и для других групп беспозвоночных, на границе двух этапов характерно вымирание таксонов, которые находились в конце эволюционного пути.

Этот период пережили различные группы брахиопод. К ним относятся семейства Megathyrididae и Cancellothyrididae, существовавшие в течение мезозойского этапа развития, но занимавшие подчиненное положение. В морфологическом отношении они являются неспециализированными формами с довольно простым внутренним скелетом. Упрощенное строение Megathyrididae, имеющих шизолафусный лафофор, позволяет относить их к примитивным организмам. В течение позднемеловой эпохи количество родов в семействах Megathyrididae и Cancellothyrididae значительно увеличилось, что предшествовало их расцвету в кайнозое. Аналогичная картина наблюдается для семейств Thecideidae и Thecidellinidae, которые дали резкую вспышку родообразования в конце позднего мела. ~~Начало~~ расцвета семейства Terebratulidae и появление семейства Gibbithyrididae совпадают также с позднемеловой эпохой. Таким образом для шести перечисленных семейств теребратулид этот период оказался периодом становления или периодом расцвета. Позднемеловую эпоху характеризует обилие беззамковых брахиопод, относящихся к отрядам Lingulida и Craniida.

Третью группу брахиопод составляют семейства, резко сократившиеся в позднем мелу, но пережившие ответственный период на рубеже мезозоя и кайнозоя и давшие начало новым филогенетическим ветвям — семействам Dallinidae, Kingenidae, Laqueidae, Loboathyrididae. Представители этих семейств обладают очень пластичной организацией, способствующей выработке различных вариантов строения скелета в зависимости от изменяющихся условий. Так представители семейств Dallinidae и Loboathyrididae могли существовать одновременно в бассейнах Тетического и Бореального поясов, в то время как остальные многочисленные семейства обитали в определенных климатических поясах. Экологические ниши, освободившиеся вследствие вымирания крупных мезозойских таксонов, были заняты новыми группами или группами, игравшими второстепенную роль в более ранних морях и широко расселившимися в морях кайнозоя.

Мезозойский и кайнозойский этапы характеризуются несколькими крупными надсемействами. Для мезозоя характерны надсемейства Lo-

boidothyroidea, Dallinoidea и Terebratelloidea со сложным онтогенезом петли – лободотироидным, даллиноидным, аулякотироидным и теребрателлоидным, а также надсемейства Dielasmatoidea и Terebratuloida с относительно простым развитием петли (диелязмоидным и теребратулоидным).

В кайнозое продолжают существовать всего три надсемейства теребратулид: Dallinoidea, Terebratelloidea и Terebratuloida. Два первых надсемейства длиннопетельных теребратулид характеризуются одним важным общим признаком – наличием опоры молодой петли на септу при существенных различиях возрастных модификаций у обоих типов онтогенезов. Даллиноидный тип развития, появившийся в триасе, широко распространен у мезозойских и кайнозойских брахиопод. Основной его особенностью является сложное развитие петли, в процессе онтогенеза опирающейся на септу на молодых стадиях и реже на взрослых. Такой характер развития петли, по-видимому, способствовал выработке наиболее жизнеустойчивых форм. После резкого уменьшения числа родов в позднем мелу, начиная с палеогена, даллиноидный ствол эволюционирует очень быстро, достигая максимального разнообразия в современных морях.

На рубеже мезозойского и кайнозойского этапов развития наблюдается смена надсемейств, характеризующихся указанными выше типами онтогенезов, при этом наблюдается определенная закономерность – исчезают группы, типичные для мезозоя, у которых в онтогенезе не участвует септа и появляются группы, характеризующиеся онтогенезами, где септа поддерживает петлю.

Таким образом, на рубеже мезозоя и кайнозоя у теребратулид происходила общая смена направления развития петли, замещение одних групп другими, родственными в различной степени, выработка некоторых морфологических структур, наиболее рациональных для данного отрезка времени. Принимая во внимание радикальный характер изменений, тем не менее вряд ли можно утверждать, что для кайнозойского этапа характерно общее повышение уровня организации. Так для даллиноидей основные разновидности даллиноидного типа развития петли, присущие кайнозойским представителям, были уже выработаны в раннем мезозое, они представляют собой модификации уже имеющихся, выражающиеся в основном в изменении роли септы. Примером может служить семейство Macandreviidae, представители которого теряют септу на самых ранних стадиях, в результате чего ход развития петли для ряда стадий становится сходным с пейллериоидным. Несомненным является повышение общего уровня организации надсемей-

ства *Terebratelloidea* в течение кайнозойского этапа, заключающееся в выработке двух разновидностей теребрателлоидного типа петли у семейств *Terebratellidae* и *Kraussinidae* со сложными стадиями индивидуального развития. Однако если рассматривать смену мезозойского лобоидотироидного типа онтогенеза кайнозойским теребрателлоидным, преемственным не только хронологически, но, по-видимому, и генетически, то трудно сказать имеется ли здесь повышение уровня организации. Не наблюдается увеличение сложности превращения петли, количества возрастных стадий, что могло бы быть выражением более высокого эволюционного уровня. Различия строения петли на всех возрастных стадиях обусловлены в значительной степени участием септы в преобразованиях брахидия. Скорее всего следует говорить о существенных морфологических преобразованиях на рубеже двух этапов, нежели о повышении уровня организации для теребратулид в целом.

С вопросом о смене онтогенезов петли теснейшим образом связана проблема основных морфологических изменений скелета брахиопод в пределах этапов. Для многих теребратулид мезозойского этапа свойственно наличие септы, поддерживающей кардиналий и брахидий в процессе онтогенеза (надсемейства *Dallinoidea* и *Terebratelloidea*). Наряду с отмеченными выше теребратулидами со сложной петлей, состоящей из нисходящих и восходящих ветвей, имеются большие группы теребратулид с треугольной длиннофланговой петлей — у надсемейства *Loboidothyroidea* и с простой петлей с короткими флангами (надсемейство *Lobothyroidea*). Теребратулиды кайнозойского этапа со сложным развитием петли имеют септу, на которую петля опирается, однако септа может редуцироваться в кардиналии на юных стадиях. Взрослые петли дифференцированных родов могут быть соединенными с септой или иметь свободные нисходящие и восходящие ветви. Отсутствуют брахиоподы с длиннофланговой петлей. У ринхонеллид можно так же отметить специфику внутреннего строения для каждого этапа, хотя общие морфологические изменения выражены в меньшей степени, чем у теребратулид. В мезозое большой процент составляют формы, несущие септалый, объединяющие семейства *Hallerellidae*, *Dimerellidae*, *Rhynchonellidae*, *Peregrinellidae* и семейства *Wellerellidae*, *Norellidae*, *Cyclothyrididae*, лишенные септы и септальных образований. Характерно многообразие типов круп — девять по классификации Сегера /18/ или тринадцать по классификации А.С. Дагиса /5/. К началу кайнозойского этапа резко снижается многообразие систематического состава, исчезают ринхонеллиды с

септалием. В кайнозое преобладают формы со слабо изогнутыми, префальциферовыми крурами (семейство *Basiliolidae*), радулиферовыми крурами (семейство *Hemithyrididae*) и длинными, касающимися стенками створки септиферовыми крурами (семейство *Erymnariidae*). Исчезают представители с молоточковидными, аркуиферовыми крурами, длинными, пластинчатыми — мергиферовыми, сильно изогнутыми — калькариферовыми, серповидными крурами с дополнительными висячими пластинами — фальциферовыми. Основные морфологические изменения на рубеже двух этапов касаются исчезновения септалей несущих представителей и форм с сильно изогнутыми широкими крурами.

Семейства, существующие длительное время, имеют обычно различные темпы эволюции в пределах каждого этапа. В мезозое надсемейства *Dallinoidea*, *Lobothyridoidea*, *Thecideoidea* имеют высокие темпы эволюции /13/. В течение кайнозойского этапа темпы эволюции двух последних надсемейств, широко представленных в юрских и меловых морях, резко снижаются. Исключение составляет надсемейство *Dallinoidea*, представители которого могли существовать в различных климатических поясах в течение мезозоя и кайнозоя и вырабатывать разнообразные типы петли при сохранении общего даллиноидного типа онтогенеза. Даллиноидеи, пережившие критический период в позднем мелу, стали быстро развиваться, достигнув максимальных темпов эволюции в неогеновых и современных морях.

Для семейств, медленно развивающихся в течение мезозойского этапа, *Megathyrididae*, *Cancellothyrididae*, *Laqueidae* наблюдается резкое увеличение темпов эволюции в кайнозое. Значительно возрастает число родов, что возможно связано с освоением различных экологических ниш. Различные темпы эволюции мезозойских и кайнозойских семейств брахиопод отражают общий неравномерный ход развития и основные направления преобразований в типе брахиопод в целом с последовательным замещением одних групп другими.

При характеристике мезозойского и кайнозойского этапов развития принадлежность брахиопод к различным климатическим поясам не играет существенной роли, так как изменения брахиопод в течение эры были в общем аналогичными для Тетического и Бореального поясов, хотя несколько асинхронными. При рассмотрении отдельных подэтапов развития брахиопод необходимо учитывать принадлежность к определенному климатическому поясу, в пределах которого наблюдаются свойственные только этому поясу особенности развития крупных групп.

Выделение подэтапов целесообразно связывать с периодами ста-

новления, расцвета и вымирания группы. Поскольку обычно трудно, а часто и невозможно, уловить момент возникновения какого-либо таксона, то его можно рассматривать вместе с периодом становления, не выделяя в качестве самостоятельного отрезка времени.

В течение мезозойского этапа отчетливо выделяются четыре подэтапа. Первый подэтап – становления – приходится на триас; второй подэтап – расцвета – охватывает раннюю, среднюю и начало поздней юры. Начало упадка совпадает по времени с концом поздней юры и ранним мелом, что соответствует третьему подэтапу. Четвертый подэтап охватывает поздний мел, в течение которого перестали существовать многие группы мезозойских брахиопод. Раннемеловую эпоху следует рассматривать в качестве составной части третьего подэтапа. Отсутствие обобщающих работ по раннемеловым брахиоподам заставляет подробно остановиться на их характеристике и роли в мезозойской и кайнозойской истории брахиопод.

2. Особенности раннемелового подэтапа развития брахиопод

А. Преемственность с брахиоподами юрского периода

Одной из характерных черт раннемеловых брахиопод является их тесная связь с юрскими, которая выявляется простым подсчетом таксонов, переходящих из юры в ранний мел. Семнадцать семейств из двадцати трех, существовавших в раннем мелу, известны в юре. Эти семейства объединяют девять десятых всех раннемеловых родов. На долю пяти семейств, появившихся в раннем мелу, *Spasakothyrididae*, *Clathrithyrididae*, *Kingenidae*, *Laqueidae*, *Terebratulidae* приходятся единичные роды. Из 89 родов, распространенных в раннем мелу, 31 род известен в юре.

Большое число общих таксонов с юрскими брахиоподами обуславливает сохранение у раннемеловых форм внешнего облика, основных структур внутреннего скелета и типов онтогенезов, характеризующих юрских представителей. Наследование ряда структур внутреннего скелета отмечается как для брахиопод Тетиса, так и Бореального пояса. Раннемеловые ринхонеллиды бореальных морей представлены в основном родами с хорошо развитым септалием, который поддерживается септой по всей длине и на всех возрастных стадиях – семейство *Rhynchonellidae*, или родами с рудиментарным септалием – семейство *Præcyclothyridae*. Прециклотиридиды отмечаются также в начале раннего мела в Средиземноморском бассейне. С берриаса по готерив включительно в Тетисе продолжают существовать известные с юры своеобразные крупные ринхонеллиды – семейство *Peregrinellidae* с вы-

обкой септой, с которой соприкасаются круральные основания у взрослых представителей и на которую опираются септальные пластины с образованием септалия у молодых форм. Наличие септы и септалия характеризует основную часть триасовых и юрских ринхонеллид. В раннемеловую эпоху значительный процент составляют представители этой группы ринхонеллид, что позволяет судить о преемственности с юрскими брахиоподами. Появившиеся в конце поздней юры ринхонеллиды, лишенные септалия – семейство *Cyclothyrididae*, постепенно вытесняют формы с септалием. В кайнозойских и современных морях существуют ринхонеллиды, кардинальные образования которых лишены опоры на септу.

Наследование черт наружного строения отчетливо проявляется в доживании в раннем мелу крупных груборебристых *Peregrinellidae*, струйчатых *Norellidae* и шиповатых ринхонеллид семейства *Acanthorhynchiidae*, переживающих в юре эпоху расцвета.

Для раннемеловых длиннопетельчатых теребратулид преемственность с юрскими выражается в сохранении основных типов онтогенезов, доминирующих в юре, лобоидотироидного и даллиноидного. Широко распространенные в раннем мелу теребратулиды с короткой петлей и простым онтогенезом – семейство *Lobothyrididae*, являются прямыми потомками лоботириид, процветающих в юрских морях. Лобоидотироидный тип онтогенеза, впервые обнаруженный А.С.Дагисом /4/ объединяет теребратулиды надсемейства *Loboidothyroidea*. Этот тип онтогенеза, известный с триаса, получает максимальное развитие в юре. Характерным признаком его является сложное развитие петли, не опирающейся на септу ни на одной из стадий с образованием взрослой длиннофланговой треугольной петли. Из двух семейств лобоидотироидей, известных в юре Тетиса, *Loboidothyrididae* и *Dictothyrididae* в южных раннемеловых бассейнах продолжает существовать лишь последнее. Более резко выраженная преемственность наблюдается для юрских и раннемеловых лобоидотироидей Бореального пояса. Семейства *Loboidothyrididae* и *Boreiothyrididae*, преобладающие в юре Севера Сибири, сохраняют доминирующее положение и в раннем мелу.

Даллиноидный тип онтогенеза, присущий надсемейству *Dallinoidea*, известен с триаса. Наряду с лобоидотироидным типом онтогенеза даллиноидный тип является широко распространенным в мезозое. После исчезновения в ранней юре пейллериоидного типа онтогенеза он становится доминирующим для длиннопетельчатых брахиопод в средней, поздней юре и в раннем мелу. Расцвет даллиноидей в раннем мелу, обусловленный усиленным формообразованием, начавшимся в поздней

юре, свидетельствует о единой позднеюрской-раннемеловой фазе в эволюции надсемейства.

Мезозойские теребратулиды с короткой треугольной петлей, растущей путем простого увеличения без участия септы (теребратулоидный тип развития петли) характеризуются отсутствием внутренних замочных пластин в кардиналии — семейство *Lobothyrididae*. Наибольшее число лоботиририд приходится на позднюю юру. Несмотря на резкое уменьшение общего числа родов в раннем мелу, лоботиририды составляют основной контингент короткопетельных форм, обильных в морях Тетиса и единичных в бореальных бассейнах. В течение раннемеловой эпохи доживают последние представители лоботиририд, обильные в поздней юре. В последующие эпохи при вероятном сохранении теребратулоидного плана развития петли появляются внутренние замочные пластины. Такие теребратулиды объединяются в семейства *Terebratulidae*, *Gibbithyrididae* и др. Характер короткой петли, ее онтогенетические изменения, строение кардиналии раннемеловых лоботиририд являются унаследованными от юрских представителей семейства *Lobothyrididae*.

Представители семейств *Nucleatidae*, *Cancellothyrididae*, *Megathyrididae*, *Weberithyrididae*, занимавшие подчиненное положение по количеству родов, также не обнаруживают сколько-нибудь заметных морфологических изменений в течение юрского периода и раннемеловой эпохи.

Значительная общность систематического состава, неизменность основных структур скелета, сохранение тех же типов онтогенезов в течение поздней юры и раннего мела доказывают теснейшую связь брахиопод этого временного интервала и оправдывают выделение единого позднеюрского-раннемелового подэтапа развития.

Б. Постепенный характер изменения систематического состава

В раннем мелу происходило последовательное изменение родовых комплексов, сменявших друг друга в течение веков. В каждом веке появлялись и исчезали, как правило, 9-10 родов (рис.4). Общее количество родов в начале и в конце раннего мела уменьшается незначительно. Причиной этого может быть относительное постоянство климатических условий в течение раннемеловой эпохи. Вымирание юрских родов носило постепенный характер: 6 родов вымерло в берриасе, 9 — в валанжине, 2 — в готериве, 5 — в барреме, 2 — в апте, 1 — в альбе. Количество родов, характерных для позднего мела, увеличивалось постепенно: один род известен начиная с баррема — *Orbirhyn-*

chia, 2 рода с апта - *Kingena* и *Rectithyris*, 4 рода с альба - *Cretirhynchia*, *Malwirhynchia*, *Waconella*, *Septatoeschia*. Количество раннемеловых родов возрастает перманентно, но довольно медленно. Если в берриасе-валанжине число раннемеловых родов - 12 при доминирующей роли юрских родов (около 20), то к концу раннего мела их количество увеличивается вдвое.

Отсутствие внезапного изменения родового состава характеризует также границу юрской и меловой систем. Проблема проведения границы между юрой и мелом является предметом дискуссий в течение многих десятилетий, ей посвящаются многие статьи и монографии. Не ставя своей целью освещение этой проблемы в целом, остановимся на некоторых вопросах изменения брахиопод на этом рубеже. Относительно невысокие темпы эволюции брахиопод, тесная зависимость их от фациальной обстановки делают их мало пригодными для решения проблемы границы между системами. Однако частая встречаемость, обилие экземпляров в отложениях, лишенных другой фауны, в частности аммонитов, заставляют внимательно изучать закономерности развития и особенности геологического и географического распространения брахиопод на границах крупных этапов геологической истории.

Незначительные изменения систематического состава брахиопод происходят на границе юрской и меловой систем в Европейской палеозоогеографической области на территории Русской платформы /9, 15, 16/. Продолжают существовать семейство *Rhynchonellidae*, объединяющее ринхонеллид, несущих септалий, а также длиннофланговые тебребратулиды, представленные семейством *Loboidothyrididae*, и семейство *Dallinidae*. В течение поздней юры и раннего мела наблюдается значительная преемственность родового состава. Из шести берриасских родов четыре (*Rhynchonella*, *Fraesclothyrus*, *Rouillieria* и *Russiella* переходят из поздней юры. Появление в берриасе семейства *Spasscothyrididae*, двух родов *Spasscothyris* и *Okathyris*, относящихся к надсемейству *Loboidothyroidea*, не вносят существенных поправок в общую картину морфологических изменений. Их возникновение подтверждает сохранение в раннем мелу Русской платформы лобойдотироидей, вымерших к тому времени в Средиземноморской области. Общие виды для поздневожского века и берриаса *Rhynchonella loxia*, *Russiella bullata bullata*, *R. luna luna*, *R. volgensis*, *R. royeriana royerina* /9/, являются ярким выражением постепенности изменения брахиопод на границе юры и мела в рассматриваемом районе.

Берриасские брахиоподы Севера Сибири (Арктическая палеозоогеографическая область) представлены теми же семействами и в ос-

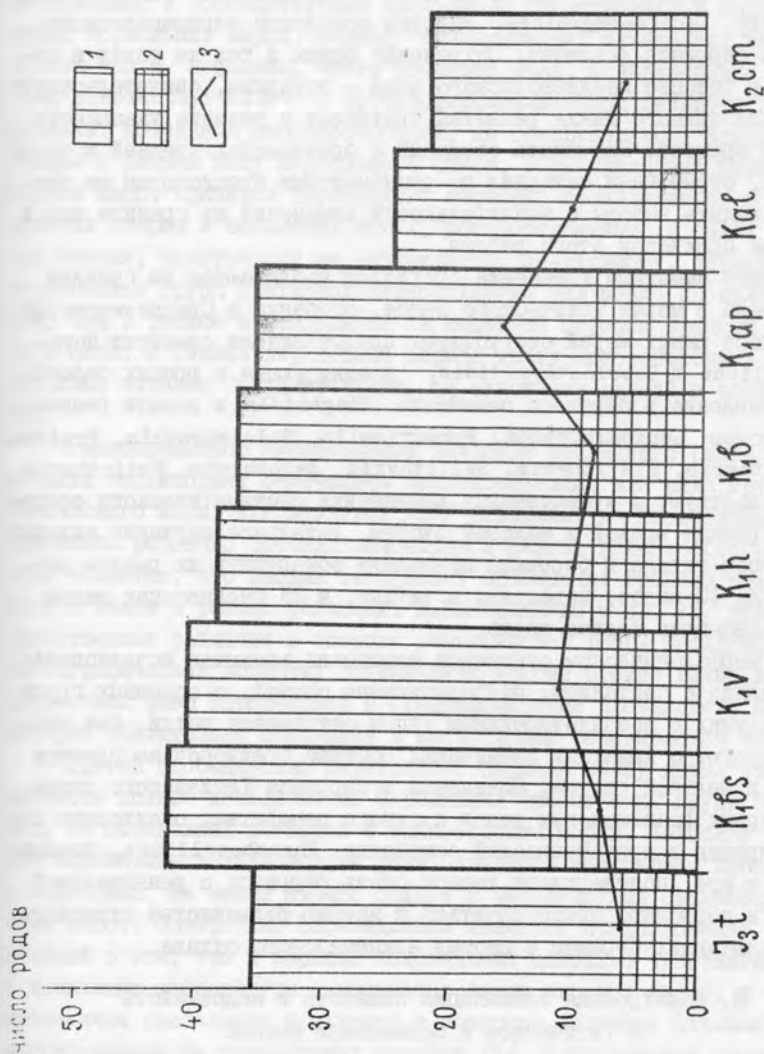


Рис. 4. Число родов брахиопод, существовавших в пределах века: 1 - общее число, 2 - число появившихся в данном веке, 3 - количество родов, вымиравших в каждом веке

новном теми же родами, что и поздневожские - *Uralorhynchia*, *Fusirhynchia*, *Ptylorhynchia*, *Pinaxiothyris*, *Taimyrothyris*, многие из которых продолжают существовать в валанжине и готериве /4, 5/. В берриасе появляется один род *Siberiothyris*, относящийся к надсемейству *Loboidothyroidea*. Видовые комплексы верхневожского яруса и берриаса различны. Сохранение одних и тех же родов и семейств в течение поздневожского века - готерива, свидетельствует о наличии единого цикла развития брахиопод в течение указанного отрезка времени. Неполнота сведений о брахиоподах средней и поздней юры, отрывочный материал по раннемеловым брахиоподам не позволяют делать выводы о значительности изменений на границе юры и мела для брахиопод этого района.

Более заметные изменения брахиопод наблюдаются на границе юры и мела в морях Тетического пояса, особенно в Средиземноморье. В берриасе южных морей отсутствуют представители семейств *Rhynchonellidae* и *Loboidothyrididae*, доминирующие в юрских бассейнах. Появление в берриасе семейства *Kingenidae* и девяти раннемеловых родов *Lepidorhynchia*, *Peregrinella*, *Sulcirhynchia*, *Pygites*, *Loriolithyris*, *Platythyris*, *Sellithyris*, *Belothyris*, *Psilothyris* свидетельствуют о существенных изменениях систематического состава на границе юрской и меловой систем. Детальное изучение видовых комплексов титона и берриаса позволило обнаружить их резкие различия. Из 40 видов, известных в титоне, и 25 берриасских видов общими являются только шесть.

В морфологическом отношении изменения касаются исчезновения ринхонеллид с септалием, поддерживаемым септой, и основных групп теребратулид с лобойдотироидным типом онтогенеза петли. Они свидетельствуют о заметных изменениях состава брахиопод на границе юрской и меловой систем. Появление в берриасе Тетического пояса характерных раннемеловых родов и одного семейства, отсутствие лобойдотироидид и представителей семейства *Rhynchonellidae*, доминирующих в юре, подтверждают тесную связь берриаса с раннемеловой эпохой и позволяют присоединиться к мнению большинства стратиграфов, включающих берриас в состав нижнемелового отдела.

В. Асинхронная элиминация семейств и надсемейств в Тетическом и Бореальном поясах

Наблюдается различная длительность существования семейств *Rhynchonellidae*, *Fraescyclothyrididae* и *Loboidothyrididae*, широко распространенных в триасе и в юре в морях Тетиса и Бореального пояса. Эти семейства вымирают к началу раннего мела в южных морях

и процветают в течение всей раннемеловой эпохи в бассейнах Бореального пояса. Отсутствие сведений о позднемеловых брахиоподах северных морей не позволяет судить о верхней границе распространения этих семейств. Не исключено, что отдельные представители ринхонеллид и лобоидотиририд продолжают существовать в позднемеловых бореальных морях. Период "запаздывания" охватывает весь ранний мел и, возможно, часть позднего мела. Возникновение семейства *Loboidothyrididae* с лобоидотиридным типом развития петли повышает потенциал лобоидотиририд, не обнаруживающих признаков упадка в раннем мелу Бореального пояса. В раннемеловых морях северных широт признаки переходного периода, проявляющиеся в исчезновении старых и появлении новых, распространенных в более поздних эпохах, практически не наблюдаются. По-видимому, период смены мезозойских групп брахиопод кайнозойскими был менее продолжительным, чем в Тетисе и приходился на какой-то отрезок времени позднего мела. В Тетисе переходный период между мезозойскими и кайнозойскими этапами был длительным, он охватывал ранний и поздний мел.

Разновременное исчезновение таксонов различного ранга на больших территориях отмечалось исследователями для ряда групп органического мира. Н.И.Шульгина /17/ указывает на неодновременное изменение родового состава аммонитов в разных палеозоогеографических областях, что весьма затрудняет проведение границы между юрой и мелом в разных регионах. В.А.Верещагин и др. /3/ фиксируют существенные различия в составе раннемеловой флоры Сибирской фитогеографической области, сохранившей многие юрские виды, и одно-возрастных флор Европейской и Среднеазиатской провинций, состав которых значительно обновился к наступлению раннемеловой эпохи.

Другой особенностью переходного периода между двумя этапами является полное исчезновение бореальных мезозойских групп брахиопод, не оставивших потомков в кайнозойских морях. Наиболее древние эндемичные холодноводные роды Северного полушария, известные с олигоцена, не имеют ничего общего с мезозойскими брахиоподами этих широт. Совершенно справедливым является предположение О.Н. Зезиной о том, что в периоды похолоданий наиболее чувствительной к понижению температуры оказывается фауна высоких широт, и что источником расселения брахиопод в северные бассейны служили формы, мигрировавшие из тепловодных шельфов /7/. Кайнозойские бореальные брахиоподы связаны непосредственным родством с южными формами, являясь более или менее специализированными ветвями последних.

Г. Появление новых групп брахиопод, получивших широкое распространение в кайнозойских морях

Начиная с раннего мела у брахиопод вырабатываются разнообразные модификации даллиноидного типа развития петли. Формирование нескольких ветвей даллиноидей, обусловленное отклонениями в онтогенезе от основного даллиноидного типа развития, является качественно новым этапом в эволюции надсемейства *Dallinoidea*. Каждая из этих ветвей представляет собой самостоятельные семейства *Clathrithyrididae*, *Kingenidae*, *Laqueidae* и *Macandreviidae*. Представители бореального семейства *Clathrithyrididae* проходят кампагиформную стадию, типичную для даллиноидного типа онтогенеза. На более поздних стадиях происходит отделение петли от септы с одновременным переходом к лободотириоидному типу развития, в результате которого образуется длиннофланговая треугольная петля.

В раннемеловых морях Тетиса появляются два семейства даллиноидей — *Kingenidae* и *Laqueidae*, оказавшиеся жизнеспособными в течение меловой эпохи и кайнозоя. Развитие ручного аппарата у этих семейств представляет собой вариации даллиноидного типа онтогенеза, заключающиеся в различной степени развития соединения ветвей петли с септой и между собой на различных возрастных стадиях.

Гибкость онтогенетических преобразований, разнообразие морфологических структур даллиноидей являются проявлением их значительных потенциальных возможностей. Даллиноидеи являются единственной группой брахиопод, в равной мере обильно представленной в мезозойских и кайнозойских морях, а также обитавшей одинаково благополучно в морях Тетического и Бореального поясов в течение всей истории их существования.

Среди групп, появившихся в раннем мелу, особое место занимают первые примитивные *Terebratellidae* — род *Australiarcula* из альба Австралии. В позднем мелу, кайнозое и в современных морях теребрателлиды завоевали обширные пространства, постепенно концентрируясь в бассейнах Южного полушария. Вырабатывается новый теребрателлоидный тип онтогенеза со сложными превращениями петли, для которого характерно участие септы, поддерживающей петлю на ряде возрастных стадий.

Ранний мел представляет собой важный период в истории брахиопод, в течение которого происходит становление принципиально нового теребрателлидного типа онтогенеза и формирование вариаций даллиноидного типа онтогенеза.

Литература

1. Абушик А.Ф. Этапы развития остракод // Тез.докл. совещания "Этапность в развитии органического мира". М., 1975. С.43-47.
2. Барсков И.С. Этапы развития цефалопод в палеозое // Тез.докл.совещания "Этапность в развитии органического мира". ПИН. М., 1975. С.28-32.
3. Верещагин В.А. Палеобиогеография. Меловой период // Палеогеография СССР. М., 1975. С.131-143.
4. Дагис А.С. Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири // Тр.ин-та геологии и геофизики АН СССР. 1968. Вып.41. 167 с.
5. Дагис А.С. Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). Новосибирск, 1974. 323 с.
6. Друщич В.В., Шиманский В.Н. Метазой - особый этап развития органического мира // Тез.докл.совещания "Этапность в развитии органического мира". ПИН, М., 1975. С.14-18.
7. Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М., 1976. 138 с.
8. Камышан В.П., Бабанова Л.И. Среднеюрские и позднеюрские брахиоподы Северо-Западного Кавказа и Горного Крыма. Харьков, 1973. 175 с.
9. Макридин В.П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М., 1964. 339 с.
10. Макридин В.П., Кац Ю.И., Камышан В.П. Этапы развития мезозойских и кайнозойских брахиопод // Тез.докл. совещ. "Этапность в развитии органического мира". ПИН, М. 1975. С.38-42.
11. Николаева И.А. Этапы развития остракод в палеогене юга СССР // Тез.докл.совещ. "Этапность в развитии органического мира". ПИН, М., 1975. С.48-51.
12. Рейтлингер Е.А. Этапность в развитии органического мира на примере верхнепалеозойских фораминифер // Тез.докл. совещ. "Этапность в развитии органического мира". ПИН. М., 1975. С.55-60.
13. Смирнова Т.Н. К систематике брахиопод подотряда Thecideidina // Палеонтол.журн., 1971. № 2. С.57-63.
14. Смирнова Т.Н. Раннемеловые брахиоподы Крыма и Северного Кавказа. М., 1972. 140 с.

15. Смирнова Т.Н. Новые теребратулиды берриаса и нижнего готерива Русской платформы // Палеонтол.журн., 1975. № 3. С.70-82.

16. Смирнова Т.Н. Новые таксоны поздневожских и раннеготеривских брахиопод Русской плиты // Палеонтол.журн., 1987. № 1. С.30-40.

17. Шулгина Н.И. Палеозоогеография морей Бореальной области в поздневожское, берриасское и валанжинское время // Тр. Ин-та геол. и геофиз. 1974. Вып.80. С.100-127.

18. Ager D.V. Mesozoic and Cenozoic Rhynchonellacea // Treatise on invertebrate paleontology. 1965. Pt H. P.597-632.

19. Cooper G.A. Genera of tertiary and recent Rhynchonelloid Brachiopods // Smiths.Miscell.Coll. 1959. Vol.139, N 5. 89 p.

20. Cooper G.A. Fossil and recent Cancellothyridacea (Brachiopoda) // Sci.Repts Tohoku Univ. 1973. Ser.2. Spec. Vol., N 6. P.371-390.

21. Muir-Wood H. A history of the classification of the phylum Brachiopoda. Brit.Mus.Nat.Hist. 1955. 124 p.

22. Newell N.D. Periodicity in invertebrate evolution // J.Paleontology. 1952. Vol.26, N 3. P.371-385.

23. Simpson G.G. The geography of evolution. Philadelphia. New York. Chilton. Co. 1965. 249 p.

Е.И.Кузьмичева

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ СКЛЕРАКТИНИЙ И ОКТОКОРАЛЛОВ

Причины этапности эволюции органического мира (и его отдельных групп) очень разнообразны и далеко не всегда возникает возможность вскрыть непосредственно связи между ее биологическим выражением и воздействием факторов внешней среды /14/. В связи с этим, понятие "этап" и "этапность" не получили применительно к жизни на Земле универсального определения. Имеющаяся же во многих справочных изданиях общая формулировка, согласно которой "этап" (etape - франц.) - отрезок времени, ознаменованный каким-либо качественным изменением, событиями, в данном случае явно недостаточна, так как этапы, согласно Е.А.Рейтлингер /13/ в зависимости от

присущей им эволюционной значимости, могут иметь различные иерархически соподчиненные порядки.

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет последовательно рассмотреть лишь "биологическое выражение" этапности развития склерактиний и октокораллов в течение мезозоя и кайнозоя и попутно коснуться некоторых вопросов о факторах среды, оказавших существенное влияние на ход этого процесса.

А.Н.Мюллер /17/ в развитии склерактиний выделил три фазы, отвечающие по сути ароморфным состояниям группы, связанным с крупными этапами в рифостроении. Первая, сравнительно слабо выраженная фаза, приурочена к среднему и позднему триасу; вторая, наиболее сильная, совпала с поздней юрой и мелом, а третья - с миоценом.

Как известно развитие групп организмов идет не только путем аллогенеза, т.е. внутри одной адаптивной зоны (к примеру, рифовая фация), но и арогенеза - с выходом в другую адаптивную зону, обеспечивающую приобретение каких-то принципиально иных приспособлений. И в этом отношении такие промежутки времени, как ранне- и среднеюрская эпохи, палеоцен и эоцен не упоминаемые Мюллером, остались лишь рубежами, намеченных им фаз.

Накопившийся в течение последних 25-30 лет фактический материал исследований склерактиний и октокораллов позволяет детализировать приведенные выше представления Мюллера и проследить в развитии этих групп не только этапы, но и подэтапы. В качестве же рубежей между ними мы, вслед за Е.А.Рейтлингер /13/, принимаем возникновение новых ароморфных преобразований того или иного эволюционного значения. На палеозойских фораминиферах Е.А.Рейтлингер отметила, что ароморфные преобразования происходят стадийно, путем последовательных эволюционных фаз. Начальная фаза становления прогрессивных признаков относится к предыдущему этапу. Аналогичную картину становления мы проследили на склерактиниях и октокораллах.

Если принимать точку зрения происхождения склерактиний от ругоз, то правомерно заметить, что самые первые признаки склерактиний были отмечены О.Шиндевольфом /18/ и затем Т.Г.Ильиной /2/ у позднепермских ругоз - плеурофиллидах. Так у самых последних плеурофиллид установлена изменчивость некоторых признаков, стабильных у более древних их представителей: положение и длина главной септы, усиление дифференциации длины септ и возникновение в связи с этим видимой цикличности септального аппарата, уменьшение размеров главных квадрантов и увеличение секторов около противополож-

ной септы, наблюдается смена булавовидной формы септ на клиновидную. Все эти отклонения от типичных ругоз в дальнейшем приобрели доминирующее значение уже у склерактиний.

В развитии склерактиний мы различаем четыре этапа: первый — со среднего триаса до середины ранней юры (до геттангского века включительно); второй — с геттангского века по конец раннемеловой эпохи; третий — охватывающий поздний мел до начала датского века и четвертый — с дания по настоящее время. Ниже приведем характеристики перечисленных этапов.

Первый этап — связан с появлением и становлением отряда склерактиний в пределах Тетической палеозоогеографической области. Разнообразные мелководные фации существовавшие с начала этапа и вплоть до геттангского века, когда закончились проявления раннекиммериджской фазы складчатости, благоприятствовали пышному развитию склерактиний. Этому способствовала и высокая температура водной среды Тетиса. Так, палеоклиматолог Л.Фракес /16/ оценивает среднюю температуру триасового периода на 20° выше современной.

Начиная с конца геттангского века большая лейасовая трансгрессия привела к единообразию фаций. Переходы кораллов из одной адаптивной зоны в другую обеспечивали им новые эволюционные возможности.

Уже к концу триаса склерактинии были представлены семью подотрядами: *Stylophyllina*, *Pachythecalina*, *Distichophyllina*, *Archaeofungiina*, *Archaeosoeniina*, *Fungiina* и, по-видимому, *Stylinina*. Однако систематическое разнообразие внутри этих подотрядов было невелико и каждый из них объединял по два-три семейства. Одиночные формы преобладали над колониальными, а среди последних доминирующую роль играли кустистые, дендровидные и периодные колонии, хотя существовали и более высоко интегрированные колонии — тамнастероидные — *Astraeomorpha*, *Pamiroveris*, но которых было еще мало.

Структура скелета преимущественно не трабекулярная. Элементы скелета склерактиний несут черты архаичности: наряду с пластинчатыми септами, присутствуют шиповидные (*Stylophyllidae*); чашечный край одиночных кораллитов преимущественно заостренный, эндотека представлена в основном визикулярными диссепиментами.

В конце описываемого этапа вымерли два подотряда *Stylophyllina* и *Pachythecalina*, три семейства из девяти, принадлежавших другим подотрядам и появились немногочисленные представители подотряда *Faviina*, а также II семейств, относящихся к другим ранее возникшим подотрядам.

Резкая смена крупных таксонов, выразившаяся в вымирании форм с архаичными признаками, явилась, надо полагать, отражением наступившей в лотарингском веке регрессивной фазы в развитии бассейна Тетической области. Подтверждением сказанному может быть увеличение в разрезах глин, охристых известняков с конкрециями фосфоритов.

Второй этап охватил примерно 50 млн лет и оказался самым продолжительным. Начало его, по всей видимости, ознаменовано было тоарской трансгрессией, широко распространившейся в Тетической области.

В целом же на протяжении всего рассматриваемого этапа обстановки обитания кораллов в пределах как Средиземноморской, так и Бореальной областей не были стабильными. Фации терригенные сменялись карбонатными с периодическими разной продолжительности фазами рифостроения, колебался и температурный режим бассейнов /1/.

Освоение новых экологических ниш во многом способствовало увеличению систематического разнообразия склерактиний и в первую очередь тех подотрядов, которые возникли, так сказать, в "недрах" предыдущего этапа. Это в первую очередь касается подотрядов *Distichophylliina*, *Stylinina*, *Archaeofungiina* и *Fungiina*. Появление таких крупных подотрядов как *Faviina* и *Meandriina*, которым по сути предстояло стать в дальнейшем доминирующими формами в коралловых сообществах, связано с выработкой нового структурного плана скелетных элементов и появлением новых морфологических признаков, обеспечившим кораллам большую жизнеспособность в новых экологических обстановках. К началу этапа приурочено и появление первых представителей подотряда *Caryophylliina*, преимущественно одиночных склерактиний адаптировавшихся в нерифовых фациях.

Динамика смены систематического состава внутри подотрядов не была однозначной. Если разнообразие семейств и родов в таких подотрядах как *Distichophylliina* и *Stylinina* шло к концу этапа на убыль, то в остальных оно увеличивалось, а у *Caryophylliina* оно только набирало силу.

Всего в рассматриваемом интервале, отвечающему второму этапу, существовало 23 семейства, причем с его началом связано появление 12 семейств: *Amphiastraeidae*, *Pruvostastraeidae*, *Latomeandriidae*, *Synastraeidae*, *Siderastraeidae*, *Dermosmiliidae*, *Funginellidae*, *Andemantastraeidae*, *Montlivaltiidae*, *Thecoscyathidae*, *Flabellidae* и *Actinacididae*, а с окончанием вымирание пяти — *Amphiastraeidae*, *Dermosmiliidae*, *Cyclastraeidae*, *Cyathophoridae* и *Stylinidae*.

Значительно увеличился родовой состав склерактиний. В течение средней юры зафиксировано появление 62 родов, причем половина из них — фунгиины.

Остановимся на основных морфологических чертах кораллов и важных адаптивных признаках, доминирующих на интересующем нас этапе развития кораллов.

1. Преобладание трабекулярного типа структуры септ над нетрабекулярным. 2. Преобладание семейств среди склерактиний с компактными септами перед пористыми (в соотношении соответственно 14 к 8). 3. Широкое распространение среди представителей подотряда *Faviina* "монталивалтиоидного" плана строения септального аппарата. По сути *Montlivaltiidae* достигали расцвета именно на этом этапе. Они были многочисленны на родовом уровне, а в качестве рифостроителей, как никакие другие кораллы, достигали гигантизма. 4. Очень важным адаптивным приспособлением стало интенсивное развитие морфологических микроструктур — пеннул, трабекулярных усиков, выполнявших важную функцию и получившие широкое распространение в последующие эпохи. Чаще всего эти структуры встречаются у фунгиин и дистихофиллиин. 5. Конец лейасовой эпохи ознаменовался и появлением нового структурного образования у одиночных кораллов — сваек, связанных с возникновением экзосепт и последующим их расщеплением. Этот признак пока лишь у представителей немногочисленного семейства *Thesocyathidae*, но уже со среднеюрской эпохи появляются первые *Caryophylliidae*, получившие максимальное развитие в позднемеловую эпоху и в кайнозойскую эру в связи с уходом этой группы кораллов на большие глубины. 6. Внутри рассматриваемого этапа значительных изменений на уровне семейств и родов не происходило, даже на рубеже верхней юры и нижнего мела. Как уже не раз отмечалось нами, на этом рубеже имело место смена в основном видовых комплексов. Это обстоятельство не позволило нам принять границу титона и берриаса за рубеж двух подэтапов. Как показало морфологическое изучение представителей больших семейств *Amphiphaestraeidae* (п/о *Distichophylliina*), *Stylinidae* и *Cyathophoridae* (п/о *Stylinina*), господствовали среди рифостроителей юрского периода и раннемеловой эпохи, на конец готеривского века приходятся изменения в скелетных элементах этих кораллов. Так, например, у амфиастраеид (подотряд *Distichophylliina*) меняется симметрия в расположении септ от стабильной билатеральной к радиальной и это находит выражение в нивелировании одной большой септы или группы септ. У циатофорид (подотряд *Stylinina*) наблюдается тенденция в переходе от горизонтальных и вогнутых днщ к выпуклым.

Причем, у валанжинских видов указанные признаки: симметрия септ и характер днщ выражены еще стабильно и в морфологическом выражении тяготеют к позднеюрским, но у барремских видов картина "расшатанности" признаков выражена уже контрастно. В этом отношении уместно рубеж валанжина и готерива принять за границу двух неравнозначных по продолжительности подэтапов: "юрского" - от границы лейаса-догера по валанжин включительно и "раннемелового" - от начала готеривского века по ранний алт включительно. 7. У 10 семейств, появившихся в начале рассматриваемого этапа, колониальные формы, будучи основными каркасными организмами в рифах, достигали самых высоких уровней колониальности: тамнастероидный, меандроидный и гиднофороидный, при которых индивидуальность отдельных особей в колониях утрачивалась в пользу увеличения индивидуальности колонии как единого морфофизиологического целого. Это стремление к колониальной целостности в различных филогенетических ветвях склерактиний шло разными путями, способами и темпами /6/. Так, например, у некоторых фацеллоидных колоний по степени интеграции стоящих, казалось бы, на низком уровне (*Aggomorphastraea* - бат-келловей) наблюдаются поперечные трубки между кораллитами, свидетельствующие о существовании хотя и временных, но связей между полипами.

Большое систематическое разнообразие кораллов в течение рассматриваемого этапа их развития во многом обусловлено фазами рифостроения, приходящегося на байосский и батский, оксфордский и кимериджский, титонский, берриасский, валанжинский, готеривский и барремский века. Фазы рифостроения имели разную продолжительность и распространение. Наиболее крупная во всей мезозойской эре вспышка в развитии органогенных построек (в том числе и рифов) приходилась на вторую половину оксфордского и кимериджского веков. Постройки этого времени, приуроченные к геосинклинальной области, широко распространены во многих южных регионах нашей страны от Восточных Карпат до Западной Туркмении. Платформенного типа органогенные постройки известны на северо-западной окраине Донецкого складчатого сооружения. Сравнительно меньший масштаб рифостроения, хотя и почти повсеместный в Тетической области, приходится на титонский и барремский века. Региональные же вспышки биогермостроения имели место в берриасский, валанжинский века (Горный Крым, Западная Туркмения) и готеривский (Горный Крым, М.Кавказ).

С началом этапа (тоарский век) связано и появление первых представителей сем. *Nephtheidae* из самого примитивного отряда восьмилучевых кораллов - *Alcyonacea*. Причем, из 8 родов этого се-

мейства семь живут в настоящее время. Нельзя не заметить, что самые первые находки склеритов этого отряда зафиксированы Стефаном Бенгтссом /15/ в силурийских отложениях Швеции.

К барремскому веку приурочено появление первых представителей другого отряда восьмилучевых кораллов — гелиопорид, согласно нашим данным /4/, обладающих на этом уровне развития еще шиповидными септами (*P. Proheliopora* и *Pagapolytrema*). Эти кораллы, наряду со склерактиниями, в барремском веке участвовали в рифостроении во многих акваториях Тетической области.

Т р е т и й э т а п. Начало этого этапа связано "с развитием, начавшейся еще в альбе единой плавной эвстатической трансгрессии, которая в конце эпохи сменилась быстрой регрессией также эвстатической природы". По мнению этих же исследователей альбо-сеноманская трансгрессия осложнялась локальными регрессиями — местными обмелениями, связанными с частными тектоническими поднятиями и одним из таких в условиях Европейской палеозоогеографической области была Австралийская фаза орогенеза /10, 11, 12/.

Хотя существенные изменения в систематическом составе кораллов и происходили на рубеже альбо-сеноман, все же, как обычно в таких случаях бывает, первые признаки грядущих изменений в систематическом составе и в морфологическом плане строения скелета появляются в недрах предыдущего этапа. Как уже говорилось, первые редкие еще представители склерактиний со свайками — кариофиллины, появились на рубеже нижней и средней юры. Им не только в позднем мелу, но и в кайнозое предстояло стать доминирующими среди одиночных форм. А в позднем апте (клансее) стали известны такие колонизальные склерактинии как *Nemiporites*, *Astrogyra*, *Siderofungia*, которым в последующие эпохи суждено было сыграть немаловажную роль в рифовых коралловых сообществах.

Рассмотрим изменения систематического состава склерактиний и октокораллов, имевших место на рубеже альба и сеномана. К этому времени вымерло большинство представителей подотряда *Distichophyllina*, практически вымирает подотряд *Stylinina*, сильно сократилось количество родов подотряда *Faviina*. Появились же на рассматриваемом рубеже первые еще малочисленные представители подотряда *Dendrophyllina*, представленные двумя семействами: *Micrabaciidae* и *Tubastracidae*. Из 55 родов склерактиний, существовавших в интервале альбо-сеноман, появляются на границе альбо-сеноман 15, вымирает 5, остальные 25 являются транзитными.

Альбо-сеноманский интервал, представленный преимущественно терригенными фациями, принято считать временем преобладающей одиночных

форм над колониальными, а вместе с тем, как показал анализ систематического состава комплекса в глобальном масштабе, колониальные формы доминировали над одиночными в соотношении 34 к 21. Преобладание колониальных форм над одиночными приходится в основном на регионы Средиземноморской палеозоогеографической области: юг Италии, Палестина, Сирия, Мадагаскар.

Рубеж альба и сеномана не единственный в поздне меловой эпохе, ознаменовавшийся сменой таксонов. Ряд таксонов появился позже: в среднем сеномане, в раннем и позднем туроне, в раннем маастрихте. Надо полагать, что повышение температуры морских вод, начавшееся с раннего турона /IО, II/ явилось следствием разной продолжительности вспяшек рифостроения в Средиземноморской палеозоогеографической области в туронский и сантонский века и частично в поздне-маастрихтское время. Это, в свою очередь, способствовало увеличению систематического разнообразия склерактиний таких подотрядов, как *Fungiina*, *Meandriina* и *Faviina*. На нашей территории органические тела, отвечающие одной из этих вспяшек рифостроения – сантонской, известны в Западной Грузии и частично в Азербайджане.

Немаловажным событием в начале поздне мелового этапа стало и появление в начале среднего сеномана первых представителей отряда *Gorgonacea* из восьмилучевых кораллов – *p. Parisi* и в позднем туроне *p. Moltkia*, обладающих известково-коллагеновым внутренним скелетом. Интернодии самого древнего вида *Moltkia foveolatum Reuss* – очень мелкие, искривленные с неглубокими, но крупными ямками, лишенные резко выраженной ребристости и гранул на поверхности. Численность представителей отряда горгонаций значительно возросла к концу поздне меловой эпохи и началу кайнозоя.

С морфологической точки зрения таксоны склерактиний, доминировавшие в течение поздне мелового этапа характеризуются следующими чертами:

1. Почти абсолютное преобладание трабекулярной структуры септ (исключение составляет лишь семейство *Heteroscoenidae*).
2. Возрастание роли таксонов среди подотрядов *Archaeoscoeniina*, *Faviina*, *Fungiina* с пористым скелетом. Эта адаптация, надо полагать, вызвана у одиночных форм с переходом на большие глубины, а у колониальных форм – один из путей стремления к колониальной целостности.
3. Дальнейшее (после второго этапа) сокращение роли диссепиментов в строении эндотеки и увеличение роли у *Fungiina*, *Faviina* и *Dendrophylliina* межсептальных синаптикулярных образований и притрабекулярных брусков. По сути при одной и той же функции про-

исходила смена одного скелетного элемента другим и вызвано это было, надо полагать, потребностью в упрочнении скелета, создании более легкой и прочной опорной конструкции при обитании на больших глубинах и в условиях значительной гидродинамики в рифовой фации. В том же направлении шло и усложнение строения осевых образований — столбика за счет расщепления внутренних краев септ и развития в осевой зоне кораллитов палиформных долей и сваек.

4. Характеристика позднемелового этапа будет не полной, если не отметить большое развитие кораллов со свайками, впервые появившихся в начале предыдущего этапа. Возникновение экзосепт с последующим их расщеплением и образование эндосепт со свайками, явилось важным прогрессивным адаптивным признаком, способствовавшим склерактиниям расширить свои ареалы.

5. Позднемеловая эпоха явилась благоприятной для склерактиний, у которых развитие септального аппарата шло по так называемому плану Пуртале /5, 7/. Этот способ септообразования, появившийся в начале позднемеловой эпохи у двух семейств: *Microbaciidae* и *Tubastraeidae* из дендрофиллиин, не сразу способствовал прогрессивному развитию этой группы кораллов. Менее равномерно шло развитие септ по плану Пуртале у *Microbaciidae*. В семействе же *Tubastraeidae* септообразование по плану Пуртале не было стабильным. На ранних стадиях онтогенеза заложение и расположение септ шло по плану Пуртале, а затем на средней и поздней стадии онтогенеза они располагались свободно радиально. И лишь в семействе *Dendrophylliidae*, появившемся в конце маастрихтского века, расположение септ по плану Пуртале выдерживается на протяжении всего онтогенеза.

Итак, на примере этих двух генетически близких семейств прослеживается развитие по двум направлениям. Одно из них, характерное для сем. *Tubastraeidae* появившегося на рубеже альба и сеномана, явилось как бы "пробой сил" в развитии септального аппарата по плану Пуртале. Второе, типичное для семейства *Dendrophylliidae*, возникшего в конце маастрихтского века, связанное с последовательным использованием расположения септ по плану Пуртале, оказалось более прогрессивным. Последнее нашло выражение в более гармоничном развитии всех морфологических структур и более быстрых темпах формообразования, включая появление колоний /7/.

Указание Д. Турничик /19/ (с. 27, табл. 27, фиг. 1-8) на присутствие в баррем-апте Югославии *Palaeorhamnia Zljebinensis* Turn. нам кажется ошибочным в виду отсутствия на ранних стадиях развития указанного вида заложение септ по плану Пуртале.

6. Сравнительно быстрыми темпами шло развитие колониальных форм позднемеловых склерактиний в подотрядах *Fungiina* и *Faviina*. Самые высокие уровни колониальности – тамнастероидный, меандроидный и гиднофороидный встречаются почти в каждом семействе этих подотрядов. Замедленными темпами формообразование шло в подотряде *Dendrophylliina*, появившемся на рубеже альба-сеномана. Первые колонии фацилоидного облика появились лишь во второй половине датского века. Это, надо полагать, связано с уходом ряда родов на большие глубины. По аналогии с современными колониями рода *Dendrophyllia*, можно допустить, что и наиболее древние его формы были лишены зоокантелл и обитали в мало освещенных биотопах. Об этом, в частности, свидетельствуют искривление кораллитов кустистых колоний *Dendrophyllia candelabrum* Hennig, что можно рассматривать как приспособительный признак к сокрытию в затененных участках, когда один кораллит создавал тень для другого.

Завершение позднемелового этапа приходится на рубеж маастрихтского и датского веков, когда имели место существенные изменения в систематическом составе склерактиний. По сути, на этой границе происходила смена склерактиний мелового облика на кайнозойский. Вымерли три семейства – *Latomeandriidae*, *Synastraeidae* и *Thecoscyathidae*, 19 родов, 62 вида. Появилось же на этом рубеже 17 родов и 55 видов¹ /5, 7/.

При этом нельзя не учитывать, что как вымирание, так и появление новых таксонов не происходило катастрофично, хотя и безусловно они не были сильно растянуты во времени. К тому же в одних подотрядах (*Fungiina* и *Faviina*) вымирание преобладало над появлением новых таксонов, а в других (*Caryophylliina* и *Dendrophylliina* среди склерактиний и у восьмилучевых кораллов) имело место обратное соотношение, т.е. появление новых таксонов преобладало над исчезновением.

Причиной рассматриваемой перестройки в распределении таксонов в конце этапа послужило, вероятно, понижение эвстатического уровня Мирового океана и регрессия морей, обусловившая возникновение континентальных и лагунных фаций во многих районах Тетиса и соответственно сужение площади биотопов, благоприятных для существования кораллов /8, 9/.

По появлению крупных таксонов в течение позднемелового этапа можно наметить три подэтапа: раннесеноманский – раннетуронский,

¹ Некоторые отличия от статистических данных, опубликованных нами в 1981 г. в книге "Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя" объясняются получением новых данных по кораллам.

позднетуронский – кампанский и маастрихтский. Первый подэтап характеризуется появлением на рубеже альба и сеномана подотряда *Dendrophylliina*, а в среднем сеномане отряда *Gorgonacea*. Второй подэтап ознаменован появлением в позднем туроне отряда *Pennatulacea* с двумя семействами *Renillidae* и *Virgulariidae* и вспышкой в рифостроении (фа́ция Гозау) в Средиземноморской палеозоогеографической области; согласно Д.П.Найдину /9/ развитие фа́ции Гозау было связано с повышением температуры вод бассейна. Характерной чертой третьего подэтапа является увеличение разнообразия систематического состава восьмилучевых кораллов – появлением в раннем маастрихте двух новых семейств горгонаций *Keroeidae* и *Ellisellidae*, а среди пеннатуляций нового рода *Graphularia*. В маастрихте же произошла локальная вспышка рифообразования в Западной Европе /20/, увеличилось видовое разнообразие склерактиний и появились гигантские одиночные формы *Smilatrochus grandis* Siem. и *Sm. galeriformis* Kner, достигавшие 80 мм в высоту и в поперечнике до 50 мм.

Ч е т в е р т ы й э т а п. Начало его отмечено с завершением регрессивной фа́зы позднего мела, связанной с ларамийским орогенезом, что нашло выражение в повсеместном распространении глауконитовых песков и глин.

Впервые морфологические признаки, ставшие затем типичными для кайнозойских склерактиний – осевые образования (свайки) – появились еще в юре. Характерными примерами являются одиночные кариофиллины (*Trochocyathus* и *Caryophyllia*), обитавшие соответственно со средней и поздней юры по ныне. В кайнозойских же морях представители этих родов имеют широкое географическое и батиметрическое распространение.

В позднеюрскую и раннемеловую эпохи появились и первые представители других групп одиночных кариофиллин *Caryophyllia*, *Dungulia* и *Parasmilia*, также типичных в основном для кайнозоя.

Среди основных рифообразователей кайнозойской эры ряд родов своими корнями уходит в поздний турон – *Astraeopora* (*Acroporidae*), *Siderastraea* (*Siderastraeidae*), *Diploastraea* (*Agathiphylliidae*), *Archohelia* (*Faviidae*), *Dendrogyra* и *Dichocoenia* (*Meandriidae*).

Несколько больше кораллов кайнозойского облика возникло в так называемом среднем мелу (альб–коньяк). Это одиночные и колоннальные кораллы из кариофиллин и фунгиин с пористым скелетом и хорошо выраженными пеннулами – *Cycloseris* (сем. *Fungiidae*), *Lep-tocyathus* (*Caryophylliidae*), *Trochoseris* (*Agariciidae*), *Eupsam-*

mia (*Dendrophylliidae*), *Microbasia* (*Microbasiidae*) и др.

В датском же веке, с которого мы ведет отсчет кайнозойского этапа, произошла крупная вспышка в развитии одиночных форм из подотрядов *Saryophyllina*, *Dendrophylliina* и *Fungiina*. В общей сложности в это время появилось 17 новых родов и 55 видов. Количество же колониальных форм существенно уменьшилось.

В дании так же появилось три новых семейства восьмилучевых кораллов из горгонаций — *Briareidae*, *Melithaeidae* и *Primnoidae*, увеличилось разнообразие морских перьев — пеннатуляций. Все эти формы адаптировались в разных батиметрических зонах с различными температурными и другими фациальными условиями и характеризуются значительным разнообразием морфогенетических особенностей. Однако датский век нельзя считать оптимальным для развития кораллов, о чем свидетельствует отсутствие рифов за исключением коралловых банок, в акватории на севере Западной Европы, где основными породообразующими склерактиниями выступали кустистые колонии рода *Dendrophyllia* (сем. *Dendrophylliidae*), склонные в своем обитании к низким температурам и затемненным участкам дна.

В позднем дании в мелководных фациях появились первые склерактинии сем. *Fungiidae* (р. *Fungiacyathus*), в дальнейшем переместившиеся на большие глубины.

Показанная выше перегруппировка таксонов высокого ранга и на видовом уровне, обозначавшаяся в начале датского века, могла быть связана с регрессивной фазой во всей акватории и похолоданием ее вод /9/.

В монсе наблюдается увеличение количества колониальных форм склерактиний главным образом в подотрядах *Archaeoscoeniina*, *Fungiina* и *Faviina* и родовое разнообразие горгонаций /3, 7/. Дальнейшая стабилизация температурного фактора в акватории Тетической области привела к первой в кайнозойской эре фазе рифостроения в эоценовую эпоху.

С морфологической точки зрения типичные для кайнозойского этапа склерактинии характеризуются по сути дальнейшим расширением и развитием признаков, преобладавших на позднемиоценовом этапе: 1) абсолютное трабекулярное строение септ, 2) стабилизирующая роль в рифовых комплексах склерактиний с пористым скелетом, 3) в структуре септ доминирующую роль играют мелкие простые трабекулы, а в межсептальных пространствах — синаптикулярные образования (*Archaeoscoeniina*, *Fungiina*, *Faviina* и *Dendrophylliina*), 4) увеличение количества склерактиний, у которых септы располагаются в плане Пуртале (от 7 родов в мезозое до 34 в кайнозое), 5) расщепление

септ на шиповидные трабекулярные выросты в связи со смещением обитания на большие глубины (*Microbasciidae*, *Fungiidae* и др.), 6) дальнейшее повышение уровня колониальности среди *Fungiina*, *Favina* и *Meandrina* с увеличением количества родов меандроидного, гиднофороидного и ценосаркального типов, 7) увеличение систематического разнообразия горгоний и пеннатулий.

В течение кайнозойской эры имели место крупные палеогеографические изменения, в частности, различные фазы альпийского орогенеза, эвстатические колебания уровня Мирового океана, которые не могли не оказывать влияния на систематический состав склерактиний. Поэтому мы полагаем, что углубленные исследования в этом направлении позволят подразделить кайнозойский этап склерактиний на подэтапы.

Литература

1. Аркелл М. Юрские отложения Земного шара. М., 1961. С.586.
2. Ильина Т.Г. Новые данные о происхождении шестилучевых кораллов // Докл. АН СССР. 1963. Т.148, № 1. С.194-196.
3. Кузьмичева Е.И. Ранне- и среднепалеогеновые кораллы некоторых районов Европейской части СССР // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новое о фауне. М.; 1975. С.15-31.
4. Кузьмичева Е.И. Ископаемые горгониды // Палеонтол.журн. 1980. № 4. С.3-12.
5. Кузьмичева Е.И. Тип *Coelenterata*. Кишечнополостные // Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.; 1981. С.51-73.
6. Кузьмичева Е.И. Развитие колониальности у склерактиний // Палеонтол.журн. 1986. № 4. С.3-14.
7. Кузьмичева Е.И. Верхнемеловые и палеогеновые кораллы СССР. М.; 1987. С.187.
8. Найдин Д.П. Проблема границы мела и палеогена в современной литературе // Бюл.МОИП. Отд.геол. 1972. Т.47, № 3. С.53-67.
9. Найдин Д.П. Эпейрогенез и эвстазия // Вестн.Моск. ун-та. Сер.4. Геология. Вып.2. 1976. С.3-10.
10. Найдин Д.П., Алексеев А.С. Значение данных океанического бурения для интерпретации обстановки накопления и условий обитания фауны сеномана Горного Крыма. Эволюция организмов и биостратиграфия мелового периода. Владивосток; 1981. С.7-21.

11. Н а й д и н Д.П., А л е к с е е в А.С., К о п а е -
в и ч Л.Ф. Фауна туронских отложений междуречья Качи и Бодрака
(Крым) и граница сеноман - турон. Эволюция организмов и биостра-
тиграфия середины мелового периода. Владивосток; 1981. С.22-40.

12. Н а й д и н Д.П., Б е н ь я м о в с к и й В.Н., К о -
п а е в и ч Л.Ф. Методы изучения трансгрессий и регрессий. М.;
1984. С.162.

13. Р е й т л и н г е р Е.А. Принципы проведения биострати-
графических границ на основе изучения каменноугольных фораминифер
// Тез.докл. УХIII сес. Всесоюз.палеонтол.о-ва. Л.; 1972. С.84-85.

14. С о к о л о в Б.С. Этапность развития органического ми-
ра и биостратиграфические границы // Тр.ХУIII сес. ВПО: Проблемы
этапности развития органического мира. Л.; 1978. С.5-II.

15. B e n g t s o n S. Atractosella, a silurian Alcyonacean
Ostocoral // Journ.Paleontol. 1981. Vol.55, N 2. P.281-294.

16. F r a k e s L. Climates throughout geological time El-
sevier. Amsterdam; 1979. 278 p.

17. M ü l l e r A.H. Grossablaufe der Stammesgeschichte.
Erscheinungen und Probleme. Jena; 1961. S.II6.

18. S c h i n d e w o l f O.H. Zur Kenntnisse der Polycoe-
lian und Pleurophyllen. Abb.Reichsamts Bodenfersch. N.F., 1942.
H.204. S.324.

19. T u r n ъ e k D. Lower cretaceous Cnidarians from Es-
tern Serbia. Razprave dissertationes, XXIII/I. Ljublyana; 1981.
P.54.

20. U m b r o v e J.H.F. Die Korallenfauna aus der Tuffk-
reide von Maastricht. Zentr.Bl.Mineral // Geol.und Palaeontol. B.
1926. S.414-416.

ОБ ИЗМЕНЕНИИ СОСТАВА ТАБУЛЯТОМОРФНЫХ КОРАЛЛОВ
НА РУБЕЖЕ ОРДОВИКА И СИЛУРА

На рубеже ордовика и силура наблюдается резкое изменение состава органического мира, характеризующееся прежде всего вымиранием многих крупных таксонов. Некоторые исследователи считают, что по масштабам это вымирание сопоставимо с вымиранием на рубеже мела и палеогена.

Состав табулятоморфных кораллов в конце ордовика резко меняется за счет полного вымирания четырех из восьми отрядов табулятоидей и резкого угасания двух из трех отрядов гелиолитоидей. Сохранившиеся отряды начинают в разной степени испытывать расцвет с середины или конца лландовери раннего силура. Некоторые рассматривают отряды табулятоморфных кораллов в ранге подотрядов и даже семейств. В любом случае, изменение состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура является достаточно масштабным событием.

Методика подготовки материала для исследования. Для выяснения изменения состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура проделано следующее: 1) составлены списки видового состава, начиная с первого появления и кончая лландоверийским веком раннего силура для всех известных местонахождений и регионов мира, 2) проставлены на карту мира регионы находок в геохронологической последовательности, 3) построены гистограммы изменения числа видов в геохронологической последовательности, 4) нанесено положение экватора для начала ордовика и для границы ордовика и силура. Все четыре проделанные операции на наш взгляд требуют объяснения.

Кажется, что нет необходимости анализировать систематический состав табулятоморфных кораллов, начиная с их появления в истории органического мира, так как разговор идет об изменениях на рубеже ордовика и силура. Но, чтобы оценить эти изменения, необходимо знать как развивались табулятоморфные кораллы в предшествующее время. Тем более, что подавляющее большинство отрядов возникли в ордовике. Из табулятоидей в раннем ордовике появились лихенарии-ды, в среднем ордовике — еще четыре, а в позднем — два отряда, и только аулопори-ды, возможно, начали встречаться с кембри-я. Три отряда гелиолитоидей возникли в конце среднего и в начале позднего ордовика (рис. I, 2).

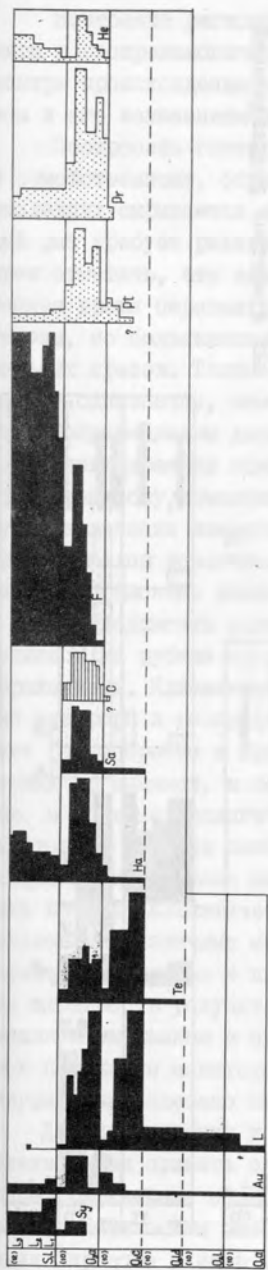


Рис.1. Гистограммы изменения табулятомофитных кораллов в ордовике и на рубеже ордовика и силура

Отряды табулятоидей: Au - Auloporitida, C - Cyrtophylloidea, F - Favositida, Ha - Halysitida, L - Lichnariida, Sa - Sarcinulida, Sy - Syringoporitida, Te - Tetradiida;
отряды гелиолиитоидей: He - Heliolitida, Fr - Proporida, Pt - Protaraeida

Нанесение регионов находок табулятоморфных кораллов на карту мира в геохронологической последовательности позволяет установить центры происхождения и регионы с различным систематическим составом и его изменением по площади и во времени.

Построение гистограмм по видовому составу, а не по родовому и семейственному, обусловлено тем, что под одинаковыми названиями последних скрывается несколько разных родов и семейств, что каждый раз требует ревизии, провести которую не всегда удается. Следует отметить, что видовой состав табулятоморфных кораллов в настоящее время пересматривается с учетом изменчивости и асто-филогенеза, но большинство видов было установлено по методике произвольных срезов. Таким образом, состав и число видов более сопоставимы и однозначны, чем состав и число родов и семейств. Это кажется справедливым даже если учесть, что число видов для какого-то отрезка времени может быть преувеличенным благодаря значительному диапазону изменчивости. Тогда число таких "видов" характеризует увеличение изменчивости по сравнению с числом, отвечающим времени малой изменчивости. Видовой состав и в этом случае отражает эволюционные изменения семейств и отрядов в целом.

Необходимость установления положения экватора для начала ордовика и на рубеже ордовика и силура продиктовано следующими соображениями. Климатическая зональность (другими словами - положение экватора и географических полюсов) в настоящее время лимитирует разнообразие и пространственное распределение шельфовых бентосных организмов, в том числе и кораллов. Такое же соотношение было в прошлые геологические времена /24/. Знание положения палеоэкватора с времени появления табулятоморфных кораллов и во время изменения их состава на рубеже ордовика и силура позволяет оценить влияние климатической зональности. Разные исследователи использовали различные методы для определения положения палеогеографических полюсов и палеоэкватора. Для ордовика получилась хорошая сходимость результатов. Положение южного полюса по различным независимым данным в ордовике определяется районом южной Африки. Мною положение экватора для начала ордовика и рубежа ордовика и силура было нанесено по данным А.В.Долицкого /5/.

Для ордовикских и силурийских палеозоогеографических подразделений нами принята следующая иерархия: климатические пояса - зоогеографические области - зоогеографические провинции. Названия палеоклиматическим поясам даны по принципу современного районирования Мирового океана (до глубины 400 м): Тропический пояс, северный и южный Субтропические пояса, северный - Бореальный и южный -

Нотальный пояса. Для названия палеозоогеографических областей и провинций использованы, как это делали прежние исследователи, наименования континентов и их частей, представлявших в раннем палеозое различные участки Мирового океана /23/.

Для выяснения причины изменения состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура был проанализирован мировой материал, но для иллюстрации в статье использованы данные по Советскому Союзу и Северной Америке. Во-первых, табулятоморфные кораллы СССР в настоящее время являются наиболее полно и последовательно изученными по сравнению с другими странами. Во-вторых, они имеют хорошую стратиграфическую привязку к международной стратиграфической шкале. В-третьих, позднеордовикские акватории СССР принадлежали трем зоогеографическим областям (рис.3, 4). Области представлены с разной площадной полнотой, но степень изученности их кораллового состава является более детальной по сравнению с остальными частями областей. Отечественный материал, поэтому, позволяет оценить изменения состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура и с точки зрения зоогеографии.

Следует также более подробно остановиться на объяснениях к рисункам. На рис.2 даны гистограммы изменения табулятоидей и гелиолитоидей для трех зоогеографических областей. Данные по табулятоидеям отрядов Auloporida и Syringoporida помещены только на рис.1. На рис.2 они отсутствуют, так как сведения по ним отрывочные. На гистограммах рис.2 для Европейской области обобщены данные по табулятоморфным кораллам Эстонии, Северо-Западной Белоруссии, Юго-Восточной Латвии и Подольского Приднестровья (регионы 1-3 на рис.3 и регион 1 на рис.4, Палеобалтийское и Подольское^I моря). Для Канадско-Сибирской области обобщены данные по Средней Сибири (регионы 34-41 на рис.3 и регионы 27-32 на рис.4, Тунгусское море). Для Центральноазиатской-Китайской области обобщены данные по Казахстану (регионы 15-23 на рис.3 и регионы 10-17 на рис.4, Балхашское море).

Для всех трех областей дана международная геохронологическая шкала в едином летоисчислении соответственно последним сведениям, опубликованным в сводке /27/. Продолжительность веков указана на гистограммах слева в скобках над индексами веков. Продолжительность лландоверийского века в настоящее время оценивается в 10-13 млн лет, в статье принято 12 млн лет. Объемы и границы веков и эпох в международной шкале и корреляция с ними местных и регио-

^IНазвания морей даны по сводке ВСЕГЕИ /14/.

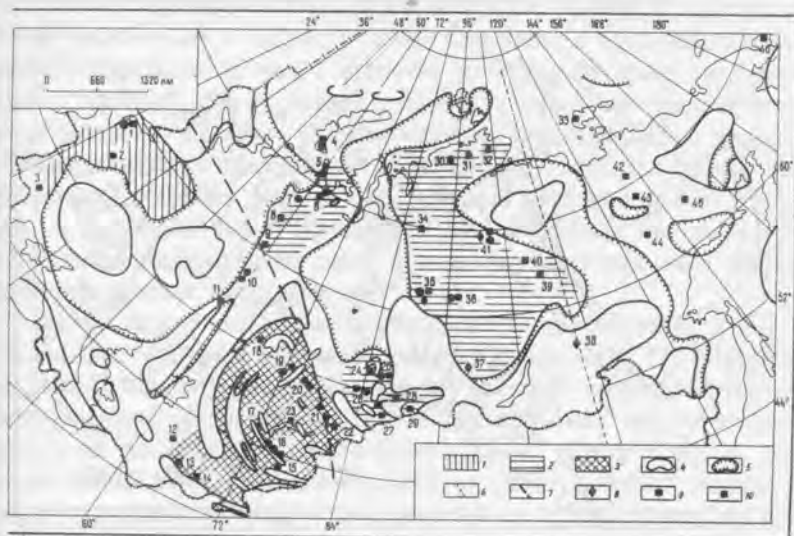


Рис.3. Распространение табулятоморфных кораллов в ордовикских акваториях СССР.

1-3 - зоогеографические области ордовика (1 - Европейская, 2 - Канадско-Сибирская, 3 - Центральноазиатская-Китайская, 4 - суша, 5 - равнина, в том числе временами заливаемая морем, и озера, 6 - положение экватора в конце раннего ордовика, 7 - положение экватора на рубеже ордовика и силура, 8-10 - геологический возраст находок табулятоморфных кораллов, где 8 - ранний ордовик, 9 - средний ордовик, 10 - поздний ордовик.

Номера на карте 1-46 - регионы находок табулятоморфных кораллов: 1 - Эстония, 2 - юго-восточная Латвия и северо-западная Белоруссия, 3 - Подолия, 4 - острова Новой Земли, 5 - остров Вайгач и Полярный Урал, Югорский полуостров, хребет Пай-Хой, 6-II - Урал, западный склон (6 - Полярный Урал, Сянтурский, Хараматолоуско-Щучинский и Усинско-Карский районы, 7-8 - Северный Урал (7 - Косью-Кожимский район, 8 - Подчеремско-Щугорский район), 9-II - Средний Урал (9 - Улсовский и Велсовско-Мойвинский районы, 10 - Промысловский, Усвинский, Косьювинский и Нижнесергинский районы, 11 - Юрюзанский район), 12-14 - Средняя Азия (12 - горы Кульджуктау, 13 - Зирабулак-Зияздинские горы, 14 - Зеравшано-Гиссарская горная область, урочище Шахриомон, сай Ходжа-Курган и Новобак), 15-23 - Казахстан (15 - Чуйская зона, 16-17 - Чуйлийская зона, 18 - Кокчетавская зона, 19 - Целиноградская зона, 20-22 - Майкаин-Экибастуская и Чингиз-Тарбагатайская зоны, 23 - Северное Прибалхашье), 24-29 - Алтае-Саянская складчатая область (24 - Салаир, 25 - Горная Шория, 26-27 - Алтай, 28 - Западные Саяны, 29 - Тува), 30-33 - Северная Сибирь и Советская Арктика (30 - 32 - Таймыр, 33 - Новосибирские острова, остров Котельный), 34-41 - Средняя Сибирь (34 - Игарская зона, 35 - бассейн р.Подкаменная Тунгуска, 36 - басс. рр.Чуны и Н.Чунку, 37 - Ангарская зона, 38 - Каларская зона, 39 - Вилуйская зона, 40 - Моркокинская зона, 41 - бассейн р.Мойеро), 42-46 - Восточная Сибирь или Северо-Восток СССР (42 - Селенныхский край, 43 - хр.Тасхаяхта, 44 - хр.Сетте-Дабан, басс. р.Колымы, р.Ясачная и др., 45 - Омудевские горы, 46 - Чукотский полуостров).

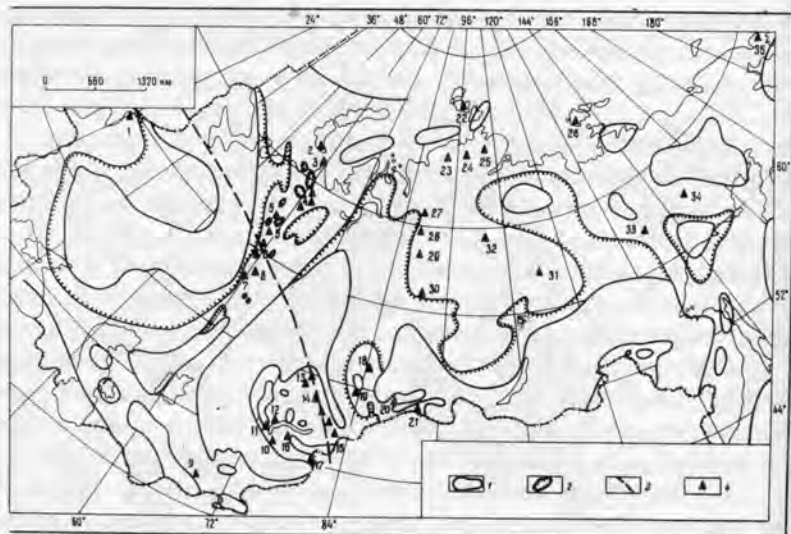


Рис.4. Распространение табулятоморфных кораллов в раннесилурийских (лландовери) акваториях СССР.

1 - суша, 2 - равнина, в том числе временами заливаемая морем, и озера, 3 - положение экватора на рубеже ордовика и силура, 4 - находки лландоверианских табулятоморфных кораллов.

Номера на карте: 1-31 - регионы находок табулятоморфных кораллов: 1 - Эстония, 2 - острова Новой Земли, 3 - остров Вайгач, 4-7 - Урал, Западный склон: 4 - Приполярный и Полярный Урал (Шуго-Кожимский район и гряда Чернышева), 5-6 - Северный Урал (5 - Верхнепечерский район, 6 - Усвинско-Вишерский район и окончание Полодова кряжа), 7 - Средний Урал (Центральная часть Уфимского амфитеатра), 8 - Урал, восточный склон, Средне-Ильчский, Верхнетагильский и Ново-Лялянский районы, 9 - Средняя Азия, Зарафшано-Гиссарская горная область, 10-17 - Казахстан (10 - Чулийская зона, 11 - Западное Прибалхашье, Мын-Арал, 12 - Мойнты и Кызыл-Золе, 13-15 - Предчиргизье и Чингиз-Тарбагайская зоны, 16 - Талды-Курганский район, 17 - Джунгарский хребет), 18-21 - Алтай-Саянская складчатая область (18 - Салаир, 19 - Алтай, 20 - Западные Саяны, 21 - Тува), 22-26 - Северная Сибирь и Арктика (22 - острова Северной Земли, 23-25 - Таймыр, 26 - Новосибирские острова, остров Котельный), 27-32 - Средняя Сибирь (27 - Норильская зона, 28 - Игарская зона, 29 - Курейская и Туруханская зоны, 30 - бассейн р.Подкаменная Тунгуска, 31 - Вилюйская зона, 32 - басс. р.Мойеро), 33-34 - Восточная Сибирь или Северо-Восток СССР (33 - хр.Сетте-Дабан, басс. р.Колымы, р.Ясачная и др., 34 - Омулевские горы, 35 - Чукотский полуостров)

нальных подразделений является предметом дискуссий. Дискуссии касаются объема и ранга подразделений и проведения границы в начале или в конце какого-то хрона или 2-3 хронов. Споры об объеме и ранге региональных подразделений (например, нирундинский и бурский

подгоризонты составляют кетский горизонт или являются самостоятельными горизонтами и т.д.), а также колебания в проведении положения границ веков и эпох в ордовике и силуре не имеет принципиального значения для выяснения развития и изменения табулятоморфных кораллов во времени. В любом случае, табулятоморфные кораллы в Сибири появились раньше, чем в Казахстане, несмотря на то, что вихоревский горизонт (см. рис.2Б), одними относится к концу арегнига, а другими к началу лланвирна. Для сохранения исходной стратиграфической привязки на рис.2 справа от гистограмм даны региональные и местные подразделения.

На рис.3-4 показано распространение табулятоморфных кораллов в акваториях ордовика и раннего силура (лландовери) СССР в палеогеографической ситуации того времени. На рис.3 изображена палеогеографическая реконструкция для ашгилльского века позднего ордовика, а на рис.4 - для лландоверийского века раннего силура, по данным ВСЕГЕИ /14/. Находки кораллов на рис.3 показаны начиная с раннего ордовика, поэтому и получилось, что раннеордовикские кораллы региона 38 оказались приуроченными к суше позднего ордовика. Следует отметить, что и на палеогеографической карте раннего ордовика /14/ этот регион показан как суша и только находки кораллов и другой морской фауны позволяют "говорить о том, что южная граница Лено-Енисейского эпиконтинентального бассейна раннего палеозоя проходила значительно южнее, чем это считалось ранее" /20: с.232/. Но в целом эти данные не меняют палеогеографические реконструкции /14/.

Следует также остановиться и на списке литературы. Он ограничен работами, в которых имеются наиболее полная информация о табулятоморфных кораллах ордовика и раннего силура или в форме монографических описаний видов, либо в форме сводных списков видов /1-3, 6-13, 15-22, 24-26, 28/.

Время появления и развитие табулятоморфных кораллов на протяжении ордовика и раннего силура. Если принять точку зрения, что некоторые ранне-средне- и позднекембрийские роды относятся к аулопоридам и лихенаридам (*Bija*, *Protoaulopora*, "*Rachypora*", *Cambrotrypa*, *Mirolites*, *Micrusilites*, *Archaeotrypa*, *Cambrophyllum*, *Tabulocolus* и др.), то табулятоидеи появились в кембрии. Но перечисленные роды не имеют однозначной систематической интерпретации (?археоциаты, ?хететоидеи, ?кораллы, ?неизвестные книдарии, ?мшанки, ?водоросли)/8: 49, 103, 104, 106, 564, 1303, 1304; 22/.

Достоверные табулятоидеи появились в раннем ордовике, скорее всего в арените (канадий Северной Америки, вихоревский горизонт Сибири). Они были представлены сначала массивными, а потом и трубчатыми колониями *Lichenariida*. Центры появления первых лихенариид, расположенные на территории современной Северной Америки и Сибири, были приурочены в то время к эпиконтинентальным бассейнам Тропического пояса (см. рис.3, регионы 35, 37, 38, 41). Расселение лихенариид шло довольно медленно, но практически во все зоогеографические области, объединяющие моря, как эпиконтинентального, так и геосинклинального типа. В Алтайском геосинклинальном море Канадско-Сибирской области лихенарииды расселились в конце среднего ордовика (тогинский горизонт). В эпиконтинентальное Палеобалтийское море Европейской области лихенарииды проникли также в конце среднего ордовика (оанду, см. рис.2А). Медленное расселение лихенариид могло быть связано как с внутренними причинами (кратковременная стадия планктонной личинки, ее низкая выживаемость и т.д.), так и с внешними причинами (неблагоприятные течения и всякие другие физикогеографические преграды). Возможно, некоторые лихенарииды появились в разных климатических поясах и областях независимо, за счет скелетизации мягких кораллов. Расцвет лихенариид приурочен к концу среднего (карадок) и началу позднего (ашгилы) ордовика. Угасание лихенариид началось еще до рубежа ордовика и силура, но, именно на этом рубеже они полностью исчезли, если не считать находки одного рода в среднем лландовери Эстонии (см. рис.2). Исчезновение лихенариид связано с несколькими факторами, из них два бросаются в глаза. Первый фактор связан с эволюционными преобразованиями лихенариид, приведшими к возникновению гелиолитоидей и новых групп табулятоидей, таких как отряды *Protaraeida*, *Proporida*, *Heliolitida*, *Sarcinulida*, *Halysitida*, *Favositida*, *Cyrtophyllida*. Второй фактор исчезновения лихенариид связан собственно с вымиранием. Вымирание лихенариид на рубеже ордовика и силура наблюдается во всех климатических поясах и зоогеографических провинциях в морях как эпиконтинентального, так и геосинклинального типа.

Табулятоидеи отряда *Tetradiaida* появились позже, чем лихенарииды, в лландейлоский век среднего ордовика (чези Северной Америки), в тех же эпиконтинентальных бассейнах. Тетрадииды возникли, возможно, от тех же предков, что и лихенарииды, но независимо от них, на что указывает, прежде всего специфика строения кораллитов и своеобразное вегетативное размножение. Колонии тетрадиид состояли из длинных четырехгранных, редко пяти- и шестигранных, призм.

Вегетативное размножение осуществлялось путем продольного деления за счет симметрично расположенных складок, на гранях призм (обычно четырех, пяти-шести складок). Расселение тетрадиид происходило с разной скоростью. Так, например, в Тунгусском эпиконтинентальном море они появились в конце среднего ордовика в карадокский век (мангазейский горизонт), в Алтайском геосинклинальном море — на границе среднего-позднего ордовика (чакырский горизонт), а в Палеобалтийском эпиконтинентальном море в середине позднего ордовика (пиргу). В любом случае, вселение тетрадиид в различные бассейны происходило позже, чем лихенариид. Тетрадииды оказались слепой ветвью табулятоморфных кораллов, не давшей начало новым группам кораллов. Вымирание тетрадиид на рубеже ордовика и силура происходило как и лихенариид, во всех климатических поясах и зоогеографических областях в морях как эпиконтинентального, так и геосинклинального типа.

Табулятоидеи отряда *Sarcinulida* появились позже тетрадиид в конце среднего ордовика в карадоке, сначала в Северной Америке (чези), а затем и в других регионах: в Палеобалтийском море в конце карадока (раквере), в Тунгусском море — в позднем ордовике (долборский горизонт), в Балхашском море — в среднем ашгилле (см. рис. I-2, Sa). По одним версиям, сарцинулиды произошли от сирингопорид, по другим — от лихенариид. В позднем ордовике сарцинулиды известны повсеместно и достигают расцвета в середине ашгилла. Вымирание сарцинулид произошло на рубеже ордовика и силура во всех морях того времени.

Табулятоидеи отряда *Halysitida* произошли, скорее всего от разных родов сотовых лихенариид, отличающихся друг от друга прежде всего структурой скелетной ткани. Время первого появления хализитид в разных районах не совпадает и колеблется в пределах: конец среднего ордовика (карадок) — начало позднего ордовика (ашгилл). Хализитиды появились в эпиконтинентальных морях Канадско-Сибирской области, по-видимому, раньше, чем в других бассейнах. И все же, в каком случае мы имеем дело с миграциями, а в каком — с независимым акваториальным происхождением пока не установлено. Считается, что хализитиды являлись космополитной группой однообразного систематического состава. Хализитиды испытали расцвет дважды: в ашгиллском веке позднего ордовика и в лландоверийском веке раннего силура с некоторыми вариациями в различных бассейнах (см. рис. I-2). Вымирание хализитид приурочено к концу раннего и началу позднего силура. Хализитиды не дали начало новым группам табулятоидей.

Табулятоидеи отряда Favositida появились на границе среднего и позднего ордовика, но, в любом случае позже хализитид. Они произошли от лихенариид, и, по-видимому, впервые возникли в эпиконтинентальных бассейнах Канадско-Сибирской области в Тропическом поясе. Ряд групп фавозитид, вероятно, возникли в разных областях независимо друг от друга. Так, акваторией происхождения Agelolitidae (поздний ордовик, ашгилл) явились моря геосинклинального типа Центральноазиатской-Китайской области (см. рис.2В, Аг). Вероятно, агелолитиды сначала возникли в Китайском регионе, а затем мигрировали в Казахстан и Среднюю Азию (Балхашское и Тянь-Шанское моря). Присутствие агелолитид определяет специфику Центральноазиатской-Китайской области. В Европейской и Канадско-Сибирской областях агелолитиды неизвестны. Правда, из позднего ордовика Новой Земли и Северо-Востока СССР агелолитиды указаны, но зоогеографическое положение этого района неясно. Присутствие там редких агелолитид можно объяснить миграциями из Китая сначала на Северо-Восток СССР, а затем в район Новой Земли. Агелолитиды существовали очень недолго, в продолжении одного ашгилльского века. Расцвет совпадал с серединой ашгилла, а на рубеже ордовика и сидура агелолитиды вымерли (см. рис.2В, Аг). Другие семейства фавозитид развивались с постоянным возрастанием разнообразия во всех зоогеографических областях на протяжении всего позднего ордовика, сидура и девона (см. рис.1,2). Отсутствие фавозитид в некоторых интервалах на рубеже ордовика и сидура связано с историей развития определенных бассейнов, но не с вымиранием.

Табулятоидеи отряда Cyrtophyllida произошли от лихенариид, как показали работы Ю.М.Фомина (автореферат кандидатской диссертации). Он установил, что первые циртофиллиды имели призматические и округло-призматические кораллиты, плотно примыкающие друг к другу, как у сотовых лихенариид. В последующем морфогенезе кораллиты стали цилиндрическими и удаленными друг от друга, а пространство между ними заполнилось пузырчато-трубчатыми образованиями. Учитывая морфогенез циртофиллид, многие канадские находки следует считать позднеордовикскими, а не среднеордовикскими, как, например, циртофиллиды из известняков Bad Coche Rapids. Циртофиллиды появились, по-видимому, на границе среднего и позднего ордовика в Канадско-Сибирской области почти повсеместно и стали характерным элементом этой области (см. рис.1,В). Циртофиллиды неизвестны в Европейской области и до сих пор не указаны и не описаны из Центральноазиатской-Китайской области. Правда, О.П.Ковалевский устно

сообщил, что им обнаружен в Северо-Восточном Казахстане в среднем ашгилле род *Saryarkia* (nom.nud.), относящийся к циртофиллидам. Отсутствие изображений и описаний не позволяет судить об этом. К сожалению, невалидное название *Saryarkia* уже используется в казахстанских списках /9, II/. В.Е.Коник /9/ указывает его из Майкаин-Экибастузского района (см. рис.3, регион I3). Если предположить, что род *Saryarkia* все же относится к циртофиллидам, то специфичность последних для Канадско-Сибирской области остается в силе. В этой области циртофиллиды многочисленные, разнообразные, имеющие определенную историю развития. В Северо-Восточном Казахстане они являются "привходящим" элементом неожиданно появляющимся в период наибольшей трансгрессии (средний ашгилл) и также неожиданно исчезающим. Присутствие многочисленных циртофиллид в позднем ордовике Урала и на Северо-Востоке СССР заставляет предполагать или о более широком распространении Канадско-Сибирской области или о вторжении элементов одной области в другие в определенные временные отрезки. Расцвет циртофиллид был приурочен к раннему и среднему ашгиллу позднего ордовика. На рубеже ордовика и силура циртофиллиды вымерли.

Гелиолитоидеи произошли от табулятоидей: отряды *Proporida* и *Heliolitida* от скелетных лихенариид, а *Protaraeida* - от бесскелетных лихенариид. Время появления первых гелиолитоидей непонятно из-за неясности морфологической или стратиграфической привязки. Самыми древними гелиолитоидеями считаются типовой вид рода *Protaraea* - *P.vetusta* (Hall) из верхов нижнего карадока (США (основание трентона) и разнообразные гелиолитоидеи из среднего карадока Австралии. Морфология лектотипа типового вида рода *Protaraea* до сих пор не установлена. Отсюда неясно и систематическое положение лектотипа, относится он к табулятоидеям или гелиолитоидеям. Среднекарадоковский возраст австралийских гелиолитоидей /24/ кажется сомнительным. На наш взгляд соотношение кораллитов и гетероморфных компонентов и разнообразная морфология свидетельствует о более позднем возрасте австралийских гелиолитоидей. Скорее всего, гелиолитоидеи появились в конце карадока почти одновременно в морях как эпиконтинентального, так и геосинклинального типа, где достигли большого разнообразия уже в ашгилле. Достоверные гелиолитоидеи отряда *Protaraeida* появились в конце среднего ордовика в Европейской области, как в морях геосинклинального, так и эпиконтинентального типа в середине карадока (см. рис.2А, Pt). В этой области протареиды достигли и наибольшего разнообразия. Расцвет протареид в Европейской области совпал с ашгиллским веком

позднего ордовика. На рубеже ордовика и силура разнообразие и число протарейд здесь резко сократилось. Аналогичная картина наблюдается в Северной Америке. В Канадско-Сибирской области достоверные протарейды известны в Канадской провинции, а в Сибирской — они до сих пор не обнаружены. В Центральноазиатской-Китайской области протарейды встречаются довольно редко и только в конце ордовика в интервале конец позднего карадока — ашгилл (см. рис.2В.)

Появление протарейд в Центральноазиатской-Китайской области позже, чем в Европейской, можно объяснить как "вселением", так и самостоятельным происхождением от каких-то других бесскелетных лихенарийд. Из этого краткого обзора видно, что протарейды являлись характерным элементом кораллового сообщества Европы и Северной Америки.

Гелиолитоидеи отряда *Proporida* появились в конце позднего карадока в одних областях и в начале ашгилла в других (см. рис.1, 2). Первые пропориды отличались друг от друга структурой скелетной ткани, что указывает на их парафилитическое происхождение от разных родов сотовых лихенарийд. Кроме того, некоторые пропориды возникли и территориально независимо в различных зоогеографических областях. Особенно это относится к пропоридам из Канадско-Сибирской области. Наибольший расцвет пропориды испытали в ашгилловский век позднего ордовика. На рубеже ордовика и силура разнообразие и число пропорид резко сократилось.

Первые гелиолитоидеи отряда *Heliolitida* появились в ашгилле, позже протарейд и пропорид (см. рис.1,2). Так, в Европейской области первые гелиолитиды известны из раннего ашгилла (вормси), в Канадско-Сибирской области — из среднего ашгилла (Монгольское море) и лландовери (Сибирское море), в Центральноазиатской-Китайской области — из раннего ашгилла (средняя часть дуланкаринского горизонта). Вопрос о происхождении отряда *Heliolitida* является еще более сложным, чем отряда *Proporida*. Первые представители отряда гелиолитид с самого начала обладали довольно большим числом гетероморфных трубчатых компонентов, что является признаком высокой организации. Вероятно, первые гелиолитиды возникли от скелетных сотовых лихенарийд, но произошли они в разных зоогеографических областях в большинстве случаев независимо друг от друга. На протяжении позднего ордовика и силура отряд гелиолитид в целом развивался монотонно, хотя в отдельных областях наблюдались всплески то в позднем ашгилле, то в лландовери. Если рассмотреть распространение отряда гелиолитид в конкретных регионах разных областей, то на рубеже ордовика и силура наблюдается измене-

ние их разнообразия и числа (см. рис. I, 2). Расцвет отряда гелио-литид начался с середины раннего силура и продолжался по ранний девон включительно, в конце среднего девона они вымерли.

Причины изменения состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура. Происхождение и развитие табулятоморфных кораллов показывает, что на рубеже ордовика и силура одни отряды вымерли, разнообразие других резко сократилось, и только единичные отряды сохранили свой объем и стали испытывать расцвет с начала или середины лландовери (см. рис. I, 2). В этой картине развития, прежде всего, впечатляет резкое вымирание четырех отрядов табулятоидей (*Lichenariida*, *Sarcinulida*, *Tetradiida*, *Cyrtophyllida*) и резкое сокращение двух отрядов гелиолиитоидей (*Protaraeida*, *Proporida*). В отечественной литературе причины вымирания различных организмов наиболее полно проанализированы Л.Ш. Давиташвили /4/.

Табулятоморфные кораллы позднего ордовика представляли собой многокомпонентную биоценотическую систему, где компоненты были определенным образом сбалансированы внутри себя, друг с другом (внутренние факторы), а также с физико-географическими условиями обитания (внешние факторы). Изменение биоценотической системы, то-есть изменение состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура рассмотрим с этих точек зрения.

Начнем с более понятных физико-географических факторов. В понятие физических факторов бассейнов, прежде всего, входят: соленость, давление (другими словами, батиметрия - глубина обитания) и температура (зависит от климатической зональности и глубины обитания). В понятие географических факторов входят: соотношение море - суша (другими словами трансгрессивный или регрессивный этап развития Земли), климатическая зональность (то есть расположение экватора и полюсов). Табулятоморфные кораллы ордовика и раннего силура найдены в известняках, но не обнаружены в доломитах, что указывает, вместе с сопутствующей фауной, на их обитание в бассейнах с нормально-морской соленостью того времени. Данных о принципиальных изменениях солености бассейнов, где находились табулятоморфные кораллы на рубеже ордовика и силура, не имеются.

Работы по глубинам обитания табулятоморфных кораллов /9, 10, 21/ показывают, что батиметрическому оптимуму соответствуют отшель шельфа, открытый шельф, лагуна рифа и песчаный шлейф рифа (зона батресс). На склонах шельфа они редки, а в депрессиях не встречаются вовсе.

В позднем ордовике шельф занимал огромные пространства (см. рис.3). На рубеже ордовика и силура началась глобальная регрессия, приведшая к сокращению площади шельфа (см. рис.4). Сокращение площади оптимальных батиметрических условий обитания должно было повлечь за собой и нарушение равновесия биоценотических отношений, существовавших в позднем ордовике. Сокращение шельфа вызвало смещение биоценозов в пространстве, что нарушило равновесие одних и уничтожило другие биоценозы. В зависимости от уровня и особенностей организации одни отряды табулятоморфных кораллов стали нежизнестойкими в новых условиях обитания, а другие наоборот – жизнестойкими. Шесть отрядов табулятоморфных кораллов оказались конкурентно несостоятельными, что привело к полному вымиранию четырех отрядов табулятоидей и резкому сокращению двух отрядов гелиолитоидей на рубеже ордовика и силура. Вымирание отрядов *Lichenariida*, *Tetradiida*, *Sarcinulida* и *Cyrtophyllida* и сокращение разнообразия отрядов *Protaraeida* и *Proporida* сопровождалось на рубеже ордовика и силура устойчивым существованием отряда *Nalytitida* и процветанием отряда *Favositida*. Такая картина наблюдается во всех трех зоогеографических областях.

Для лlandoверийского века раннего силура считают характерным космополитизм табулятоморфных кораллов. Следует иметь в виду, что лlandoверийский коралловый космополитизм особого свойства. Он связан с тем, что группы кораллов, специфичные для определенных зоогеографических областей вымерли, а не с тем, что усилились связи и миграции между бассейнами. Наоборот, регрессия привела к еще большей акваториальной разобщенности бассейнов в начале раннего силура по сравнению с поздним ордовиком (см. рис.3,4).

С регрессией в начале силура могли быть связаны разнообразные явления, в том числе такие, как понижение уровня моря, изменение содержания кислорода, уменьшение вентиляции вод, сопровождающейся сероводородным заражением, усилением дифференциации на климатические пояса и т.д.

Климатическая зональность распределения табулятоморфных кораллов на рубеже позднего ордовика – раннего силура не изменилась. Не менялась она и в течение ордовика, несмотря на смещение положения экватора в течение раннего – позднего ордовика (см. рис.3). Табулятоморфные кораллы на протяжении этого времени существовали в тех же климатических поясах: Тропическом и Субтропическом и только в ашгилле на границе Субтропического и Бореального поясов. Таким образом, климатическая зональность и зоогеографическая специфика не были причиной изменения состава табулятоморфных корал-

лов на рубеже ордовика и силура.

В последнее время оживились идеи о космических причинах вымирания на разных рубежах. В настоящее время выдвинута идея о космической иридиевой бомбардировке. Проверка содержания иридия на границе ордовика и силура была проведена /30/ в разрезе стратотипа границы Добс-Линн (Шотландия) и в разрезе о.Антикости (Южная Канада). В Добс-Линн на протяжении карадока, ашгилла и лландовери обнаружено высокое, но устойчивое без пиков, содержание иридия, что связано с региональной эрозией ультраосновных пород /30/. В разрезе о.Антикости концентрация иридия не обнаружена. Таким образом, идея о космической иридиевой причине вымирания на рубеже ордовика и силура, является несостоятельной.

З а к л ю ч е н и е . Изменение состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура связано с двумя основными причинами: с уровнем и особенностями организации разных отрядов табулятоморфных кораллов (внутренняя причина) и с площадным сокращением среды обитания - шельфа (внешняя причина). В результате изменились биоценотические отношения, приведшие на рубеже ордовика и силура к вымиранию четырех отрядов, стабильного состояния одного и процветанию другого отряда табулятоидей, а также к сокращению разнообразия двух отрядов гелиолитоидей.

Литература

1. Б а н д а л е т о в С.М. Силур Казахстана. Алма-Ата; 1969. 153 с.
2. В л а д и м и р с к а я Е.В. и др. Вопросы палеогеографии и стратиграфии силура Тувы в связи с новыми данными о брахиоподах чергакской серии // Зап.Ленингр.горн.ин-та. 1986. Т.107. С. 26-35.
3. Граница ордовика и силура в Казахстане. Алма-Ата; 1980. 299 с.
4. Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.; 1969. 440 с.
5. Д о л и ц к и й А.В. Образование и перестройка тектонических структур. М.; 1985. 219 с.
6. З о т о в В.М. Фауна целентерат палеозоя Белоруссии // Палеонтология и ее роль в познании геол.строения территории Белоруссии. Минск; 1986. С.63-65.
7. История изучения палеозойских кораллов и строматопороидей // Тр.Ин-та Геологии и геофизики. Вып.131. М.; 1973. 288 с.
8. К л а м а н н Э.Р. Сообщества и биозональность табуля-

томорфных кораллов силура Прибалтики // Теория и опыт экостратиграфии. Таллин; 1986. С.80-98.

9. К о н и к В.Е. Экологические типы ассоциаций табулят и гелиолитид и закономерности их размещения в Майкаинском рудном районе Центрального Казахстана // Фанерозойские рифы и кораллы СССР // Тр.5-го Всесоюз. симп.по кораллам и рифам. М.; 1986. С. 33-36.

10. Л а т ы п о в Ю.Л., Х а й з н и к о в а К.Б. Сообщества кораллов и выделение корреляционных стратиграфических подразделений // Кораллы и рифы фанерозоя СССР / Тр.4-го Всесоюз. симп.по ископаемым кораллам. М.; 1980. С.87-92.

11. Н и к и т и н И.Ф. Ордовик Казахстана. Ч.1 - Стратиграфия. Ч.П - Палеогеография, палеотектоника. Алма-Ата; 1972-1973. 342 с.

12. Опорные разрезы палеозоя Северо-Востока СССР. Магадан; 1974. 161 с.

13. Опорный разрез реки Мойеро силура Сибирской платформы // Тр.Ин-та Геологии и геофизики СО АН СССР. 1985. Вып.629. 175 с.

14. Палеогеография СССР. Пояснительная записка. Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Т.1. Докембрий, кембрийский, ордовикский и силурийский периоды. М.; 1974. 13 карт. 275 с.

15. Р о з м а н Х.С. Биостратиграфия и зоогеография верхнего ордовика Северной Азии и Северной Америки // Тр.ГИН АН СССР. 1977. Вып.305. М.; 1977. 171 с.

16. Силур Сибирской платформы. Опорные разрезы северо-запада Сибирской платформы // Тр.Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1980. Вып.446. 184 с.

17. Силур Сибирской платформы. Разрезы, фауна и флора северо-западной части Тунгусской синеклизы // Тр.Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1982. Вып.508. 174 с.

18. С л а д к о в с к а я М.Г. Табулятоморфные кораллы из верхнего ордовика Юго-восточного Узбекистана // Палеонтол.журн. 1987. № 1. С.22-29.

19. Стратиграфия и фауна ордовика и силура Чукотского полуострова // Тр.Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1977. Вып. 351. 222 с.

20. Стратиграфия ордовика Сибирской платформы // Тр.Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1975. Вып.200. 254 с.

21. Т е с а к о в Ю.И. Табуляты. Популяционный биоценотический и биостратиграфический анализ // Тр.Ин-та геологии и геофизики - 120 -

зики СО АН СССР. 1978. Вып.409. 262 с.

22. Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы Урала // Разработ.комис.Уральского Межвед.стратигр.совещания, приняты на его пленарном заседании, состоявшемся в г.Свердловске 6 апр. 1963 г. и утв. Межвед.стратигр.ком. 14 апр. 1964 г. Л.; 1968.

23. У с т р и ц к и й В.И. О принципах выделения и номенклатуре крупнейших палеозоогеографических подразделений Земли // Палеонтол.журн. 1986, № 3. С.3-10.

24. У з о б и Б.Д. Характер распространения некоторых групп прикрепленных организмов в раннем фанерозое // 27-ой Межд.геол. конгресс. Палеонтология. М.; 1984. Т.2. С.8-15.

25. Фанерозой Сибири // Тр.Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1984. Вып.595. 192 с.

26. Фауна и биостратиграфия верхнего ордовика и силура Алтае-Саянской области // Тр.Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1978. Вып.405. 150 с.

27. Х а р л е н д У.Б. и др. Шкала геологического времени. М.; 1985. 240 с.

28. B o l t o n Th.E. Catalogue of type Invertebrate fossils of the Geological Survey of Canada. Vol.I-V. 1960, 1965, 1966, 1968, 1974. 1379 p.

29. H e Y u a n x i a n g, Y a n g X i a n h e, W a n g H o n z h e n. Early Cambrian Coelenterates from Nanjiang, Sichuan, China // Abstracts. Fourth International Symposium on Fossil Cnidaria. Washington, D.C., USA, August 7-12, 1983. P.II.

30. W i l d e P. et al. Iridium abundance across the Ordovician-Silurian stratotype // Science. 1986. B.233. N 4761. P.339-341.

СИСТЕМА РУДИСТОВ (КЛАСС BIVALVIA)

Рудисты являются одной из вымерших групп двусторчатых моллюсков, существовавших относительно короткое время (оксфорд – маастрихт), достигших высокой степени специализации, распространенных на огромных пространствах в пределах Тетического климатического пояса и благодаря этому уже давно привлекающих внимание исследователей с различных точек зрения. Разработка систематики группы сопряжена с большими трудностями, связанными, в первую очередь: 1) с невозможностью расшифровать функциональное назначение некоторых внутренних структурных элементов раковины, что ведет к искаженной оценке систематической значимости отдельных признаков, 2) отсутствием аналогов среди современных организмов, что не позволяет достоверно реконструировать образ жизни рудистов и функции их органов и систем, 3) широким развитием явлений параллелизма и гомеоморфии в одновременно существовавших группах, что не разрешает использовать экологический критерий в качестве самостоятельного, 4) неполнотой геологической летописи, обуславливающей выпадение переходных форм между предками и потомками в большинстве филогенетических ветвей. Поэтому систематика рудистов всегда строилась на комплексе морфологических признаков, отражающих специфику строения раковины у различных представителей, и на морфогенезе наиболее важных структур.

I. Краткий обзор истории изучения систематики рудистов

"Научная" история рудистов начинается с работ Ламарка /10, II/, который впервые установил три рода: *Hippurites* и *Radiolites* – для высококонических раковин, найденных в верхнем мелу, и *Diceras* – для двурогих раковин, обнаруженных в верхней юре. В 1808 г. он предложил объединить *Diceras* и *Chama*, с которым первый род, по его мнению, имел морфологическое сходство, в секцию *Chamidae*, а в 1819 г. /12/ включил *Hippurites*, *Radiolites* и *Sphaerulites* в секцию *Rudistes*. Грей в 1848 г. предложил для меловых рудистов три семейства: *Hippuritidae*, *Radiolitidae* и *Caprotinidae*, к которым Орбиньи в 1850 г. добавил четвертое – *Caprinidae*. Его работа /14/ является первой крупной монографией по рудистам (в ней описано 8 родов и 75 видов из меловых отложений Южной Франции).

Мюнзе-Шальма в 1873 г. /13/ публикует первую общую классификацию рудистов, охватывающую все известные к тому времени семейства: *Chamidae* Lam., 1808, *Monopleuridae* fam.nov., *Bayleidae* fam.nov., *Caprinidae* d'Orb., 1850, *Hippuritidae* Gray, 1848, *Heterocaprinidae* fam.nov. Данная классификация была основана на внешней форме створок и характере их прикрепления, строении замочного аппарата, мест прикрепления аддукторов, типах дополнительных полостей и паллиальных каналов.

Следующий качественно новый вариант систематики был предложен Кюном /8/ и Кутасси /9/. Они разделили рудистов на два надсемейства: *Chamasea* (*Diceratidae*, *Requienidae*, *Monopleuridae*, *Caprotinidae*, *Caprinidae*) и *Rudistae* (*Hippuritidae*, *Radiolitidae*). По сравнению с классификацией Мюнзе-Шальма ими было заменено название семейства *Chamidae* на *Diceratidae* и упразднены *Bayleidae* и *Heterocaprinidae*. К сожалению, в одном надсемействе *Chamasea* объединялись формы с двумя различными типами замочного аппарата. Чтобы этого избежать В.Ф.Пчелинцев /5/ делит группу рудистов, которую он рассматривает в ранге отряда *Rudistae*, на два подотряда (*Dextrodonta* - правозубые и *Sinistrodonta* - левозубые). Подобное деление было принято и в "Основах палеонтологии" /1/, но с понижением ранга подотряда до уровня надсемейства. Надсемейства по комплексу признаков (микроструктура стенки раковины, наличие полостей и каналов, строение сифональных зон и лигамента, характер прикрепления правой или левой створками) разделялись ими на семейства. Классификация Н.Н.Бобковой и В.Ф.Пчелинцева /1/ представлена в следующем виде: отряд *Rudistae* - н/с *Dextrodonta*: *Plesiodiceratidae* Pchel., 1959, *Epidiceratidae* Renng., 1950, *Heterodiceratidae* Pchel., 1959, *Diceratidae* Dall, 1895, *Requienidae* Douv., 1914; н/с *Sinistrodonta*: *Monopleuridae* Mun.-Chalm., 1873, *Gyropleuridae* Paq., 1905, *Caprotinidae* Gray, 1848, *Caprinidae* d'Orb., 1850, *Plagiptychidae* Douv., 1888, *Hippuritidae* Gray, 1848, *Radiolitidae* Gray, 1848. Надо отметить, что использование названия *Dextrodonta* и *Sinistrodonta* для таксона семейственного ранга неправомерно /3/. Поскольку употребление названий таксонов отрядной группы в настоящее время еще не регламентировано, то использование таких названий как *Dextrodonta* и *Sinistrodonta* для обозначения подотрядов, а *Rudistae* - для отряда, вполне возможно, но несмотря на это их также следует отбросить в соответствии с рекомендациями по замене описательных названий типифицированными /7/.

В "Treatise on Invertebrate Paleontology" /16/ рудисты отно-

сятся к отряду Hippuritoida Newell, 1965 и надсемейству Hippuritacea, объединяющему семейства Diceratidae, Requieriidae, Monopleuridae, Caprotinidae, Caprinidae, Hippuritidae, Radiolitidae.

Надо отметить, что авторы данной классификации (Cox, Perkins, Coogan, Dechazeaux) вслед за Кюном и Кутасси в отряд Hippuritoida включили и мегалодонтид в одном надсемейственном ранге с рудистами. Рассматриваемая классификация на современном уровне изученности группы являлась наиболее удачной и широко применялась специалистами многих стран.

Л.А.Невесская, О.А.Скарлато и др. /4/, разработавшие новую систему класса Bivalvia, в составе надотряда Autobranchia выделяют самостоятельный отряд Hippuritida и включают в него четыре надсемейства: Megalodontoidea, Caprotinoidea, Hippuritoidea, Arcinelloidea. Собственно рудисты здесь представлены двумя надсемействами: Caprotinoidea (Diceratidae, Requieriidae, Monopleuridae, Caprotinidae, Caprinidae) и Hippuritoidea (Hippuritidae, Radiolitidae). Нас не может удовлетворить диагноз отряда, данный в рассматриваемой работе. Он составлен, в основном, по признакам семейства Arcinellidae, появившегося лишь в кайнозое. К большому сожалению, в диагнозе совершенно не отражены специфические особенности рудистов, неповторимые в любых других группах двусторчатых моллюсков. В данной классификации рудисты как группа, характеризующаяся особыми морфологическими чертами и имеющая свою историю развития, оказалась разобранной на две подгруппы одинакового ранга с двумя другими абсолютно разнородными группами (Megalodontoidea и Arcinelloidea). Кроме того в одно надсемейство Caprotinoidea объединены семейства Diceratidae и Requieriidae, с одной стороны, и Monopleuridae, Caprotinidae и Caprinidae, с другой, имеющие принципиально различные типы замочного аппарата (соответственно декстродонтный и синистродонтный). Из данного анализа напрашивается вывод о необходимости подразделения отряда Hippuritida на два подотряда и отделения от Caprotinoidea самостоятельного надсемейства Diceratoidea.

Позднее зоологи О.А.Скарлато и Я.И.Старобогатов /6/ несколько видоизменили эту классификацию, распределив собственно рудистов среди трех надсемейств: Caprotinoidea, Requierioidea и Hippuritoidea. Как следует из приведенных авторами характеристик надсемейств, их классификация основана лишь на внешних морфологических (форма раковины, соотношение створок) и палеоэкологических признаках (характер прикрепления к субстрату). Элементы внутреннего строения, в первую очередь, тип замка, мускульные отпечатки,

дополнительные полости, паллиальные каналы и другие признаки совершенно не приняты во внимание. В результате, предложенная классификация, на наш взгляд, оказалась очень далекой от естественной. Такие декстродонтные формы, как *Diceratidae* и *Requieniidae*, попали в разные надсемейства, и наоборот, одно надсемейство *Caprotinoidea* содержит как синистродонтные (*Monopleuridae*, *Caprotinidae*, *Caprinidae*), так и декстродонтные формы (*Diceratidae*). Включение в состав *Caprotinoidea* семейства *Lithiotidae*, а в *Hippuritoidea* — семейства *Plicatostylidae*, пусть даже условно, еще больше запутывает картину, так как на филогенетической схеме на рис. 7 в работе упомянутых авторов эта условность опущена и в результате *Caprotinoidea* появляются в среднем триасе и живут почти до половины палеогенового периода, а *Hippuritoidea* возникают в средней юре. Но как показано исследованиями многих специалистов по рудистам, отраженными в основных современных сводках по палеонтологии, подобные построения противоречат естественной истории развития группы.

С совершенно иных позиций подходит к разработке систематики рудистов английский палеонтолог П. У. Скелтон /15/. В основу он кладет закономерности морфогенеза основных функциональных структур, в том числе лигамента, замочного и мускульного аппаратов, дополнительных полостей и паллиальных каналов. Автором предложены следующие семейства в надсемействе *Hippuritacea*: *Diceratidae*, *Requieniidae*, *Caprotinidae*, *Ichthyosarcolitidae*, *Caprinidae*, *Plagioptrychidae*, *Antillocaprinidae*, *Radiolitidae*, *Hippuritidae*. При сравнении этой классификации с таковой, принятой в "Treatise", видно, что автор объединил семейства *Caprotinidae* и *Monopleuridae*, а из семейства *Caprinidae*, которое он считал полифилетическим, наоборот, выделил еще три семейства (*Ichthyosarcolitidae*, *Plagioptrychidae*, *Antillocaprinidae*). Рассмотренная классификация основана на морфологическом и палеобиологическом подходе, сопровождается филогенетической схемой и по праву может считаться естественной.

Краткий обзор показывает, что специалистами ряда стран предложено несколько вариантов классификации рудистов, большинство из которых во многих чертах совпадают и дополняют друг друга. Особенно близки категории семейственного ранга. Но по-прежнему остаются дискуссионными такие вопросы, как возможность выделения рудистов в самостоятельный отряд, выбор ранга подразделений, промежуточных между отрядными и семейственными таксонами, степень детализации систематически крупных семейств и т.д. Попытка решения некоторых

из них предпринята автором настоящей статьи.

2. Предлагаемая система рудистов

Предложенная в настоящей работе система рудистов основана на комплексе критериев: сравнительно-морфологическом, морфогенетическом, палеобиологическом, филогенетическом, геохронологическом и географическом. Естественно, не все критерии в равной степени применялись при выделении таксонов разного ранга. Особенно широко перечисленные критерии использовались нами при обосновании самостоятельности надсемейств и семейств.

Мы относим рудистов, согласно общепринятой точке зрения, к отряду Hippuritida Newell, 1965, но в отличие от "Treatise" /16/, понимаем его в более узком объеме, так как в данный отряд включаем только собственно рудистов (надсемейство Hippuritacea Gray, 1846, по /16/), а надсемейство megalodontacea Morris et Lycett, 1854 (по /16/) предлагаем из отряда вывести, ибо, по нашему мнению, представители данной группы характеризуются чертами, более близкими к гетеродонтным двустворчатым моллюскам, к тому же они не являются прикрепленными организмами. Мы также считаем, что кайнозойское надсемейство Arcinelloidea, включаемое некоторыми авторами /4, 6/ в состав отряда Hippuritida, должно быть изъято из него, так как представители этого надсемейства характеризуются особенностями, общими с группой хамид. Таким образом, здесь рудисты рассматриваются нами в качестве самостоятельной группы отрядного ранга в том же объеме, как это было принято в "Основах палеонтологии" /1/.

Диагностическими признаками отряда Hippuritida являются неравностворчатость раковины, прикрепление к субстрату одной из створок, уменьшение числа зубов до одного в нижней и двух в верхней створках (у поздних форм зубы могут исчезать), присутствие своеобразных морфологических структур у ряда групп, как правило, сложная микроструктура стенки раковины. Отряд по типу строения замочного аппарата подразделяется нами на два подотряда.

Их выделение позволяет широко использовать ранг надсемейства при разработке более дробной систематики рудистов. По сравнению с классификацией рудистов, принятой в "Treatise", для всех таксонов, за исключением отряда, нами повышен ранг на один или в некоторых случаях на два уровня, что не противоречит общей тенденции систематики /2/.

В основу предлагаемой системы положены результаты монографического изучения 73 родов рудистов из верхнеюрских и меловых отло-

жений Альпийской подобласти Средиземноморской палеозоогеографической области. Из них 40 родов происходят с территории Юга СССР.

Ниже даны диагнозы отряда, подотрядов и надсемейств, для каждого таксона высшего ранга указан состав (для новых таксонов приведен краткий диагноз). На рисунках 1-8 приведены схемы строения основных представителей рассматриваемых таксонов (в большинстве случаев изображены голотипы генотипов).

Класс Bivalvia

Надотряд Autobranchia

Отряд Hippuritida Newell, 1965

Раковина неравностворчатая, с декстродонтным (D) или синистродонтным (S) замком; у более примитивных форм лигамент внешний, мускульные отпечатки (передний - *ma* и задний - *mr*) поверхностные или на миофорных подставках (*mna*, *mnr*), у более развитых форм могут присутствовать дополнительные полости (O), палиальные каналы (pc), днища (tb), миофорные апофизы (*ama*, *amr*), внутренняя лигаментная ямка (l) или лигаментный гребень (L), вторичные складки, пилляры (*sp*, *sr*), псевдопилляры (*spa*, *sra*), мультипилляры (*mlr*), поры (pr), радиальные каналы (rc), оскуломы (So, *Bo*) и мультиоскуломы (*mlo*); стенка компактная, канцелятная или ретикулятная; цементно прикрепляются одной из створок, реже свободно лежат на грунте. $J_3 \times x_2 - K_2 m$.

Подотряд Diceratina Yalin, subord. nov.

Раковина роговидная или спиралевидная, с закрученной макушкой, замок D ($\frac{1}{2} : \frac{3}{2}$), лигамент в длинной краевой борозде (Lf), *ma* поверхностный, *mr* обеих створок на *mnr*, погружающейся под замочную площадку или находящейся на ее уровне; каналы и поры в стенке отсутствуют, главная полость лишена каких-либо дополнительных внутренних структур; стенка компактная; прикреплялись левой (GV) или правой (DV) створкой, реже свободнолежащие. Состав: Diceratoidea, Epidiceratoidea. $J_3 \times x_2^2 - K_2 m_2$.

Надсемейство Diceratoidea Dall, 1895

Раковина прикреплялась DV, *mr* обеих створок на *mnr*, всегда погружающихся под замочную площадку; сифональные полосы (Sb, *Eb*) и O отсутствуют. Состав: Diceratidae Dall, 1895 (Diceras Lam., 1805; рис. 1a, б; Macrodiceras Karcz., 1969). $J_3 \times x_2^2 - K m_1$.

Надсемейство Epidiceratoidea Renngarten, 1950

Раковина прикреплялась GV, *mr* DV на *mnr*, погружающейся под замочную площадку; *mr* GV на погружающейся миофорной подставке или

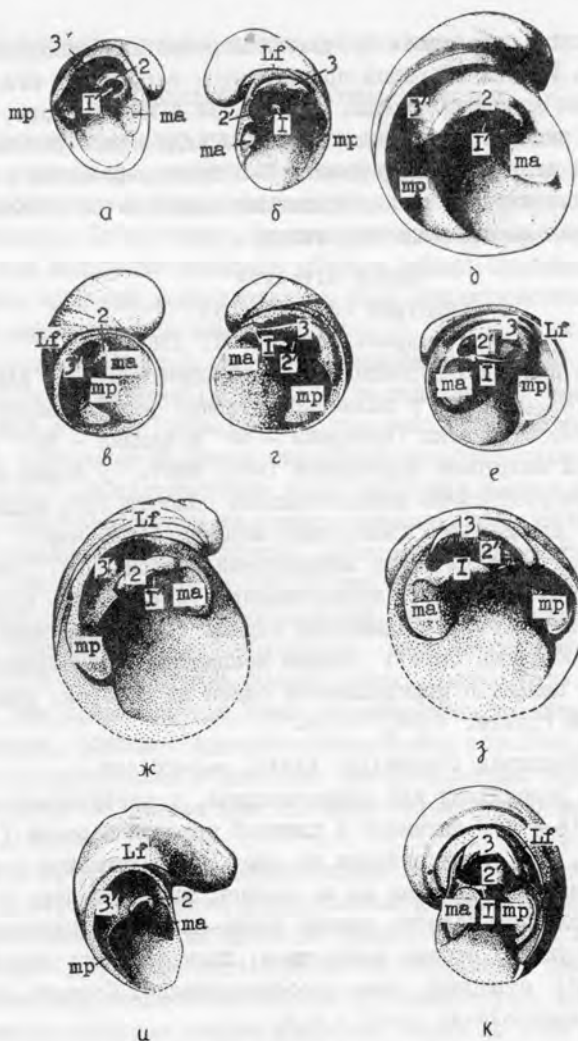


Рис.1. Основные представители надсемейств:
 а, б - Diceratoidea: Diceratidae (*Diceras arietinum* Lam.,
 x 0,5: а - GV, б - DV; Dechazeaux, 1941, табл.1, фиг.12 и 13
 соответственно; Южная Франция, J_{3ox3}); в-к - Epidiceratoidea
 (I): в-з - Epidiceratidae (в, г - *Eodiceras ursicinum* (Thurm.),
 x1: в - GV, г - DV; Lorient in Lorient et Kobay, 1893, табл.24,
 фиг.11 и фиг.9а; Швейцария, J_{3ox3}; д, е - *Megadiceras beyrichi*
 (Böhm), x 0,3: д - GV, е - DV; Böhm, 1883, табл.58, фиг.1 и 2;
 СССР, J_{3t3}; ж, з - *Paradiceras speciosum* (Münst.): ж - GV, x 0,5;
 з - DV, x 0,75; Böhm, 1881, табл.13, фиг.2 и 1; ФРГ, Бавария,
 J_{3t1}); и, к - Heterodiceratidae (*Heterodiceras luci* (Defr.),

находится на уровне замочной площадки; Sb, Eb и O имеются или отсутствуют. Состав: Epidiceratidae Renng., 1950 (Epidiceras Douv., 1935; Eodiceras Pchel., 1959; рис.1в,г; Megadiceras Pchel., 1959; рис.1д,е; Paradiceras Pchel., 1959; рис.1ж,з; Heterodiceras Pchel., 1959 (Heterodiceras Mun.-Chalm. in Hebert, 1870; рис.1и,к; Mesodiceras Pchel., 1959; рис.2а,б; Plesiodiceras Mun.-Chalm., 1882; рис.2в,г), Requieriidae Douv., 1914 (Requienia Math., 1843; рис.2д,е; Matheronia Mun.-Chalm., 1873; рис.2ж,з; Rutonia Yang, Nie, Wu, 1982; Toucasia Mun.-Chalm., 1873; рис.2и,к; Hypelasma Paquier, 1897; рис.2л; Pseudotoucasia Douv., 1911; Apricardia Guér., 1853; рис.2м; Kugleria Bouwman, 1938, рис.2н); Bayleidae Mun.-Chalm., 1873 (Bayleia Mun.-Chalm., 1873; рис.2о,п) $J_3 \times x_2^2 - K_2 m_2$.

Подотряд Hippuritina Newell, 1965

Раковина преимущественно плагиконическая, замок S ($\frac{2}{2} : \frac{3}{4}$), лигамент у ранних форм - Lf или L, у более поздних - L; мускульные отпечатки у ранних форм - ma и mр, mma и mmp, у поздних - ama и amр, в главной полости нижней створки (LV) могут присутствовать O, tb, Sp, Ep, Spr, Epa или mlp, в верхней створке (UV) - pp, rc, So или mlo; стенка раковины часто с O или pc, компактная, канцелятная или ретикулятная; прикреплялись DV (LV), реже свободнолежащие. Состав: Monopleuroidea, Caprotinoidea, Caprinoidea, Ichthyosarcollitoidea, Radiolitoidea, Hippuritoidea, La-reirousioidea. $J_3 km_2 - K_2 m_2$.

Надсемейство Monopleuroidea Munier-Chalmas, 1873

LV низкая, с завернутой макушкой или высокая, обычно плагиконическая; UV колпачковидная или крышечковидная, с краевой макушкой; Sb и Eb обычно присутствуют; лигамент: Lf, реже комбинированный; стенка компактная; другие структуры отсутствуют. Состав: Monopleuridae Mun.-Chalm., 1873 (Monopleura Math., 1842; рис.3а,б; Petalodontia Pošta, 1889; Himeraelites Stef., 1889; рис.3в,г; Gyropleuridae Paq., 1905 (Valletia Mun.-Chalm., 1873; рис.3д; Gyropleura Douv., 1887; рис.3е,ж; Artigesia Freneix et Sornay, 1974; Araeopleura Pošta, 1889). $J_3 km_2 - K_2 m_2$.

Надсемейство Caprotinoidea Gray, 1848

LV обычно плагиконическая, реже слабо свернутая, UV кол-

х 0,5; и - GV, к - DV; Favre, 1843, табл.5, фиг.1 и табл.1, фиг.4; Восточная Франция, K₁bs₂). Условные обозначения: Lf - внешняя лигаментная борозда, ma и mр - передний и задний мускульный отпечаток, I, I₁, 2, 2₁, 3, 3₁ - зубы и соответствующие им зубные ямки - 129 -

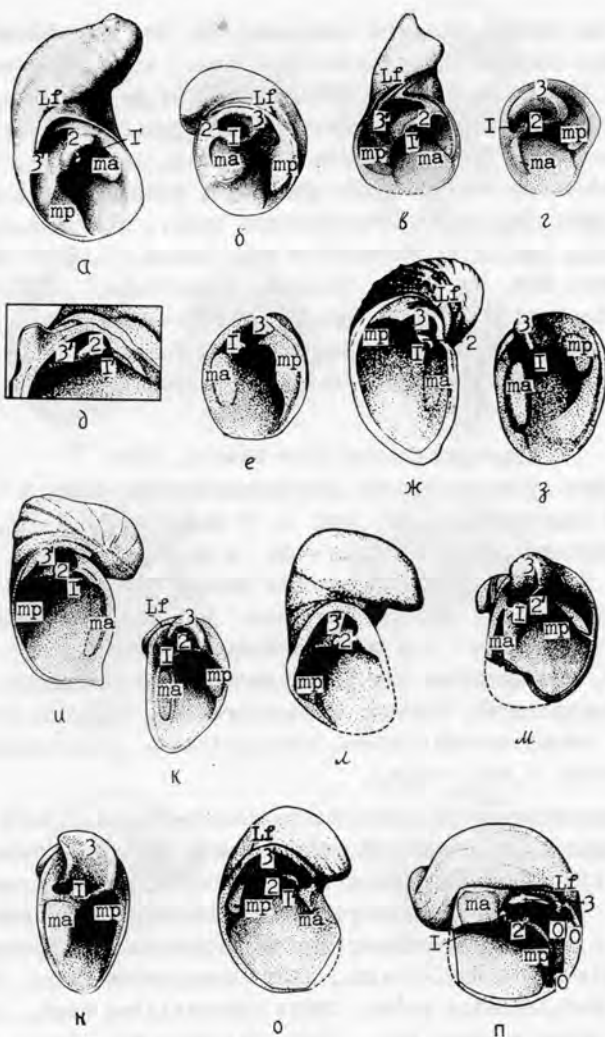


Рис.2. Основные представители надсемейства Epidiceratoidea (II): а-г - Heterodiceratidae (а,б - Mesodicerus enissalensis Psel., x 0,5: а - GV, б - DV, ориг., Крым, J,t; в,г - Plesiodicerus muensteri (Goldf.), x 0,75: в - GV, г - DV; "Treatise", 1969, фиг.Е 245-2 б и 2 с; ФРГ, Бавария, J,t.); д-н - Requieniidae (д - Requienia ammonia (Goldf.), x 0,75, фрагмент GV; Douville, 1887, табл.28, фиг.1а; Южная Франция, K, br.; е - Requienia pellati Paq., x 0,75, DV; Douville, 1918, табл.2, фиг.6; там же; ж,з - Matheronia virginiae (Gras), x 0,75: ж - GV, з - DV; Paquier, 1903, текст - фиг.1 и 2; Южная Франция, K₁ар₁; и-к - Toucasia carinata (Math.), x 0,5: и - GV, к - DV;

Пачковидная, реже плоская или спиральная; O: I-3, в одной или обеих створках; mpa на продолжении замочной площадки, mmp на продолжении замочной площадки, на обособленной горизонтальной пластинке или вертикальная; лигамент: Lf или комбинированный; стенка компактная; другие структуры отсутствуют. Состав: Caprotinidae Gray, 1848 (Caprotina d'Orb., 1842; рис.3з,и; Chaperia Mun.-Chalm., 1873; Pachytraga Paq., 1905; рис.3к,л; Praescaprotina Yabe et Nagao, 1926; Sellaea Stef., 1889; Glossomorphorus Masse, Skelton, Slišković, 1984); Horiopleuridae Yanin, fam.nov. - LV плагиоконическая, реже с завернутой макушкой; UV от уплощенной, крышечковидной, до выпуклой, колпачковидной, с краевой макушкой; O всегда только в UV; лигамент в Lf или комбинированный; Sb и Eb есть или отсутствуют (Horiopleura Mun.-Chalm. in Douv., 1889; рис.3м; Parapachytraga Yanin, 1986; рис.3н; Polyconites Roull., 1829; рис.3о,п), Rethidae Yanin, fam.nov. - LV плагиоконическая или рожковидная, с загнутой макушкой; UV сильно выпуклая, спиральная; O одна, только в LV; лигамент на обеих створках в Lf; Sb и Eb отсутствуют (Retha Cox, 1965, рис.3р). $K_1^{h_2} - K_2^{t_2}$.

Надсемейство Caprinoidea Orbigny, 1850

LV плагиоконическая, прямая или слабо свернутая, UV колпачковидная или спиралевидная; ma поверхностные, mmp на уровне или выше замочной площадки; лигамент: обычно 1, реже Lf; O в одной или обеих створках, срединные O и септа всегда хорошо выражены; pc хорошо развиты, различного строения в одной или обеих створках; стенка компактная; другие структуры отсутствуют. Состав: Caprinidae d'Orb., 1850 (Caprina C.Orb., 1822; Praescaprina Paq., 1905; рис.4а,б; Sphaeriscaprina Gemmell., 1865; рис.4д,е; Orthoptychus Futt., 1892; рис.4ж; Schiosia Bohm, 1892), Caprinulidae Yanin, fam.nov. - pc только в UV, расположены рядами или бессистемно (Caprinula d'Orb., 1847; рис.5а,б; Offneria Paq., 1905; рис.5в,г; Neoscaprina Plenič., 1960; рис.5д,е; Plagioptychidae Douv., 1888 (Plagioptychus Douv., 1888; рис.5ж; Mitroscaprina

там же, табл.6, фиг.1 и 2; Южная Франция, Оргон, K_{br_2} ; л - Nupelasma colloti Paq., x 0,75, GV; Paquier, 1897, табл.23, фиг.1; Южная Франция, Гар, $J_3^{t_3}$; м - Apricardia archiaci Douv., x 0,75, DV; Douville, 1887, табл.28, фиг.4; Юго-Западная Франция, Шаранта, K_2^t ; н - Kugleria macgillavryi Bouw., x 1, DV; Bouwman, 1938, текст-фиг.1; о.Тринидад, K_2^{cm} ; о,п - Bayleidae (Bayleia pouechi Mun.-Chalm., x 0,75; б - GV, п - DV; Douville, 1887, текст-рис.19 и 18; Южная Франция, Аржес, K_2^{cp}).

Условные обозначения: O - дополнительные полости в DV, остальны на рис.1

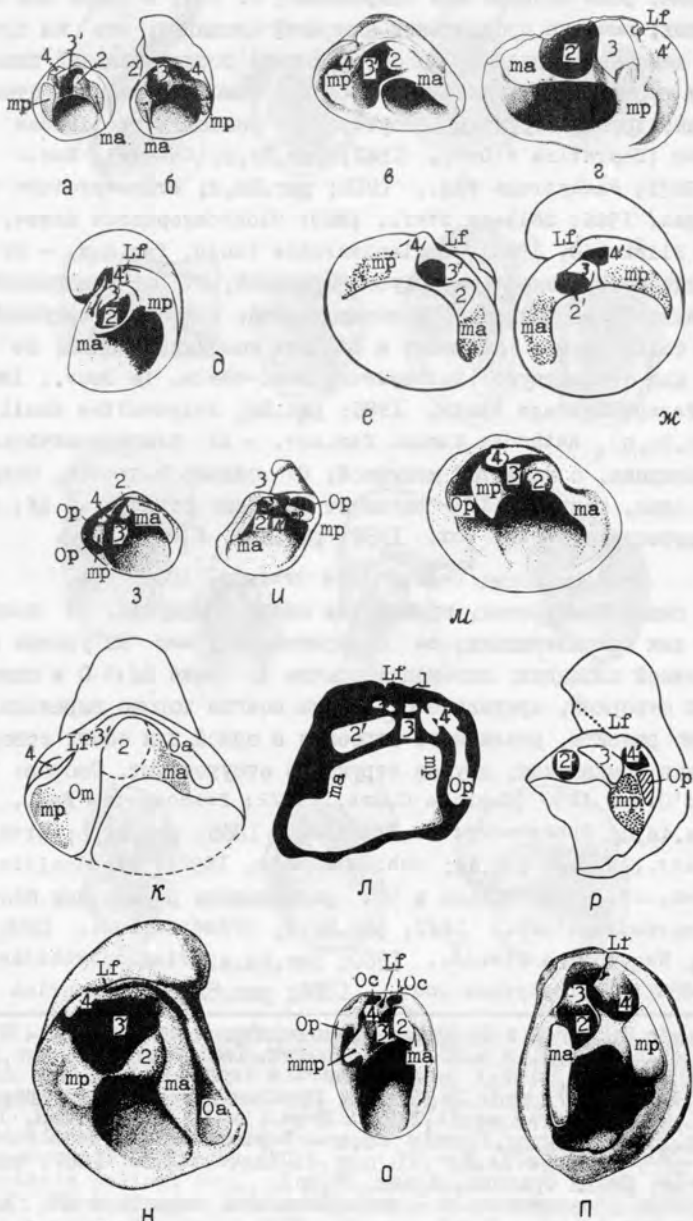


Рис. 3.

Böhm, 1895; рис.5а). $K_{1ar1} - K_{2m1}$.

Надсемейство Radiolitoidea Gray, 1848

LV обычно коническая, реже субцилиндрическая или плагиоконическая; UV крышечковидная, плоская или вогнутая; L обычно хорошо развит, иногда отсутствует; ама и амр обычно хорошо выражены; тв у большинства родов есть, Spr и Epr имеются лишь у некоторых форм; стенка канцелялитная или ретикулитная; остальные структуры отсутствуют. Состав: Radiolitidae Gray, 1848 (*Agriopleura* Kuhn, 1932; рис.6-1а,б; *Boradiolites* Douv., 1909; рис.6-2а,б; *Praeradiolites* Douv., 1902; рис.6-3а,б; *Radiolites* Lam., 1801; рис.6-4а,б; *Sphaerulites* Delam., 1805; рис.6-5а,б; *Pseudopolycornites* Mil., 1935; *Sauvagesia* Choff., 1886; рис.6-6; *Polsakia* SliX., 1982, условно), Biradiolitidae Douv., 1902 (*Biradiolites* d'Orb., 1847; *Bourmonia* Fischer, 1887; рис.6-7а,б; *Synodontites* Pir., 1867; *Apulites* Tav., 1958, условно; *Distefanelia* Par., 1901; рис.6-8), Duraniidae Yanin, fam.nov. - LV коническая, округлая или овальная в сечении (без уплощения передней стороны), Sb и Eb вогнутые или уплощенные; ама и амр на UV мощные; зуб 3 и дорзальная септа на UV и L на LV отсутствуют; стенка ретикулитная, обычно с крупными полигональными ячейками (*Durania* Douv., 1908; рис.6-9а,б). $K_{1h2} - K_{2m2}$.

Рис.3. Основные представители надсемейств Monopleuroidea и Caprotinoidea:

а-г - Monopleuridae (а,б - *Monopleura varians* Math., x 0,5: а - GV, б - DV; Douville, 1918, табл.3, фиг.13 и 16; Южная Франция, К,br; в,г - *Himeraelites douvillei* Stef., x 0,75: в - GV, г - DV; "Treatise", 1969, фиг.Е 252-5с и 5б; Сицилия, K_{2cm3}); д-ж - Gyropleuridae (д - *Valletia tombecki* Mun.-Chalm., x 1, DV; Munier-Chalmas, 1882, табл.11, фиг.2; Южная Франция, K,v; е-ж - *Gyropleura senomaniensis* (d'Orb.), x 2: е - GV, ж - DV; Douville, 1935, текст-рис.7Г и 7Д; Южная Франция, K_{2cm3}); з-л - Caprotinidae (з,и - *Caprotina* sp., x 1: з - GV, и - DV; Dechaseaux, 1952, текст-рис.178; Южная Франция, K_{2cm} ; к,л - *Pachytraga paradoxa* Pict.-Camp., x 0,75: к - GV, л - DV (пришлифовка); Paquier, 1905, текст-рис.8 и табл.10, фиг.1; Южная Франция, K,ap); м-п - Horiopleuridae (м - *Horiopleura baylei* (Coq.), GV; Douville, 1889, табл.15, фиг.3, Испания, K,ap; н - *Parapachytraga gigantea* Yanin, x 0,5, GV, ориг., Азербайджан, K,br; о,п - *Polyconites operculatus* Douv., x 1: о - GV, п - DV; Douville, 1887, табл.28, фиг.14 и табл.31, фиг.2; Южная Франция, K_{2cm3}); р - Rethidae (*Retha munieri* (Math.), x 1,5, DV; Paquier, 1905, табл.7, фиг.13; Южная Франция, K,br).

Условные обозначения: 1 - внутренняя лигаментная ямка, mmp - задняя мускульная подставка (миофора), ба, Ос, Ом, Ор - дополнительные полости соответственно: передняя, кардинальная, срединная, задняя; 4, 4 - зуб и соответствующая ему зубная ямка

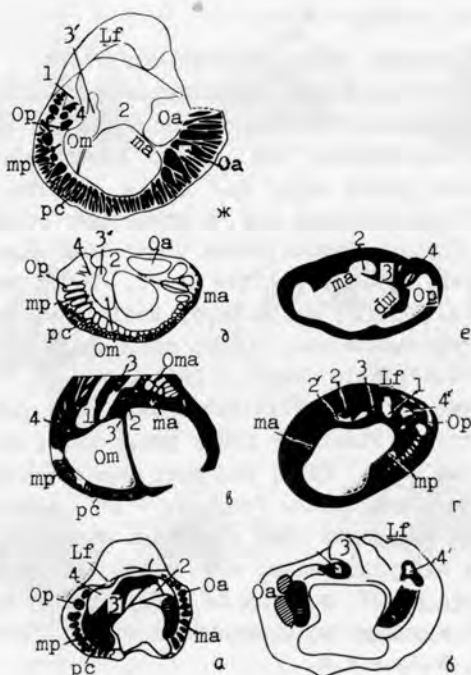


Рис.4. Основные представители надсемейства Caprinoidea (I):
а-ж - Caprinidae (а,б - *Præscaprina varians* Paq., x 0,5: а - GV, б - DV; Paquier, 1905, табл.8, фиг.7 и 8; Южная Франция, K₁ap.; в,г - *Caprina adversa* C.Orb., x 0,25: в - GV, г - DV; Douville, 1888, текст-рис.3 и 2; Южная Франция, K₂cm₂; д,е - *Sphaerucaprina woodwardi* Gemm., x 0,25: д - GV, е - DV; Douville, 1910, текст-рис.34 и 31; Италия, K₂cm₃; ж - *Orthoptychus striatus* Futt., x 0,5, GV; Bohm, 1895, табл.II, фиг.I; Италия, K₂cm₃).

Условные обозначения: pc - палиальные каналы, остальные - на рис.1-3

Надсемейство Ichthyosarcolitoidae Douville, 1887

LV спиральная или изогнутая, UV кашпоновидная; ama и amp мощные, симметричные; tb в LV есть; Oa и Op присутствуют в обеих створках; срединной септы нет; pc многочисленные, округлые или полигональные в сечении, расположены равномерно по всей стенке обеих створок; стенка компактная; другие структуры отсутствуют. Состав: Ichthyosarcolitidae Douv., 1887 (*Ichthyosarcolites* Desmarest, 1812; рис.7а,б) K₂cm-t. - 134 -

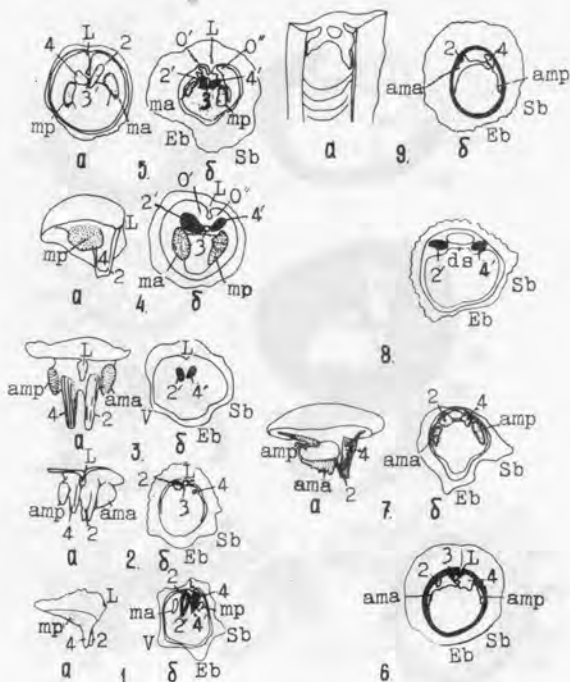


Рис.6. Основные представители надсемейства Radiolitoidea:
 1-6 - Radiolitidae (1 - *Agriopleura blumenbachi* Stud., x I; а - UV, б - LV (в зубных ямках сохранились окончания зубов 2 и 4, ма и mp UV); Toucas, 1907, текст-рис.5 и 4; а - Южная Франция, б - Швейцария, K₂br₂; 2 - *Boradiolites rousseli* Tous., x I; а - UV, б - LV (на шлифовке видны сохранившиеся окончания зубов 2 и 4); Douville, 1910, текст-рис.20a и 1935, текст-рис.23; Южная Франция, K₂al₂; 3 - *Praeradiolites*: а - *P. cylindraceus* (Desmoul.), x 0,75; UV; Toucas, 1907, текст-рис.18; Южная Франция, K₂m₂; б - *P. fleuriati* Douv., x 4. LV; Douville, 1902, табл.15, фиг.5; Южная Франция, K₂cm₂; 4 - *Radiolites radiosus* d'Orb., x I; а - UV, б - LV; Toucas, 1908, текст-рис.41 и 43; Южная Франция, K₂t₂; 5 - *Sphaerulites foliaceus* Lam., x 0,75; а - UV, б - LV; Toucas, 1908, текст-рис.24 и 25; Южная Франция, K₂cm₂; 6 - *Sauvagesia sharpei* Bayle, x I, LV (на шлифовке сохранились зубы 2 и 4, ama и amp UV); Douville, 1891, текст-рис.1; Португалия, K₂cm₂; 7-8 - *Biradiolitidae* (7 - *Bournonia*: а - *B. bournoni* (Desmoul.), x 0,3; UV; Bayle, 1857, табл.13, фиг.3; б - *B. excavata* (d'Orb.), x I; LV (на шлифовке сохранились зубы 2 и 4, ama и amp UV); Toucas, 1907, текст-рис.11; Южная Франция; а - K₂m₂, б - K₂s₂; 8 - *Distefanella lombricatis* (d'Orb.), x I, 5 (?), LV; Douville, 1935, текст-рис.23 б; Южная Франция, K₂t₂); 9 - *Duraniidae* (*Durania*: а - *D. bertholoni* Perv., x I, ориг., UV и LV; Азербайджан, K₂cm₂; б - *D. cornupastoris* (Desm.), x I, LV; (на шлифовке сохранились зубы 2 и 4, ama и amp UV); Douville, 1902, текст-рис.2; Южная Франция, K₂t₂

Надсемейство Lapeirousiidea Kühn, 1932

LV прямая, от низкой, конической до высокой, субцилиндрической; UV крышечковидная; *ma* и *mp* не изучены; зубы есть или отсутствуют; L обычно отсутствует, реже есть, но очень редуцированный; *Sps*, *Eps*, *So* и *Bo* всегда хорошо выражены, могут присутствовать *mlp* и *mlo*; стенка ретикулятная, в *Sps* и *Eps* ламеллярная; остальные структуры отсутствуют. Состав: Lapeirousiidae Kühn, 1932 (Lapeirousia Bayle, 1878; рис.7в; Lapeirousella Mil., 1938; Petcovicia Kühn et Pejović, 1959), Osculigeridae Yanin, fam.nov. — LV коническая или субцилиндрическая, UV слабо выпуклая, радиальноребристая, с центральной макушкой; *So*, *Bo*, *Sps*, *Eps*, *mlp* хорошо развиты, последние расположены радиальными рядами; внутренняя стенка LV с двумя крупными и несколькими мелкими выступами (первые соответствуют *Sps* и *Eps*, вторые *mlp*); иногда развиты *rb* и *mlo*; стенка ретикулятная (Osculigera Kühn, 1932; рис.7г; Vautrinia Mil., 1938; рис.7д,е). $K_2^{a_2} - m_2$.

Надсемейство Hippuritoidae Gray, 1848

LV прямая, коническая или субцилиндрическая, UV крышечковидная; *ama*, *amp*, зубы, L, Sp, Ep в LV, *So*, *Bo*, *pp* и *rc* в UV всегда хорошо развиты; часто имеются вторичные складки в LV, иногда присутствует передняя O; стенка компактная; остальные структуры отсутствуют. Состав: Hippuritidae Gray, 1848 (Hippurites Lam., 1801; рис.8а-в; Rhedensia Sen., 1939; Tetracionites Astre, 1931, условно; Vaccinites Fisher, 1887; рис.8г-е), Batolitidae Yanin, fam.nov. — LV субцилиндрическая, высокая; L, Sp, Ep обычно короткие, округлые; вторичные складки очень мелкие, во внутреннюю полость LV не вдаются; UV уплощенная, с субполигональными и линейными *pp*, без радиальных валиков, с *So* и *Bo*, приближенными к краю створки (Batolites Montf., 1808; рис.8ж), Pironaeidae Yanin, fam.nov. — LV коническая или субцилиндрическая; L, Sp, Ep длинные; вторичные складки одного или нескольких порядков, вдаются во внутреннюю полость LV; UV уплощенная или слабо выпуклая, с центральной макушкой и крупными радиальными валиками, дихотомически ветвящимися, иногда перистыми; с полигональными без бугорков (Pironaea Menegh.in Pirona, 1868; рис.8з). $K_2^{t_1-m_2}$.

Условные обозначения: *ama*, *amp* — передняя и задняя апофизы, *ds* — дорзальная септа, *Eb*, *Sb* — сифональные зоны, соответствующие положению вводного и выводного сифонов, L — внутренний лигаментный гребень, V — вентральная складка на LV, остальные — на рис.1-5.

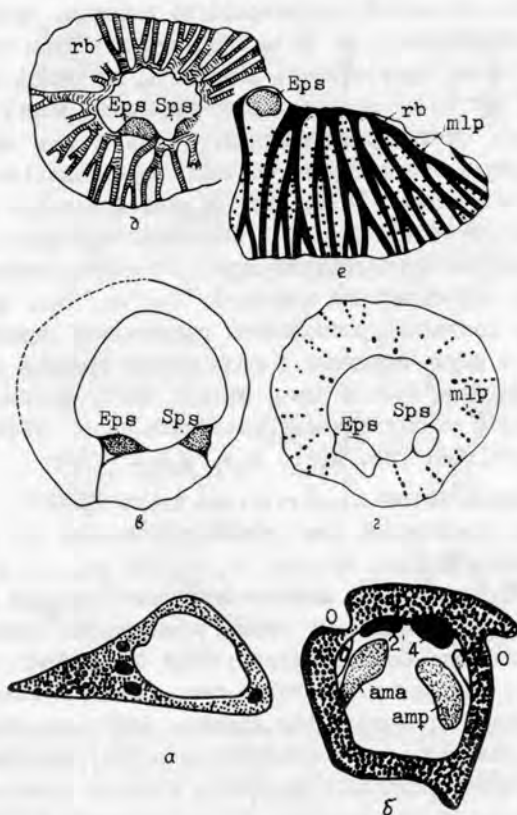


Рис.7. Основные представители надсемейств Ichthyosarcolitoidae и Lapeirousioidae:

а, б - Ichthyosarcolitoidae, Ichthyosarcolitidae (Ichthyosarcolites: а - *I. triangularis* Deam., x 1; UV; Orbigny, 1847, табл. 542, фиг.2; Южная Франция, Нижняя Шаранта, К₂см₂; б - *I. bicarinatus* (Gemm.), x 1, LV; Polé ak, 1967, текст-рис.22; Югославия, п-ов Истрия; К₂см); в-е - Lapeirousioidae, Lapeirousiidae (в - *Lapeirousia joannetti* (Desmoul.), x 1, LV; Douville, 1910, табл. I, фиг.12; Восточный Иран (Чердалал), К₂м); г-е - Osculigeridae (г - *Osculigera sleggi* Kühn, x 0.5, LV; Vogel, 1970, табл.6, фиг. I; Восточный Иран (Бадаму), К₂м; д, е - *Vautrinia syriaca* (Vautr.), x 0.75 (д), x 1.5 (е, участок лимба), LV; д - экз.ЦМ - 15/II643 из колл. Н.Н.Бобковой; Западный Афганистан (Аспаран), К₂м; е - Douville, 1935, табл.15, фиг.3; Сирия (Ейла), К₂м).

Условные обозначения: Sps, Eps - первый и второй псевдопилляр, mlp - мультипилляр, rb - радиальные дихотомизирующие полосы, остальные - на рис.1-6

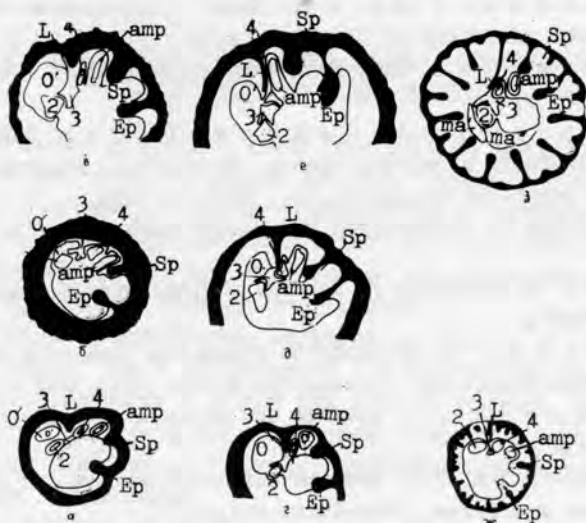


Рис.8. Основные представители надсемейства Hippuritoidae:
 а-е - Hippuritidae (а - *Hippurites requieni* Mant., x 1,5, LV; Toucas, 1903, текст-рис.23; б - *H.bioculatus* Lam., x 1,75, LV; там же, текст-рис.66; в - *H.sulcatissimus* Douv., x 1,5, LV; там же, текст-рис.95; г - *Vaccinites praepetrocoriensis* Touc., x 1, LV; Toucas, 1904, текст-рис.99; д - *V.giganteus* Hombr-Firm., x 1, LV; там же, текст-рис.148; е - *V.cornuvaccinum* (Bronn), x 1,3, LV; там же, текст-рис.158); ж - Batolitidae (*Batolites organisans* Montf., x 2, LV; Douville, 1894, табл.16, фиг.4); з - Pironacidae (*Pironaea polystyla* (Pir.), x 0,75, LV; там же, табл.17, фиг.3). Местонахождения: Южная Франция, Дордонь: Ушо - $K_2^{t_2}$ (а); Буш-дю-Рон: Бедуль - $K_2^{t_2}$ (г); Гар: Катиг - K_2^{sp} (д); Од, Корбье: горы Корн - $K_2^{a_2}$ (ж), K_2^{sp} (б, в); Австралия, Восточные Альпы, Гозау: Унтерсберг близ Зальцбурга - $K_2^{a_2}$ или K_2^{sp} (е); Северная Италия, Фриули: Удине - K_2^{sh} (з).
 Условные обозначения: Sp, Ep - первый и второй пиляры; ma - отпечатки двураздельного переднего аддуктора, остальные - на рис.1-7; на всех шлифовках LV сохранились окончания amp и зубов 2 и 4 LV

Литература

1. Бобкова Н.Н., Пчелинцев В.Ф. Отряд Rudistae. Рудисты // Основы палеонтологии. Моллюски - панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М., 1960. С.145-162.

2. Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Некоторые задачи систематики и филогении животных // Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М., 1983. С.29-40.

3. Международный кодекс зоологической номенклатуры. М.-Л., 1966. 100 с.

4. Невеская Л.А. и др. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков // Палеонтол.журн. 1971. № 2. С.3-20.

5. Пчелинцев В.Ф. Рудисты мезозоя Горного Крыма. М.-Л., 1959. 178 с.

6. Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia // Морфология, систематика и филогения моллюсков. Л., 1979. С.5-38.

7. Справочник по систематике ископаемых организмов. М., 1984. 224 с.

8. Kühn O. Rudistae // Fossilium Catalogus. I. Animalia. pt.54, 1932. 200 p.

9. Kutassу A. Pachyodonta mesozoica (Rudistes exclus) - Fossilium Catalogus. I. Animalia. Pt.68. 1934. 202 p.

10. Lamarck J.B. Systeme des animaux sans vertebres. Paris, 1801. 432 p.

11. Lamarck J.B. Memoire sur les fossiles des environs de Paris // Ann.Mus.Paris. 1802-1809. Vol.I-I4.

12. Lamarck J.B. Histoire naturelle des animaux sans vertebres. Mollusques. Paris, 1819. Vol.6. N I (?). 343 p.

13. Munier-Chalmas E.C.P.A. Prodrôme d'une classification des Rudistes // Journ. de Conchyl. 1873. Vol.21. P.71-75.

14. Orbigny A. Paleontologie Francaise. Terrains Crétacés. T.IV. Paris, 1847-1850. 390 p.

15. Skelton P.W. The evolution of functional design in rudists (Hippuritacea) and its taxonomic implications // Phil. Ytans.R.Soc. Lond. B., 1978. Vol.284. P.305-318.

16. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt.N., v.2, Mollusca 6, Bivalvia, Order Hippuritoidea (Edit. R.C.Moore) // Geol. Soc.Am. and Univ. Kansas, 1969. P.741-817.

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТА СЕВЕРНОЙ ЯКУТИИ НА ГРАНИЦЕ ОЛИГОЦЕНА И МИОЦЕНА

Неогеновые отложения Северо-Востока СССР представлены почти исключительно континентальными фациями. Данные абсолютного возраста для них единичны, а фауна характеризует в основном лишь верхи неогена. Поэтому особенно большую роль для биостратиграфии и палеогеографии этого региона приобретают микропалеоботанические данные. Однако, как показали исследования /1, 2, 9/, состав неогеновой флоры Северо-Востока меняется во времени не очень резко и часто меньше, чем в пространстве — в зависимости от географической широты, близости к океану или местных условий. Это создает определенные трудности при расчленении осадков и заставляет обращать особое внимание на климатостратиграфический аспект палеоботанических исследований.

Палинологически наиболее детально изучены неогеновые отложения Северо-Востока СССР в Яно-Омолойском и Яно-Индигирском межуречьях, в меньшей степени — в Колымской низменности, однако конкретные разрезы на всей этой территории чаще всего фрагментарны, охватывают лишь небольшие части неогена. Увязка разрезов, часто удаленных друг от друга, весьма затруднительна, поэтому для стратиграфии неогена Северной Якутии, для выявления изменений в развитии растительности и характере палеогеографических условий исключительную важность приобретает микропалеоботаническое исследование максимально полных разрезов кайнозоя.

В результате геологических исследований, проведенных сотрудниками Якутской экспедиции геологического факультета МГУ /II/ на территории Яно-Омолойской (Приморской) низменности был собран обширный материал, позволивший на основе изучения характера осадков, палеонтологии млекопитающих и развития растительного мира составить представление о стратиграфии кайнозойских отложений этой большой области. Тем не менее границы олигоцена и миоцена, миоцена и плиоцена, плиоцена и плейстоцена еще подлежали уточнению, поскольку они определялись в большинстве случаев различно разными исследователями. Сотрудниками МГУ изучались разрезы осадков кайнозойского возраста, вскрытые колонковым бурением в предгорных грабенах Приморской равнины. Интересные материалы получены при изучении керна скважин I4 и I5 в долине р.Дирин-Юрюйэ (бассейн р.

Ильдикиллях), вскрывших толщу рыхлых отложений мощностью 416–422 м. Наиболее изученным палинологически является разрез скв. I4.

Разрез толщи рыхлых осадков, вскрытых скв. I4, начинается с глубины 435,6 м горизонтом коалиново-гидрослодистого структурного элювия, мощность которого 27,1 м. Выше размытой поверхности структурного элювия вскрывается толща осадков, представляющих собой чередование глин, галечников, песков, супесей с прослойками лигнитов и торфа с включенными в них растительными остатками.

Нижняя часть разреза (на глубине 289,0–391,0 м) характеризуется спорово-пыльцевыми спектрами, в которых доминирует пыльца древесных пород (62–70%), лишь в одном образце с глубины 314 м преобладают споры, составляя 64% спектра. Этот спектр характеризует, вероятно, береговую зону обширного водоема вблизи дельты реки, возможно, заболоченную длительное время. В группе пылин древесных пород основную массу составляет пыльца ольхи, значительное место занимает пыльца широколиственных деревьев с примесью пыльцы вечнозеленых растений. Здесь определены представители родов *Corylus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Fagus*, *Castanea*, *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Engelhardtia*, *Tilia*, *Myrica*, *Ilex*, *Rhus*, *Morus*. Пыльца мелколиственных древесных пород – березы, ивы встречена в количестве не более 5–10%. Пыльца голосеменных растений составляет всего 1–7% спектра. Это пыльца ели, сосен обоих подвидов, таксоидиевых. Недревесные растения представлены главным образом пыльцой *Ericaceae* (отмечен *Rhododendron*), очень малым количеством пыльцы злаков, осоковых, разнотравья. В группе споровых растений главенствуют папоротники сем. *Polypodiaceae* с примесью спор *Osmundaceae*, единичных спор *Gleichenia*, *Cyatheaaceae*. Довольно много спор сфагновых и зеленых мхов, есть споры плаунов.

Данный спорово-пыльцевой комплекс очень хорошо сопоставляется с палинокомплексом из олигоценовых отложений в Яно-Омолойском междуречье (по правобережью р.Омолой и в долине ручья Урасалах), выделенным А.И.Томской и А.С.Сопоевой /9/. Сходство этих комплексов выражено в том, что в них преобладает пыльца покрытосеменных, которой существенно уступает пыльца голосеменных, состоящая преимущественно из *Pinaceae*. Характерно, что среди пылин покрытосеменных доминирует пыльца *Alnus* и широколиственных древесных пород. Спорово-пыльцевые комплексы свидетельствуют о развитии лиственных лесов с примесью хвойных, с реликтами тропической флоры как среди семенных, так и среди споровых растений. Такая богатая растительность в северных широтах могла произрастать не позд-

нее олигоцена.

Описанный А.И.Томской и А.С.Сопоевой палинокомплекс отнесен авторами к омолойской свите, отложения которой рассматриваются ими как наиболее древние в Яно-Омолойском междуречье. Однако более поздние исследования /2/ показали, что в этом регионе развиты и отложения эоцена. Эоценовые палинокомплексы характеризуются более высоким содержанием пыли субтропических и тропических растений, а также присутствием трехбороздной и трехпоровой пыли покрытосеменных, определенной по искусственной системе. Отсутствие этих признаков в выделенных нами спектрах и близкое сходство со спектрами из омолойской свиты в Омолойской впадине на левобережных притоках Яны позволяет с достаточной уверенностью отложений, вскрытые скв.14 в интервале 391,0-299,0 м, отнести к олигоцену. Убеждает в этом и большое сходство выделенного в скв.14 палинокомплекса с олигоценовым комплексом, описанным З.В.Стрепотовой /10/ из разреза скв.15 в бассейне нижнего течения р.Яны и характеризующимся преобладанием пыли покрытосеменных: *Alnus* (до 19%), *Castanea*, *Quercus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ulmus*, представителей сем. *Juglandaceae*, доминированием среди голосеменных пыли *Pinaceae* при присутствии *Taxodium* (до 4%), *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Cupressaceae*, *Podocarpus* и господством *Polypodiaceae* (4-9%) среди споровых растений, где отмечены также *Osmunda* и *Cyathea*.

Выше по разрезу скв.14 в образцах с глубины 222,4-143,7 м выделены палиноспектры иного состава. Хотя пыльца покрытосеменных здесь также доминирует над пылью голосеменных, все же хвойные начинают играть более заметную роль в спектрах. Количество пыли *Pinus s/g Harpoxylon* в некоторых случаях достигает 27-33%, пыльца *Picea* составляет до 5%, *Tsuga* до 8%. Присутствует пыльца *Taxodiaceae*, *Abies*. По-прежнему много пыли ольхи (до 16% и более), но пыли широколиственных древесных пород становится несколько меньше и состав ее не столь разнообразен. Она представлена родами *Corylus*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Carya*, отмечена *Myrica*. В группе пыли недревесных растений доминируют верескоцветные. Среди споровых наибольший процент падает на долю сфагновых мхов и папоротников сем. *Polypodiaceae*. Встречаются споры *Osmunda* и *Lycopodium*. Важно отметить появление в спектрах пыли *Alnaster*, которая не встречалась ранее.

Подобный палинокомплекс был получен из миоценовых отложений (тирехтяхская свита) Бугчанской впадины в горной системе Черского /1/. Еще большее сходство выделенный нами палинокомплекс имеет со спорово-пыльцевым комплексом из отложений теммирдэхской свиты,

обнажающихся на правобережье р.Омолуй ниже оз.Урасалах /9/. Спектры отличаются от олигоценовых обеднением состава пыльцы деревьев и кустарников за счет исчезновения более термофильных элементов. Пыльца ольхи и березы незначительно преобладает над пылью хвойных. Широколиственные составляют не более 12%. Возраст отложений, вмещающих описанный палинокомплекс, датируется миоценом. Сравнение с данными, полученными Г.Г.Карташовой /2/, показывает, что наш палинокомплекс ближе всего к комплексу спор и пыльцы из отложений халчанской свиты, вскрытых несколькими разрезами, в том числе стратотипическим для Северо-Востока обнажением Тиммирдах-Хая (низовья р.Омолуй). В приведенных спектрах отражаются смешанные хвойно-мелколиственные леса с незначительной примесью тсуги и широколиственных пород.

В бассейне нижнего течения Яны, где неогеновые отложения мощностью более 400 м вскрыты скв.15, в интервале глубин 38-123 м., З.В.Стрепетовой /10/ описан палинокомплекс, имеющий очень большое сходство с комплексом из интервала 222,4-143,7 м скв.14. Оба они характеризуются преобладанием пыльцы покрытосеменных (37,2-62,7%), реже голосеменных (17,6-43,6%), при сравнительно большом количестве спор (10-19, до 32%). Среди покрытосеменных доминируют *Betulaeae*, довольно разнообразен состав лиственных древесных и кустарниковых пород (*Myrica*, *Tilia*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Ulmus* и др.). Голосеменные представлены сем. *Pinaceae*, единично отмечается пыльца сем. *Cupressaceae* и *Taxodiaceae*. Среди споровых доминируют мхи, папоротники сем. *Polypodiaceae*, отмечены споры *Selaginella*. Близость этих комплексов палинокомплексу халчанской свиты Яно-Омолуйского междуречья /1, 2/ позволяет считать наиболее вероятным миоценовый (скорее всего позднемиоценовый) возраст вмещающих их отложений.

На территории Яно-Индигирской низменности олигоценовые отложения были обнаружены и палинологически охарактеризованы в естественных обнажениях на возвышенности Джелон-Сисэ /8/. В восточной части низменности, в двух неотектонических блоках у оз.Тастах и на возвышенности Джелон-Сисэ на дневную поверхность выведены палеогеновые и неогеновые отложения. Они составляют основание кайнозойских образований, выполняющих наложенную одноименную впадину.

Разрезы возвышенности Джелон-Сисэ неоднократно посещались различными исследователями, которые изучали главным образом обнажения на р.Берелех. Однако однозначного мнения о возрасте вскрывающихся там отложений не было.

На Берелехе, подымавшем северо-восточный склон возвышеннос-

ти, В.И.Кайалайненом /5/ была выделена берелехская свита олигоцен-миоценового возраста. О.В.Гриненко /3/ в том же разрезе выделил "джелоносисскую" свиту, датируя ее олигоценом. К олигоцену - раннему плейстоцену относил отложения "джелоносисской" свиты О.А.Иванов /4/. Образования, вскрытые по правому берегу р.Берелех, И.А.Кулькова /6/ отнесла к тастахской свите средне-верхнего эоцена. Широкий возрастной диапазон отложений возвышенности связан не только с недостаточной изученностью разрезов, но и сложным геологическим строением ее.

Возвышенность Джелон-Сисэ представляет собой блок северо-западного простирания, ограниченный разломами, с которыми связаны реки Берелех и Ары-Мас (рис.1). Поверхность возвышенности снижает-



Рис.1. Места расположения изученных разрезв на возвышенности Джелон-Сисэ

ся постепенно к юго-востоку от 100 до 60 м абс. высоты, сливаясь с поверхностью озерно-аллювиальной равнины. Палеоген-неогеновые отложения обнажены плохо. Имеется лишь несколько хороших обнажений по р.Берелех и на ее правом притоке Ары-Мас, где палинологически были изучены два разреза. В 6 км от устья (обнажение 28) на правом берегу р.Ары-Мас в 0,5 м над урезом воды обнажены белые каолиновые глины тастахской свиты, на которых в размытом залегают толща осадков, где переслаиваются галечники, пески и глины общей мощностью 20-20,7 м. Слои залегают горизонтально, иногда слабо наклонно. Подошва и кровля этих отложений располагаются соответственно на высоте 0,5 и 20 м над рекой. Второй разрез этих отложений (обн.37) находится на правом берегу р.Ары-Мас в 4 км от устья, где на высоте 2 м от уреза на размытой поверхности белых каолиновых

глин с прослоями бурых углей тастахской свиты вскрыты глинисто-песчаные отложения общей мощностью 6,9 м. Подошва и кровля этих отложений в разрезе располагаются соответственно на высоте 2 и 9 м. Характер залегания слоев и их состав показывают, что исследованные аллювиальные образования состоят из двух пачек: нижней, сложенной галечником с прослоями песка и глин, мощность которой изменяется в обоих разрезах от 1,7 до 2 м, и верхней – песчаной пачки, мощность которой возрастает соответственно от 3 до 6 м.

Из обоих разрезов палинологическому анализу было подвергнуто около 50 образцов, результаты исследования которых приведены на спорово-пыльцевых диаграммах.

В разрезе обн.28 (рис.2) в интервале высот 4–20 м над урезом реки и в разрезе обн.37 (рис.3) в интервале 2–9 м высоты выделен палинокомплекс, который характеризуется преобладанием пыльцы древесных пород (74–77%), причем состав ее довольно разнообразен. Доминирует пыльца лиственных древесных пород – представителей семейств *Betulaceae*: *Alnus* (6–14%), *Betula* (2%), *Corylus* (1,5–4%), *Carpinus* (0,4–2,5%), *Fagaceae*: *Castanea* (18–23%), *Fagus* (до 2%), *Quercus* (до 2%); *Ulmaceae*: *Ulmus* (8%), *Zelcova*, *Celtis* (в сумме до 3%), *Juglandaceae*: *Juglans* (2–9%), *Carya* (до 7%), *Pterocarya* (до 2%), в меньших количествах – *Platycarya*, *Engelhardtia*. Регулярно встречается пыльца липы, клена, мирки, таких теплолюбивых листопадных и вечнозеленых растений как тутовое дерево, ликвидамбр, сумах, нисса, падуб, магнолия, иногда стеркулия, аралиевые, миртовые. Голосеменные (в среднем 40%) представлены в основном пыльцой сосен (6–25%, изредка до 50%), в меньшей степени пыльцой елей (от 0,1 до 6%), таксодиевых – *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sciadopitys*, в сумме составляющих от 1 до 3%, кипарисовых, тсуги, единично – *Cedrus*, *Keteleeria*, *Podocarpus*, *Larix*. Травянисто-кустарничковая группа немногочисленна (10–18%) и представлена преимущественно пыльцой *Ericales* (до 7%). Пыльца злаковых, осоковых, полыней, разнотравья играет незначительную роль. В группе споровых растений преобладают папоротники сем. *Polypodiaceae* (2–15%), в небольшом количестве встречены споры *Sphagnum* (до 3%), *Bryales* (0,5–1,5%), *Lycopodium*. Спорадически отмечаются споры *Osmunda*, *Adiantum*, *Gleichenia*, *Cyathea*.

Состав приведенного палинокомплекса, для которого характерно богатство флористического состава, господство листопадных древесных пород, составляющих ядро тургайской флоры, высокий процент пыльцы ольхи и каштана, присутствие вечнозеленых субтропических элементов позволяет сопоставить его и с олигоценовым палинокомплексом

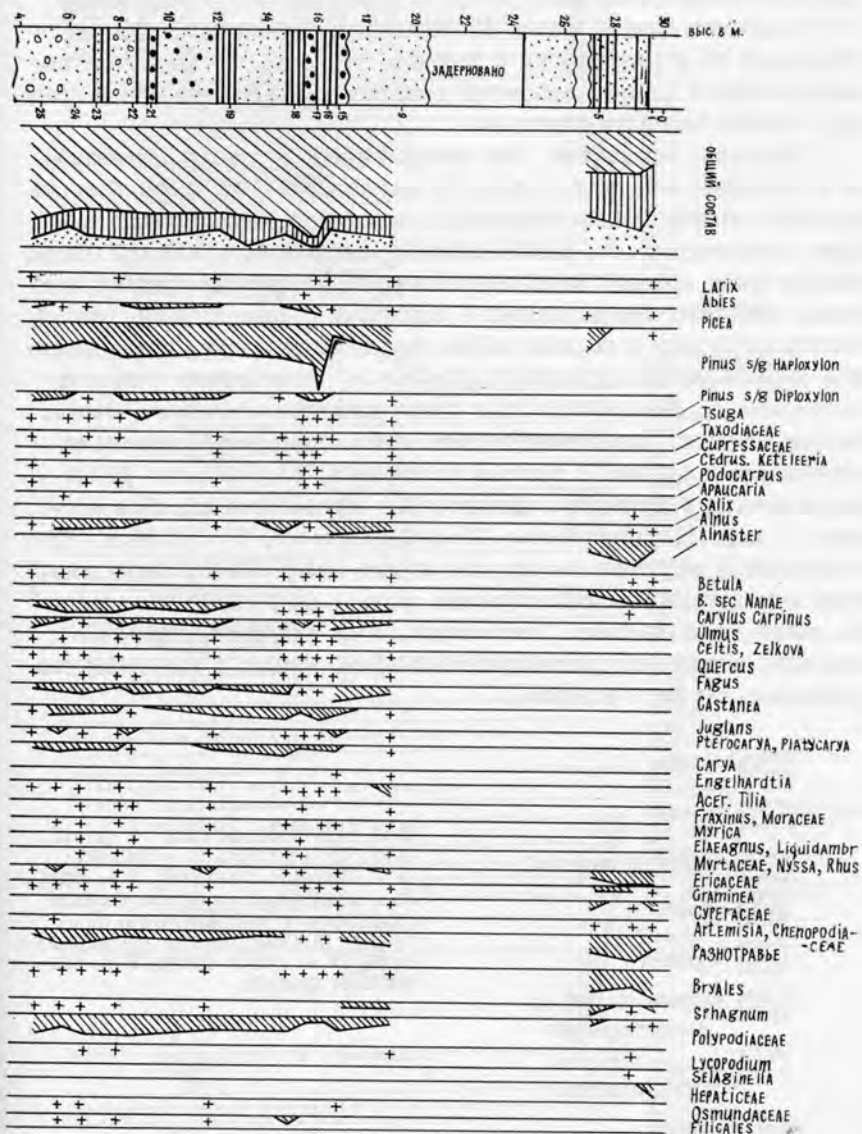


Рис.2. Спорово-пылевая диаграмма обн.28

сом, описанным нами из нижней части разреза скважины 14 на территории Яно-Омолойского междуречья, и с выделенным Г.Г.Карташовой /2/ комплексом спор и пыли из стратотипа омолойской свиты на руч.Сергий II и ряда других в бассейне р.Омолой. По характеру палиноспектров и данным карпологии омолойская свита отнесена к среднему- началу верхнего олигоцена.

Сравнение показывает, что толща песков, вскрытая обнажением 28 в интервале 4-20 м и в обн.37 в интервале 2-9 м, может быть по палинологическим данным отнесена к омолойской свите олигоцена.. Время осадконакопления характеризуется расцветом тургайской флоры, главную часть которой здесь составляют представители буковых, ореховых, кленовых, восковниковых в сочетании с таксодиевыми, тсугой. Значительную роль в составе лесов играли каштан, бук, граб, ильмовые, характерно разнообразие Juglandaceae с небольшим участием Platycarya и Engelhardtya и с более заметным - Juglans, Carya. Следует отметить существенную роль ольхи, образующей заросли по берегам рек и ручьев. В примеси к основным, составляющим фон сережкоцветным, в древостое присутствуют более термофильные компоненты - Magnolia, Sterculia, Ilex, Liquidambar, Nyssa, Rhus. Голосеменные в растительном покрове играют менее значительную роль. Среди них доминируют разнообразные сосны и очень небольшое значение имеют темно-хвойные. Таксодиевые, хотя и имеют подчиненное значение, отличаются родовым разнообразием. Климат в это время был достаточно теплым и влажным.

-  глины
-  песок
-  песок с галькой
-  торф
-  гравий
-  пыльца деревьев и кустарников
-  пыльца трав и кустарничков
-  споры
-  единичная пыльца

Условные обозначения к рис.2 и 3: 1 - глины, 2 - песок, 3 - песок с галькой, 4 - торф, 5 - гравий, 6 - сумма пыли деревьев и кустарников, 7 - сумма пыли трав и кустарничков, 8 - сумма спор, 9 - единичная пыльца

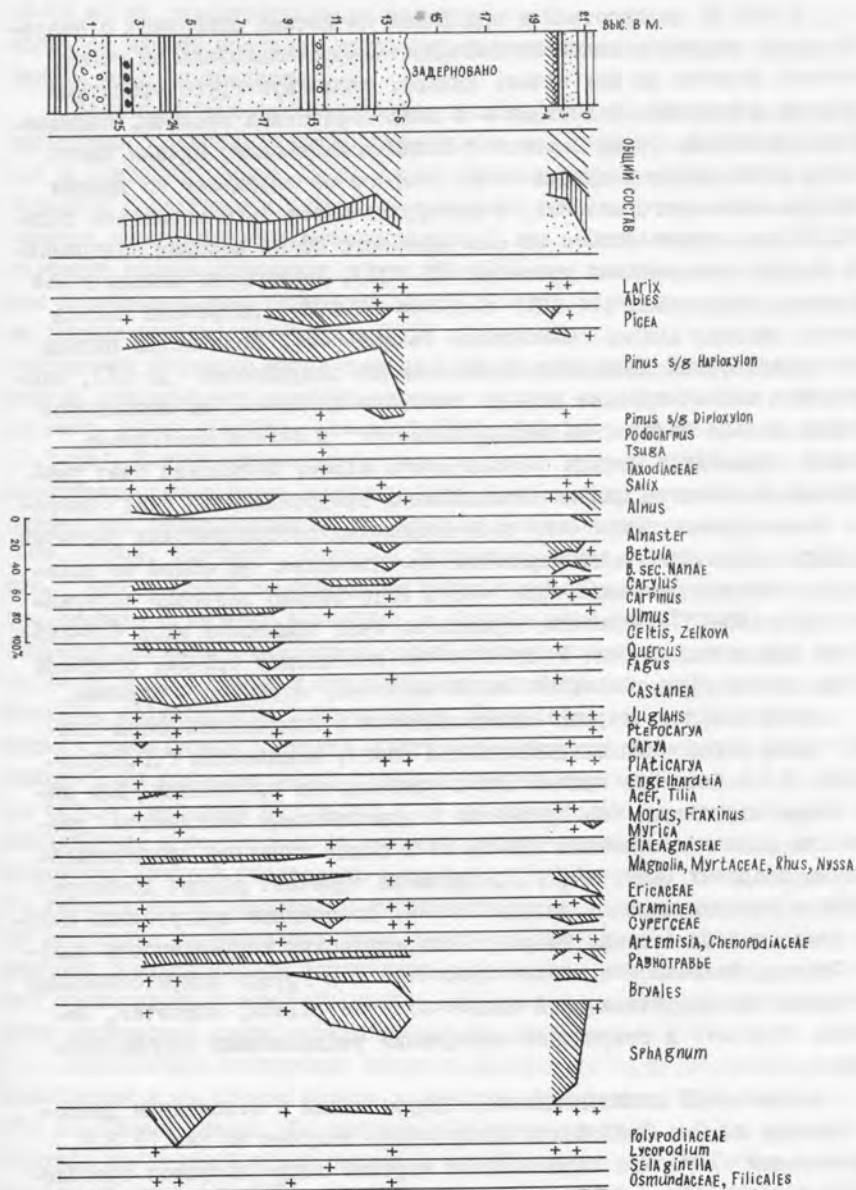


Рис.3. Спорно-пыльцевая диаграмма обн.37

В обн.37 на высоте 9 м над рекой на песках олигоцена с незначительным размывом залегает песчаная озерно-аллювиальная толща, которая делится на две пачки: нижнюю, сложенную грубозернистыми песками и галькой, и верхнюю - с мелкозернистыми песками, насыщенными органикой, различающиеся и палинокомплексами. Нижняя часть толщи имеет общую мощность 10 м. Возраст ее определен по данным спорово-пыльцевого анализа. В интервале высот 9-14 м выделен палинокомплекс, отличающийся от олигоценового более высоким содержанием пыльцы голосеменных растений (36-73%). Доминирует пыльца *Pinus* subgen. *Harpoxylon* (14-64%) и *Picea* (2-10%), встречена пыльца *Tsuga*, *Abies*, *Larix*, *Podocarpus*, *Taxodiaceae*. Количество пыльцы широколиственных древесных пород заметно сокращается (до 6%). Значительно падает процент пыльцы *Castanea* и *Alnus*, но появляется мелкая пыльца похожая на пыльцу *Alnaster* и *Betula* sect. *Nanae*. Больше становится пыльцы *Betula* sect. *Albae*, *Corylus* за счет уменьшения количества пыльцы теплолюбивых представителей сем. *Ulmaceae*, *Juglandaceae*, *Fagaceae* и вечнозеленых субтропических растений. Состав пыльцы трав и кустарничков не изменился, но общее ее количество заметно снизилось (до 7-9%). Зато сильно возросло содержание спор (23-43%), главным образом за счет сфагновых мхов (18-28%). Споры папоротников сем. *Polypodiaceae* составляют 0,5-3%, отмечены споры *Lycopodium*, *Selaginella*, *Botrychium*, единично - *Osmunda*.

Этот комплекс хорошо сопоставляется с палинокомплексом нижней части стратотипа ильдикиляхской свиты, выделенным Г.Г.Карташовой /2/ в бассейне нижней Яны и особенно на р.Урасалах. Для него также характерно (по сравнению с олигоценовым комплексом) увеличение роли голосеменных (20-56 %) и более заметное представительство споровых растений. Г.Г.Карташова отмечает резкое доминирование в палинокомплексе пыльцы *Pinus*, постоянное присутствие пыльцы темнохвойных (*Picea*, *Tsuga*), спорадическую встречаемость пыльцы *Cedrus*, *Taxodiaceae*, *Podocarpaceae*, а в группе покрытосеменных - господство представителей сем. *Betulaceae* (*Alnus*, *Alnaster*, *Betula*, *Corylus*) и сокращение содержания теплолюбивых широколиственных.

Аналогичный палинокомплекс, приуроченный к отложениям раннего миоцена на Яно-Омолойском междуречье, получен из скв.15 З.В. Стрепетовой /10/. Его характерными чертами также являются преобладание голосеменных, преимущественно сосен, возросшая роль пыльцы сем. *Betulaceae* и спор сфагновых мхов, уменьшение количества пыльцы экзотических покрытосеменных.

Верхняя часть песков нижней пачки в обн.37 (интервал высот

14-19 м) не охарактеризована палинологически, однако ее неотделимость от нижней части по литологии позволяет отнести ее к образованиям того же возраста.

Верхняя пачка тонкозернистых песков, насыщенных растительными остатками, связана с нижней нормальным залеганием и имеет мощность 1,8 м (интервал высот 19-20,8 м). Отложения срезаны ровной террасовидной поверхностью. Спорово-пыльцевой комплекс этих отложений заметно отличается от вышеописанных. В нем сильно сократилось содержание пыльцы древесных пород (36-50%) при значительно возросшем количестве спор сфагновых мхов (36-42%). Увеличилось количество пыльцы верескоцветных (до 11%) и осоковых (3-4%), которые и составляют основную массу пыльных трав и кустарничков. Древесные породы представлены преимущественно пыльной сем. *Betulaceae*: *Betula* sect. *Albae* (6-12%), *Alnus* (2-20%), *Corylus* (1,4-5%), *Carpinus* (1,5-5%). Пыльца широколиственных пород (в сумме 5-7%) менее разнообразна, чем в ранее рассмотренных комплексах, из ее состава выпадает ряд теплолюбивых форм. Здесь отмечена только пыльца *Quercus*, *Ulmus*, *Castanea*, *Corylus*, *Carpinus*, *Morus*, *Juglans*, *Platanus*, зато в более заметном чем ранее количестве встречается пыльца, сходная с пылью *Alnus* и *Betula* sect. *Nanae*. Пыльцы голосеменных немного и относится она к *Pinus*, *Picea* и *Larix* (в сумме не более 10%). Среди споровых, кроме сфагновых мхов, отмечены *Bryales*, *Polypodiaceae*, *Lycopodium*, *Hepaticae*. В целом комплекс беднее предыдущего и скорее всего может быть отнесен к позднему миоцену. Он сопоставляется с палинокомплексом, выделенным в разрезе скв.14 (интервал 222,4-143,7 м) на территории Яно-Омолойского междуречья, и со спорово-пыльцевым комплексом хапчанской свиты, стратотип которой расположен в низовьях р.Омолой /2/. Оба комплекса характеризуют обедненную тургайскую флору, отличаются выделением некоторых термофильных форм. Основной фон отражаемой палинокомплексами растительности составляют умеренные и умеренно теплолюбивые представители сем. *Betulaceae* при доминировании *Alnus*. Возраст хапчанской свиты определен как поздний миоцен.

Аналогичные отложения, охарактеризованные палинологически, обнажаются и на правом берегу р.Берелех. Они названы С.А.Маухиным /7/ елонскими слоями. Их спорово-пыльцевые спектры, так же как и спектры из верхней пачки песков в обн.37, характеризуются преобладанием то спор (27-68%), то пыльных древесных пород (27-75%). Споры представлены преимущественно *Sphagnum* (33-40%) и *Polypodiaceae* (5-7%). Среди древесных пород преобладают лиственные - *Alnus*

(7-19%), *Betula* (4,8-11%), причем отмечены и их кустарниковые формы. Из остальных встречаются регулярно и в довольно значительных количествах лишь *Salix*, *Corylus*, *Carpinus*, *Tilia*, *Castanea*, иногда *Ulmus*, *Fagus*, *Quercus*, *Juglans*. Пыльцы хвойных немного (6-24%). Это в основном представители сем. *Pinaceae* (*Picea*, *Pinus*, *Abies*, *Tsuga*) с незначительной примесью пыльцы *Taxodiaceae*. В группе трав и кустарничков доминируют *Ericaceae* (до 7,5%), *Cyperaceae* (до 4%), богато представлено разнотравье. В целом состав спор и пыльцы вполне соответствует фациальному составу отложений. Берега озера, в котором отлагались елонские слои, видимо, были низменными с обширными сфагновыми болотами. С болотными ассоциациями, по-видимому, связано произрастание кустарниковых форм березы и ольхи, а также влаголюбивых травянистых растений. Незаболоченные пространства были покрыты березово-ольховыми лесами с примесью широколиственных и хвойных пород. Влажными условиями также может быть обусловлено большое количество пыльцы *Alnus*, *Salix*, *Picea*, *Taxodium*, *Myrica*, *Castanea*, *Cyperaceae*. Возраст елонских слоев датируется второй половиной миоцена.

В заключение можно сказать, что на территории Яно-Омолойского и Яно-Индибирского междуречий как в скважинах, так и в естественных обнажениях выявлено последовательное залегание олигоценовых и миоценовых отложений. Состав палиноспектров свидетельствует об изменении растительности и климатических условий в период осадконакопления. Олигоценовое время характеризуется развитием широколиственных лесов тугайского типа с примесью хвойных и реликтами тропической флоры. Климат был достаточно теплым и влажным.

В раннем миоцене растительный покров претерпел заметные изменения. В нем усилилась роль хвойных древесных пород, площади, занятые широколиственным лесом, сократились. Господствующее положение заняло семейство березовых, из состава флоры выпал ряд вечнозеленых субтропических элементов, на смену которым пришли представители растительности умеренного климата. Вторая половина миоцена знаменуется распространением на исследованной территории хвойно-мелколиственных лесов с незначительной примесью тсуги и широколиственных пород. Возросло участие в растительном покрове споровых растений (мхов, многожизновых папоротников), трав-влаголюбивых, что, наряду с появлением кустарниковых форм березы и ольхи, могло быть связано с ухудшением климатических условий - сильным увлажнением и похолоданием.

Литература

1. Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. и др. Кайнозой Северо-Востока СССР. М., 1968. 290 с.

2. Баранова Ю.П., Карташова Г.Г., Коничев В.Н. Континентальный палеоген и неоген севера средней Якутии // Континентальные третичные толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск, 1979. С.7-21.

3. Гриненко О.В. Некоторые палеогеографические особенности восточно-сибирского побережья Полярного бассейна в палеогене // Позднекайнозойская история Полярного бассейна. Л., 1970. С.76-78.

4. Иванов О.А. Основные этапы развития субарктических равнин Северо-Востока СССР в кайнозое // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С.474-479.

5. Кйалайнен В.И. Стратиграфия и палеогеография нижнего кайнозоя Яно-Инди́гирской (Приморской) низменности // Уч. зап. НИИГА. 1967, вып.10. С.15-31.

6. Кулькова И.А. Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Инди́гирской низменности. Новосибирск, 1973. 115 с.

7. Лаухин С.А., Рыбакова Н.О. Палинологическая характеристика неогеновых отложений возвышенности Джелон-Сисэ (низовья Инди́гирки) // Бюл. МОИП. Геология. 1982. Вып.3. С.97-107.

8. Овандер М.Т., Рыбакова Н.О. Разрезы палеогена и неогена возвышенности Джелон-Сисэ (бассейн нижней Инди́гирки) // ДАН СССР. 1985. Т.282. № 2. С.412-416.

9. Сергеев А.Н., Сопоева А.С., Томская А.И. Палинологическое обоснование возрастного расчленения кайнозойских отложений Яно-Омолыйского междуречья // Палинологическая характеристика палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений Якутии. Якутск, 1971. С.87-110.

10. Стрепетова З.В. и др. Опорный разрез кайнозоя на Яно-Омолыйском междуречье // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1981. № 7. С.48-62.

11. Хруцкий С.Ф., Кондратьева К.А., Рыбакова Н.О. Разрез кайнозойских отложений в грабенах Приморского шовного разлома (Яно-Омолыйского междуречья) // Мерзлотные исследования, вып.16. М., 1977. С.89-109.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ АПТА И АЛЬБА НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА (по палинологическим данным)

В посленеокомское время наблюдаются интенсивные эволюционные события, проявившиеся как в животном, так и в растительном царствах. Они связываются с тихоокеанской складчатостью позднего неокома и океанизацией климата /8, 10/. Изменения растительности носили различный характер в разных регионах нашей страны. Каждый палеоботаник (В.А.Вахрамеев, В.А.Красилов, Е.Л.Лебедев и др.) отмечает изменения флоры на этом рубеже в исследуемом регионе, основываясь на материале, которым он располагает. Палеоботанические данные по Кавказу отсутствуют и этот интересный во всех отношениях регион выпадает из флористических сводок и обобщений.

Мы попытались проследить характер изменения растительности в среднем и позднем апте, а также в среднем альбе на достаточно ограниченном участке северного склона Большого Кавказа, а именно в междуречье Баксан-Урух, основываясь на данных спорово-пыльцевого анализа. Для сравнения с неокомом нами выбрано готеривское время по обилию имеющегося в распоряжении автора материала. Анализ же раннеальбской палинофлоры опущен из-за малого объема данных.

При проведении анализа палинологических спектров преследовалась цель проследить, как отражались на растительности апта и альба такие климатические факторы как увлажнение и похолодание. С этой целью было выбрано девять групп из всего довольно разнообразного таксономического состава палинокомплексов. Выбор групп подчинялся принципу их наибольшей информативности в том или ином плане. Так, группа гидрофитов была избрана с целью выявления колебаний влажности. В эту группу включены такие влаголюбы как сфагновые и печеночные мхи, плауны, осмундовые и ужовниковые папоротники. Глейхениевые папоротники были включены в качестве доминанта апт-альбской растительности Кавказа. Они представлены в это время также наибольшим количеством видов, что позволило проследить приуроченность тех или иных видов к таким факторам как влажность, температура, рельеф.

В качестве общепризнанного ксерофита и теплолюбца анализировалась пыльца формального рода *Classopollis* /1/.

Как показатели наличия возвышенных склонов и гористого рельефа были взяты сосновые и подокарповые с одной стороны, с другой - кедр и японская зонтичная пихта (*Sciadopitys*).

Учитывалась группа пыльцы Cupressaceae - Taxodiaceae, поскольку примитивные таксодиевые и кипарисовые отмечаются В.А.Красиловым /6, 8/ в качестве одной из лесообразующих пород мелового времени. Небезынтересно было проследить за группой цикадофитов и гинкговых, тем более, что одни исследователи считают, что гинкговые в апт-альбе в южных районах перешли на положение реликтов /10/, другие же отмечают, что среди цикадовых и гинкговых появились в это время модернизированные формы, а беннеттиты, вопреки ранее существовавшему мнению, дожили до среднего сеномана /7/. Учитывалась также группа кейтониевых, которых А.Н.Криштофович считал мезозойскими камышами /9/. Первые цветковые не анализируются, поскольку их редкие представители не играли сколько-нибудь заметной роли в апт-альбской растительности.

Средние (среднеарифметические) данные по содержанию спор и пыльцы вышеперечисленных групп растений в разрезах рек Баксан и Урух отображены в табл. I. Прежде чем перейти к выводам, которые можно извлечь из анализа приведенных в таблице данных, следует остановиться на подробной характеристике спорово-пыльцевых комплексов готерива, среднего, верхнего апта и среднего альба вышеуказанных разрезов.

Т а б л и ц а I
Среднее процентное содержание спор и пыльцы в
раннемеловых комплексах Северного Кавказа

Споры и пыльца	р. Б а к с а н				р. У р у х			
	I	2	3	4	I	2	3	4
Gleicheniaceae	29	48	50	43	35	72	75	40
Sphag., Lycop., Selag.	2,4	3,7	5,8	1,4	1,4	5	3,7	3,3
Cycadopites	0	0,07	0,4	1,4	0	0,4	1,4	1,2
Cupressacites	1,4	3,2	5,7	5,2	2,5	3,5	4	10
Glassopollis	30	0,7	0	0,3	37	1,5	0,1	0,4
Disaccites	10	21	26	12	1,7	2,2	6,2	15
Sciadopityspollenites	0,2	3	2	0,1	0	0,2	1	0,4
Cedripites	0,3	3	2,6	1	0	0,2	1,5	1
Caytonipollenites	0	3,2	0,7	1,1	0,2	0,9	0,5	0,5

Примечание. I - готеривский, 2 - среднеаптский, 3 - поздне-аптский, 4 - среднеальбский комплексы

Баксанские палинокомплексы изучены из глинистых отложений, обнажающихся в месте впадения в Баксан реки Гунделен. Возраст от-
- 155 -

ложений датирован фауной аммонитов /5/.

Спорово-пыльцевой комплекс готерива

Спорово-пыльцевой комплекс готерива включает семнадцать спектров из образцов, отобранных главным образом из нижней части отложений. Комплекс характеризуется значительным разнообразием форм, включающем более семидесяти видов. Доминантами являются споры семейства глейхениевых, составляющие 15-41% и пыльца хейролепидиевых - 15-43%. Среди глейхениевых наибольшим распространением пользуются такие виды как *Plicifera delicata* Bolkh., *Gleicheniidites senonicus* Ross, *G. laetus* Bolkh., *G. umbonatus* Bolkh. В меньшем количестве встречаются виды *G. apilobatus* Brenn., *G. minor* Dör., *G. rasilis* Bolkh., *Plicifera decora* Bolkh. Единичны *Ornamentifera tuberculata* (Grig.) Bolkh. Представители же рода *Clavifera* не встречены ни в одном из спектров. Спор схизейных I-7, в среднем 3,8%. Видовой состав их, в виду большого количества проанализированных спектров, довольно разнообразен. Встречено более 28 видов, относящихся к этому семейству. Среди них наиболее распространены *Lygodiumsporites subsimplex* (Bolkh.), *Maculatisporites asper* (Bolkh.), *Concavissimisporites gibberulus* (K.-M.) Smir., *Trilobosporites verrucatus* Delc. et Sprum., *Cicatricosisporites pseudoauriferus* (Bolkh.) Vor., *C. tersus* (K.-M.) Poc., *C. clarus* (Bolkh.), *C. pseudotripartitus* (Bolkh.) Dett., *C. dorsostratus* (Bolkh.), *Appendicisporites macrorhynchus* (Bolkh.) Chl. Редко и в меньших количествах встречены: *Trilobosporites bernisartensis* Delc. et Sprum., *T. glabellus* (Bolkh.), *Pilososporites verus* Delc. et Sprum., *Cicatricosisporites biauriculatus* (Mark.) Smir., *C. australiensis* Singh, *C. chetaensis* (K.-M.), *Klukisporites* sp. Единичны *Concavissimisporites rotalis* Weyl. et Krieg., *Trilobosporites tribotrys* Dett., *Cicatricosisporites remissus* (Bolkh.), *C. stoveri* Poc., *C. minutaestriatus* (Bolkh.), *C. delcourtii* Poc. Состав сопровождающих спор довольно разнообразен: *Sphagnumsporites antiquasporites* (Wils. et Webst.) Pot., *Lycopodiumsporites* sp., *Osmundacidites* sp., *Caythidites minor* Coup., *Matonisporites* sp., *Leptolepidites verrucatus* Coup., *Kraeuselisporites linearis* (Cook. et Dett.) Dett., *Densosporites perinatus* Coup., *Staplinisporites caminus* (Balme) Poc., *Foveosporites multifoveolatus* Dör., *Taurocusporites segmentatus* Stov., *Cooksonites irregularis* Kot., *Couperisporites rarus* Kot. и др.

Среди пыльцы голосеменных растений, кроме *Glassopollis*, довольно много двухмешковой пыльцы хвойных (1,5-14%). Она относится

к семействам Pinaceae и Podocarpaceae. Древние сосновые представлены различными видами *Pinuspollenites*, *Piceapollenites* и *Cedripites*. Из подокарповых распространены мелкие виды *Podocarpidites decorus* (Bolkh.), *P. multessimus* (Bolkh.) Пос. и др., а также *Phyllocladidites chikaensis* (Coup.) Petr., *Ph. acceptus* Petr., *Ph. memorabilis* Petr., а также *Trisaccites asiaticus* Petr.

В небольших количествах встречается пыльца *Caytonipollenites pallidus* (Reis.) Coup., *Sciadopityspollenites* sp., *Supressacites* sp., *Callialasporites trilobatus* (Balme) Dev., *C. dampieri* (Balme) Dev., *C. verrucosus* Пос.

Большинство образцов содержат также панцири древних периди-ней, микрофораминиферы, гистрихосферы.

Спорово-пыльцевой комплекс среднего апта

В палинокомплексе среднего апта 1-3% составляют споры сфагно-вых мхов довольно разнообразного состава: *Sphagnusporites steroides* Pot. et Ven., *S. antiquasporites* (Wils. et Webst.) Pot., *S. sp.* и близкие к ним *Staplinisporites caminus* (Balme) Пос. В таком же количестве присутствуют споры плаунов и плаунков. Чрезвычайно многочисленны осмундовые и уховниковые (*Foveosporites canalis* Balme, *Cingutritetes pseudoalveolatus* Coup., *Osmundacidites* sp.). Спор схизей-ных 0,5-4%, состав их менее разнообразен, чем в готеривском комплексе. Это *Cicatricosisporites tersus* (K.-M.) Пос., *C. mediostratus* (Bolkh.) Пос., *C. smirnovae* Vor., *C. remissus* (Bolkh.) Smir., *Appendicisporites macrorhizus* (Bolkh.) Chl., *A. matesovae* (Bolkh.) Norris, *A. silvestris* (Bolkh.), *Pilosporites notensis* Cook. et Dett., *P. trichopapillosus* (Thiery.) Delc. et Sprum., *Concavissimisporites verrucosus* Delc. et Sprum., *Anemia multifidiformis* Bolkh., *Klukisporites pseudoreticulatus* Coup.

Доминантом в комплексе являются глейхениевые (35-70%). Большинство родов и видов те же, что и в готеривском палинокомплексе. Среди рода *Gleicheniidites* преобладает вид *G. umbonatus* Bolkh. Появляется род *Clavifera*, представленный в основном видом *C. triplex* Bolkh. Единично, не во всех спектрах встречены *C. jachromensis* Bolkh. и *C. rudis* Bolkh. Спор циатейных 1-6%. Единичны поли-подиевые.

Среди пыльцы заметно резкое сокращение количества *Clavosporol- lis* (1-2%). Несколько больше кипарисовых (1-10%) и зонтичной пих-ты (0,5-7%). Доминирует же двухмешковая пыльца хвойных (15-34%), среди которой преобладают Pinaceae (8-22%) и Podocarpaceae (1-17%). Встречены такие виды, как *Pinuspollenites minimus* (Coup.)

Kemp, *P.concessus* (Bolikh.) Chl., *Piceapollenites sacculifera* (Mal.), *Piceites* sp., *Alisporites similis* (Balme) Dett., *Cedripites libaniformis* (Bolikh.) Рос., *C.deodaraeformis* (Bolikh.), *Rugubivesiculites aralicus* (Bolikh.) Рос., *R.rugosus* Pierce, *Podocarpidites multesimus* (Bolikh.) Рос., *P.paucus* Petr., *P.adultus* (Bolikh.), *P.proximus* (Bolikh.) Petr., *P.luteus* (Bolikh.) Petr., *P.paris* Chl., *Phyllocladidites epistartus* (Bren.) Petr. и др. Постоянно присутствует пыльца *Caytonipollenites pallidus* (Reiss.) Coup., *C.senomanicus* Chl., *Pterospermopsis* sp. Редки *Cycadopites* sp.

Спорово-пыльцевой комплекс верхнего апта

Изменение палинокомплекса из отложений верхнего апта идет по линии увеличения роли сфагновых мхов (0,5–8%) и появления новых видов в составе доминирующих спор глейхениевых (35–74%). В комплексе сохраняются все виды из среднего апта и появляются такие формы как *Gleicheniidites radiatus* Bolkh., *Clavifera tuberosa* Bolkh., *C.rugosus* Dan.et Smir., *C.rudis* Bolkh., *Ornamentifera salebrosa* Smir., *O.tuberculata* (Grig.) Bolkh., *O.granulata* Bolkh., *O.peregrina* Bolkh., *O.echinata* Bolkh. (среднее содержание видов отражено в табл.2).

Т а б л и ц а 2

Среднее процентное содержание спор глейхениевых
в верхнеаптских комплексах рр.Баксан и Урух

Споры глейхениевых	р.Баксан	р.Урух
<i>Plicifera decora</i> (Chl.) Bolkh.	4	4,1
<i>P.delicata</i> Bolkh.	2,8	3,5
<i>Gleicheniidites laetus</i> Bolkh.	8,1	9
<i>G.senonicus</i> Ross	13	16
<i>G.umbonatus</i> Bolkh.	8,7	24
<i>G.rasilis</i> Bolkh.	0,4	1,4
<i>G.carinatus</i> Bolkh.	0,1	1,4
<i>Clavifera triplex</i> Bolkh.	3,2	4,2
<i>C.rudis</i> Bolkh.	0,3	0,03
<i>C.tuberosa</i> Bolkh.	1,3	0,1
<i>C.jachromensis</i> Bolkh.	1,5	1,4
<i>C.salebrosa</i> Smir.	5,4	0,1

Продолжает уменьшаться количество схизейных (0,5–1,5%), обедняется их видовой состав. В спектрах встречены следующие виды: *Ci-*

catricosisporites minutaestriatus (Bolkh.) Poc., *C. tersus* (K.-M.) Poc., *C. clarus* (Bolkh.), *C. pseudotripartitus* (Bolkh.) Dett., *Appendicisporites macrorhizus* (Bolkh.) Chl. Отсутствуют споры сближенные с современным родом *Lygodium*.

Из прочих спор встречены немногочисленные *Cooksonites variabilis* Kot., *Lycopodiumsporites* sp., *Osmundacidites* sp., *Leptolepidites verrucatus* Coup., *Gingulatisporites pseudoreticulatus* Coup., *Crybelosporites aff. stylosus* Dett., *Cyathidites minor* Coup., *C. punctatus* (Delt. et Sprum.) Dett., *Tripartina variabilis* Mal., *Lophotriletes gibberosus* Naum., *Lophotriletes* sp. и др.

Среди пылин доминируют двухмешковые хвойные (I6-4I%): *Pinuspollenites minimus* (Coup.) Kemp, P. sp., *Alisporites similis* (Balme) Dett., *Cedripites deodaraeformis* (Bolkh.), *C. permirus* (Bolkh.), *C. continuus* (Bolkh.), *C. minor* Poc., *Podocarpidites paris* Chl., *P. multesimus* (Bolkh.) Poc., *P. major* (Bolkh.) Chl., *Phyllocladidites epistartus* (Bren.) Petr., *Pinuspollenites concessus* (Bolkh.) Chl., *Piceapollenites distortus* (Bolkh.). Встречена пыльца кейтониевых — *Cyatopollenites pallidus* (Reiss.) Coup., *C. senomanicus* Chl. Во всех комплексах присутствует пыльца *Sciadopitys* sp. (0,5-6%), *Supressacites* sp. (5-10%) и редкие зерна *Taxaceae*, *Taxodiaceae-pollenites hiatus*, *PterospERMOPSIS* sp., *Callialasporites*.

Спорово-пыльцевой комплекс среднего альба

В палиноспектрах из отложений среднего альба сокращается содержание и разнообразие спор сфагновых мхов (0-1,5%), плаунов, плаунок и прочих влаголюбивых. Среди них характерно появление *Lycopodiumsporites cerniidites* (Ross) Delt. et Sprum. Доминирует по-прежнему глейхениевые (35-65%), хотя их содержание несколько уменьшается. Основные изменения касаются видового состава глейхениевых, который претерпевает значительные изменения. Обедняется состав родов *Gleicheniidites* и *Clavifera*. Исчезают такие виды как *G. rasilis*, *G. carinatus*, *G. apilobatus*. Среди *Clavifera* остается только вид *C. triplex*, который встречается не во всех спектрах в количестве 1-1,5%. Напротив, большее значение приобретают споры рода *Ornamentifera*. Они составляют 5-10% от общего количества спор и пылицы. Появляются морфологически близкие к глейхениевым споры *Gingulatisporites floridus* Balme. Несколько больше становится схизейных (1-4%). Видовая характеристика их претерпевает значительные изменения: появляется вид *Cicatricosisporites imperfectus* (Mal.), синонимом которого в Европе является *Vikolisporeites toratus* (Weyl. et Krieg.) Srivastava, и достигающий максималь-

ного развития в позднем альбе. Кроме того, в составе этой группы появляются однолучевые формы: *Schizaeisporites* sp., *Corniculatisporites striatus* (Deak) Kuv., *C.tuderiensis* Kuv., *C.sp.* Из прочих схизейных в этом разрезе встречены следующие виды: *Cicatricosisporites cuneiformis* Рос., *C.perforatus* (Bar., Nemk.et Kond.) Dör., *C.pseudoauriferus* (Bolikh.) Vor., *C.minutaestriatus* (Bolikh.) Рос., *Appendicisporites perplexus* Singh, *A.silvestris* (Bolikh.), *Pilosisporites* sp. Среди сопровождающих спор характерны *Matonisporites equiexinus* Coup., *M.spp.*, *Trilites minor* Juhasz, *Microreticulatisporites uniformis* Singh, *Lophotrilletes gibberosus* Naum., *Foveosporites canalis* Balme и др. Обращает на себя внимание тот факт, что 20-26% в этом комплексе составляют гладкие трехлучевые споры типа *Cyathidites minor* Coup., *C.australis* Coup., *Todisporites minor* Coup., *Leiotrilletes tenuis* (Mal.) Bolkh., *Deltoidospora juncta* (K.-M.) Рос., мелкие *Leiotrilletes*.

Среди пыльцы по-прежнему преобладают двухмешковые хвойные, не взирая на то, что их количество сокращается более чем в два раза (см. табл.I). Заметно изменяется таксономический состав группы: среди *Phyllocladidites* более распространен вид *Ph.granisaccus* (Hedl.) Petr., изменяется состав рода *Podocarpidites* (*P.cretaceus* (Bolikh.), *P.gracilentia* (Bolkh.), *P.kazakstanensis* (Bolkh.)), утрачивает свое значение пыльца р. *Pinuspollenites* (*P.minimus*, *P.kulandyensis* (Bolkh.)). Не испытывает изменений лишь группа древних кедров (*Cedripites permaris*, *C.libaniformis*, *C.minor*). Появляется пыльца типа *Platysaccus dubiosus* Naum. и *Abiespollenites editus* Chl.

Среди безмешковой пыльцы голосеменных растений характерно появление *Classopollis* sp., *Ephedripites minor* Kuv., *Eucosmiidites troedassonii* Erdt. По-прежнему в небольшом количестве присутствует пыльца кипарисовых, тиссовых, японской зонтичной пихты, мелких *Cycadophites*, *Callialasporites*. Характерно наличие единичных пыльцевых зерен древних покрытосеменных растений — *Clavati-pollenites* sp., *Tricolpites* sp.

Некоторые препараты содержат большое количество древних перидиней и гистрихосфер или переотложенные карбоновые споры.

Спорово-пыльцевые комплексы из одновозрастных отложений, обнажающихся по реке Урух, несколько отличаются от баксанских палинокомплексов (см. табл.I). Черты отличия и некоторые причины их обусловившие будут рассмотрены после описания палинокомплексов.

Спорово-пыльцевой комплекс готерива

Из отложений готерива, обнажающихся по р. Урух, мы располагаем всего двумя палиноспектрами, что не позволило выявить в достаточной степени состав комплекса, но достаточно для выявления процентного соотношения компонентов в комплексе. Как и в баксанском здесь два доминанта — споры глейхениевых (33–37%) и пыльца *Classopollis* (33–42%). Остальные компоненты составляют от 0,5 до 3% от общего количества.

Среди спор глейхениевых больше всего *Gleicheniidites umbonatus* Bolkh. (15–18%). Меньшим количеством экземпляров представлены виды *G. laetus*, *G. senonicus*, *G. apilobatus*, *Plicifera delicata*. Споры схизейных немногочисленны (2–2,5%) и включают такие виды как *Cicatricosisporites tersus* (K.-M.) Ros., *C. clarus* (Bolkh.), *C. pseudoauriferus* (Bolkh.) Vor., *C. spiralis* Singh, *Trilobosporites bernisartensis* Delc. et Sprum. Из немногочисленных сопровождающих спор встречены *Sphagnumsporites steroideus* Pot. et Ven., *Lycopodiumsporites* sp., *Staplinisporites rotalis* Dör., *Poveosporites canalis* Balme, *Cyathidites minor* Coup., *C. australis* Coup., *Punctatisporites* sp., *Densoisporites velatus* Weyl. et Krieg. и др.

Среди пыльцы кроме *Classopollis* присутствуют немногочисленные двухмешковые хвойные (*Pinuspollenites minimus* (Coup.) Kemp, *P. concessus* (Bolkh.) Ros., *P. kulandyensis* (Bolkh.), кипарисовые, кейтониевые, *Callialasporites dampieri* (Balme) Dev, *Pterospermopsis* sp.

В мацерате обнаружены довольно многочисленные *Microforaminifera* и отдельные экземпляры *Peridinea*.

Спорово-пыльцевой комплекс среднего апта

В палинокомплексе среднего апта абсолютным доминантом являются споры глейхениевых (71–75%), состав которых довольно разнообразен: *Plicifera delicata* Bolkh., *Gleicheniidites laetus* Bolkh., *G. senonicus* Ross, *G. umbonatus* Bolkh., *G. minor* Dör., *G. rasilis* Bolkh., *Clavifera triplex* Bolkh., *C. jachromensis* Bolkh. Спор схизейных мало (0,5–1,5%), состав их не отличается разнообразием. Это *Lygodiopsisporites subsimplex* (Bolkh.), *Cicatricosisporites tersus* (K.-M.) Ros., *C. mediotriatus* (Bolkh.) Ros., *Appendicisporites macrorhizus* (Bolkh.) Chl. Состав сопровождающих спор довольно беден: *Sphagnumsporites antiquasporites* (Wils. et Webst.) Ros., *S. simplex* (Bolkh.) Prosv., *Lycopodiumsporites* sp., *Staplinisporites caminus* (Balme) Ros., *Leptolepidites verrucatus* Coup., *Concavissimisporites mesozoicus* (Dör.) Vor., *C. dubia* (Bolkh.) Vor.,

Deltoidospora juncta (K.-M.) Singh, *Cyathidites minor* Coup.

Пыльцы мало. Она представлена: *Caytonipollenites pallidus* (Reiss.) Coup. (0,5-1%), *C. cenomanicus* Chl. (0-1%), *Cycadopites* sp. (2-6%), *Cupressacites* (2-6%), *Classopollis* sp. (0,5-3%), *Sciadopityspollenites* sp. (0-0,5%), *Pinuspollenites minimus* (Coup.) Kemp (0-1%), *P. divulgatus* (Bolikh.) Petr. (0-1,5%), *P. insignis* (Bolikh.) retr. (0-2%). Единичны зерна: *Cedripites permirus* (Bolikh.), *Podocarpidites multesimus* (Bolikh.) Рос., P. sp.

Спорово-пыльцевой комплекс верхнего апта

В позднем апте количество глейхениевых в палиноспектрах несколько увеличивается по сравнению со средним аптом (60-86%). Кроме среднеаптских видов здесь присутствуют *Gleicheniidites latifolius* Dör., *G. compositus* (Bolikh.) Deak, *G. notabilis* Smir., *G. radiatus* Bolkh., *Clavifera rugosa* Dan. et Smir., *C. rudis* Bolkh., *C. tuberosa* Bolkh., *Ornamentifera baksanensis* Smir., *O. salebrosa* Smir., *O. echinata* Bolkh.

Спор схизейных 0-4%. Это трехлучевые *Maculatisporites asper* (Bolikh.), *Trilobosporites mirabilis* (Bolikh.), *Pilosporites trichopapillosus* (Thierg.) Delc. et Sprum., *P. parvispinosus* Dett., *Cicatricosisporites tersus* (K.-M.) Рос., *C. minuta striatus* (Bolikh.) Рос., *C. minor* (Bolikh.) Рос., *C. pacificus* (Bolikh.) Chl., *C. australiensis* (Cook.) Dett., *C. smirnovae* Vor., *C. cuneiformis* Рос., *C. pseudotripartitus* (Bolikh.) Dett., *C. biauriculatus* (Mark.) Smir., *C. imperfectus* (Mal.), *Anemia multifidiformis* Bolkh., *Appendicisporites matesovae* (Bolikh.) Norris, *A. macrorhizus* (Bolikh.) Chl., а также единичные споры с однолучевой щелью - *Corniculatisporites tudariensis* Kuv.

Из сопровождающих спор довольно разнообразны сфагновые мхи: *Sphagnumsporites antiquasporites* (Wils. et Webst.) Pot., *S. australis* (Cook.), *S. zongranulatus* (W. Kr.), *S. simplex* (Bolikh.) Prosv., *S. clavis* (Balme), *S. spp.* Немногочисленны споры плаунов, среди которых характерен *Lycopodiumsporites cerniidites* (Ross) Delc. et Sprum. и близкие виды: *Foveosporites pseudoalveolatus* (Coup.) Vor., *F. canalis* Balme. В количестве до 6% встречаются споры *Cyathidites minor* Coup., *C. australis* Coup., *C. punctatus* Coup. Отдельными экземплярами представлены споры: *Osmunda granulata* (Mal.) Chl., *Osmundacidites* sp., *Staplinisporites caminus* (Balme) Рос., *Leptolepidites verrucatus* Coup., *Densosporites velatus* Weyl. et Krieg., *Lophotriteles gibberosus* Naum., *L. spp.*, *Concavisporites dubia* (Bolikh.) Vor., *C. minor* Singh, *Laevigatospori-*

tes ovalis Wils. et Webst., *Biretisporites* cf. *spectabilis* Dett., *B. sp.* и др.

В составе пыльцы характерно равное количество двухмешковой и безмешковой пыльцы. Среди первой отмечены *Pinuspollenites minimus* (Coup.) Kemp, *P. divulgatus* (Bolkh.) Petr., *Piceapollenites distortus* (Bolkh.), *Alisporites similis* (Coup.) Kemp, *Cedripites libaniformis* (Bolkh.) Kemp, *C. deodaraeformis* (Bolkh.), *Podocarpidites paucus* Petr., *P. multesimus* (Bolkh.) Рос., *P. decorus* (Bolkh.), *Phyllocladidites epistartus* (Bren.) Petr., *P. memorabilis* Petr. и др. Среди безмешковой пыльцы голосеменных присутствуют *Supressacites* sp. (I-3%), *Taxodiaceapollenites hiatus* Kremp (0-4%), *Sciadopityspollenites* sp. (I-3%), *Cuscadopites* sp. (0,5-I%), *Classopollis* sp. (0-0,5%). Из кетониевых встречены *Caytonipollenites pallidus* (Reis.) Coup. (I-3%) и *C. senomanicus* Chl. (0-0,5%). Не во всех спектрах в небольшом количестве присутствуют *Callialasporites trilobatus* (Balme) Dev., *Pterospermopsis* sp.

Очень редко единичными экземплярами встречается пыльца древних покрытосеменных *Clavatipollenites* sp.

В препаратах присутствуют кроме спор и пыльцы *Microforaminiferae*, древние *Peridinea* и *Huysrichosphaerae*.

Спорово-пыльцевой комплекс среднего альба

В палинокомплексе из среднеальбских отложений р. Урух глейхениевые, как правило, являются доминантами (до 51%), но в некоторых спектрах они вытесняются кипарисовыми или двухмешковыми хвойными, и тогда содержание этих спор снижается до 28-37%. Видовой состав испытывает резкое обеднение, хотя в комплексе еще присутствуют верхнеаптские "экзоты" — *Clavifera tuberosa*, *C. jachromensis* и *Ornamentifera salebrosa*. Обычны такие виды как *Plicifera delicata* Bolkh., *P. decora* (Chl.) Bolkh., *Gleicheniidites senonicus* Ross, *G. laetus* Bolkh., *G. umbonatus* Bolkh., *G. radiatus* Bolkh., *Clavifera triplex* Bolkh., *Ornamentifera tuberculata* (Grig.) Bolkh., *O. granulata* Bolkh., *O. peregrina* Bolkh., *O. echinata* Bolkh. Характерно появление вида *Gingulatisporites floridus* Balme.

Споры схизейных малочисленны (0-5%) и не разнообразны: *Cicatricosisporites tersus* (K.-M.) Рос., *C. australiensis* (Cook.) Dett., *C. hallei* Singh, *C. imperfectus* (Mal.) Juhasz, *Schizaeisporites* sp., *Corniculatisporites striatus* (Deak) Kuv. Среди прочих спор в некоторых спектрах значительно содержание сфагновых мхов (0,5-10%), единичны плауны и плаунки. До 28% приходится на гладкие трехлуче-

вые споры *Cyathidites minor* Coup., *C. australis* Coup., *Leiotriletes* spp.

Среди пылицы по-прежнему мало *Classopollis* sp. (0-1,5%), неравномерно содержание кипарисовых (0-22%), незначительна роль *Cusadopites* sp. и *Sciadopityapollenites*.

Среди двухмешковых хвойных (4-32%) наиболее распространенными являются *Pinuspollenites divulgatus* (Bolsh.) Petr., *P. minimus* (Coup.) Kemp, *Piceapollenites exilioides* (Bolsh.) Petr., *Cedripites libaniformis* (Bolsh.) Рос., *C. pectinatus* (Bolsh.), *Podocarpidites multesimus* (Bolsh.) Рос. Из кейтониевых присутствуют *Caytonipollenites pallidus* (Reis.) Coup., *C. senomanicus* Chl.

Очень редко встречаются единичные зерна покрытосеменных - *Tricolpites sagax* Norris.

Баксанские и урухские одновозрастные палинокомплексы имеют много общего в видовом составе и значительные различия в процентных соотношениях многих компонентов. Этот фактор, а также хорошая насыщенность, большое видовое разнообразие спор и пылицы, обоснованность биостратиграфического расчленения и достаточно полная палинологическая изученность этих разрезов (эти разрезы изучались также Т.А. Даниленко /3, 4/) обусловили выбор их для целей восстановления растительных сообществ и приуроченности последних к палеорельефу. Для решения этих вопросов обратимся к анализу данных, приведенных в табл. I.

Первый вывод, к которому приходим, анализируя цифровые данные таблицы, заключается в том, что в районе р. Баксан спорово-пыльцевые спектры формировались под влиянием растительности возвышенных ландшафтов, а в районе р. Урух - равнинных. Это обусловило многие особенности в составе растительности сравниваемых районов. В пользу этого заключения свидетельствует гораздо большая роль, которую играли в растительных сообществах Баксана такие хвойные, как древние сосновые, подкарповые, японская зонтичная пихта, кедр. Приуроченность этих голосеменных к возвышенным участкам рельефа в настоящее время не подвергается сомнению.

Во-вторых, наблюдается довольно значительное увлажнение климата от готерива к апт-альбу. Оно подтверждается, с одной стороны, изменением содержания спор группы влаголюбов. Количество их возрастает в 1,5-2 раза от готерива к концу раннего мела. Ландшафтные различия на содержании гидрофитов отчетливо не отражаются. Наличие этого процесса, с другой стороны, ярко демонстрирует изменение количества ксерофитных и теплолюбивых хейролепидиевых (гирмерреловых по Красилову). В готериве их содержание составляет

30-37%, а в апт-альбе не превышает 1,5%, что свидетельствует также о сильном похолодании.

В-третьих, глейхениевые папоротники более широко были распространены на равнинах, где, они, возможно, образовывали папоротниковые марши. На возвышенных рельефах эти папоротники скорее всего составляли травянистый покров в хвойном лесу с неплотным древостоем. Максимум распространения и формообразования глейхениевых наблюдается в позднем апте. К среднему альбу они несколько утрачивают свое значение.

Роль цикадофитов и гинкговых в растительности апта и альба Северного Кавказа ничтожна. Среднее содержание их пыльцы колеблется от 0,07 до 1,4%. Во многих спектрах она полностью отсутствует. Вероятно, похолодание и изменение других физико-географических условий вызвало сокращение количества и разнообразия этой группы. Скорее всего они действительно перешли на положение реликтов /10/. Незначительно участие таксодиевых и кипарисовых (пыльцы от 3 до 10%) в растительности апта и альба. На равнине оно увеличивается к концу исследуемого периода, оставаясь незначительным на возвышенных рельефах. К лесообразующим породам их отнести невозможно.

Пыльца кейтониевых, включенная в состав анализируемых групп, обнаруживает некоторую приуроченность к возвышенностям, что не совсем вяжется с мнением об этих растениях как о мезозойских камышах /9/.

Из табл. I видим, что сумма процентного содержания исследуемых групп в среднем альбе составляет всего 63-70%. Какие же формы не вошедшие в таблицу, составляют третью часть среднеальбских спектров? Оказывается, от 22 до 28% падает на гладкие трехлучевые споры, определяемые как *Syathidites* и *Leiotriletes*. Они являются доминантами среднеюрских палинокомплексов. Эти данные в какой-то степени подтверждают мнение В.М. Силицына, что в общем, конец апта-альб в истории палеоклиматов Земли был временем сильной гумидизации, т.е. некоторого возврата к климату ранней и средней юры /10/.

Доминантная группа, а именно глейхениевые папоротники, была подвергнута более пристальному исследованию с целью выяснения, какие виды играли более значительную роль в составе растительности в период расцвета семейства, т.е. в позднем апте, а также с целью выяснения приуроченности видов к различным типам рельефа, допускающая правильность нашего утверждения о возвышенном характере рельефа на Баксане и равнинном на Урухе. Среднее содержание основных видов глейхениевых в позднеаптских спектрах отображено в табл. 2, II^x-1001

из которой следует, что наиболее многочисленными были виды *Gleichenioides umbonatus*, *G. senonicus* и *G. laetus*. Затем, можно предполагать, что папоротник, продуцировавший споры *Ornamentifera salebrosa*, предпочитал для своего произрастания возвышенные ландшафты, поскольку спор этого вида на Баксане было в пять раз больше, чем на Урухе. К равнинным ландшафтам тяготели возможно, такие виды как *Gleichenioides umbonatus*, *G. rasilis*, *G. carinatus*. Остальные виды были более или менее индифферентны к характеру рельефа.

Учитывая, что к среднему альбу глейхениевые испытывают существенные изменения в видовом составе, когда выпадают или становятся редкими такие "экзотические" виды как *Clavifera rudis*, *C. tuberosa*, *C. rugosa*, *C. jachromensis*, *Ornamentifera salebrosa*, а также сокращается численность других видов и связывая эти изменения в основном с похолоданием климата, можно выявить наиболее теплолюбивые виды среди широко распространенных. Закономерно предположить, что таковыми являются те виды, которые более резко сократят свою численность в среднем альбе. Вычисления в этом направлении выявили ярко выраженный теплолюбивый вид (не считая "экзотов"). Им оказался один из доминантных видов, а именно *G. umbonatus*. При этом на Баксане содержание этого вида сокращается от 8,7% в позднем альбе до 3,3% в среднем альбе, а на Урухе соответственно с 24 до 2,8%. Возможно, сокращение вида в среднем альбе на возвышенностях было не столь разительным потому, что там вид не был столь широко распространен и в позднем альбе, что было обусловлено опять же теплолюбивостью этого вида. Как известно, в горах климат всегда суровее, чем на равнине. Значительно сокращается и содержание вида *G. senonicus*. Напротив, увеличивается содержание *G. laetus*, что вполне согласуется с закономерностью распространения этих видов в раннемеловое время /II/.

Останавливаясь на характеристике растительности Северного Кавказа в конце раннемелового периода и на причинах, обусловивших ее изменение в посленеокомское время, исходя из анализа палинологических данных, можно прийти к выводу, что решающим фактором, повлиявшим на перестройку в растительности, было понижение температуры, в особенности в альбе, и в меньшей степени увеличение влажности, которое, по нашему мнению, было не столь значительным. Следовательно, альбское похолодание и океанизация климата вызвали не только сокращение разнообразия теплолюбивых беннеттитовых, как считает В.А.Красилов /8/, но также и сокращение разнообразия и часто полное исчезновение наиболее теплолюбивых видов в составе

папоротниковой флоры. На это время приходится также самое низкое содержание пыльцы хейролепидиевых в раннемеловых спектрах кпа СССР. В этом свете растения, продуценты пыльцы *Classopollis* выступают в роли не столько ксерофитов, сколько теплолюбив, тем более, что наличие остатков *Brachyphyllum* В.А.Красилов /6/ отмечает в мангровых комплексах. Об этом же свидетельствует почти полное отсутствие в палиноспектрах спор таких теплолюбив как *Matonia* и *Klukia*.

В целом, растительность на Северном Кавказе во второй половине апта – альбе вряд ли можно считать лесной, так как древесные растения, которыми были в основном хвойные, не образовывали сомкнутого древостоя. Состав хвойных был довольно разнообразен и состоял из древних, предковых форм современных елей, сосен, кедров, подокарпусов, филлокладусов, японской зонтичной пихты и др. Морфология их пыльцы позволяет говорить о высоких темпах эволюции этой группы голосеменных растений. Судя по пыльце, таксодиевые и кипарисовые были довольно малочисленны. Цикадофиты и гинкговые утратили свое значение, их роль в растительности невелика.

Наибольшее распространение в это время имели папоротники, довольно разнообразные (максимум их разнообразия мы относим к позднему альбу). Среди них абсолютным доминантом были разнообразнейшие глейхениевые. Они и составляли папоротниковые марши. Участие других папоротников, а также мхов, плаунов, плаунков в растительности апта – альба довольно скромное. Лишь птеридиевые и циатейные дают некоторую выпышку развития в середине альба.

В это же время по пыльце можно отметить наличие малочисленных древних цветковых растений, которые не играли в растительности сколько-нибудь заметной роли. Трудно представить себе существование платановых лесов в альбское время /2/. Это объяснимо только в том случае, если пыльца древних платановых совершенно не сохранялась в ископаемом состоянии.

Следовательно, внимательный анализ видового состава и количественных соотношений компонентов в спорово-пыльцевых спектрах, изменение этих показателей во времени и пространстве позволяет выявить существование многих явлений, их изменение в процессе развития, касающиеся таких факторов, как климат, рельеф, растительность, экология отдельных видов и более крупных единиц растительного мира, характер их перестройки на определенных рубежах развития Земли.

Литература

1. Вахрамеев В.А. Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных Cheirolepidiaceae // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С.19-34.

2. Вахрамеев В.А. Климаты Северного полушария в меловом периоде и данные палеоботаники // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С.3-17.

3. Даниленко Т.А., Мартынюк Л.Н. Спорово-пыльцевые комплексы из нижнемеловых отложений бассейнов рек Майрамадаг и Урух (Северная Осетия) // Тр. Сев.-Кавказск. нефт. н.-и. ин-та 1969. Вып. 4. С.98-110.

4. Даниленко Т.А. Значение палеонтологических исследований для биостратиграфии нижнемеловых отложений Восточного Предкавказья // Палинология мезофита. М., 1973. С.169-171.

5. Друщиц В.В., Михайлова И.А. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. М., 1966. 188 с.

6. Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М., 1967. 265 с.

7. Красилов В.А. Альб-сеноманская флора междуречья Качи и Бодрака (Крым) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59, вып. 4. С.104-112.

8. Красилов В.А. Меловой период: эволюция земной коры и биосферы. М., 1985. 240 с.

9. Криштофович А.Н. Происхождение и развитие мезозойской флоры // Тр. юбилейн. научн. сессии ЛГУ. Секция геол.-почв. наук. Л., 1946. С.95-115.

10. Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Т. II. Л., 1966. 191 с.

11. Смирнова С.Б. Распространение спор глейхениевых в нижнемеловых отложениях Кавказа и их стратиграфическое значение // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. 1983. № 2. С.28-32.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ДИАТОМОВОЙ ФЛОРЫ В ПРЕСНОВОДНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАЙНОЗОЯ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ СССР

Метод диатомового анализа, в основе которого лежит изучение диатомовых водорослей, обладающих прозрачным, легким, твердым и хрупким панцирем, сохраняющимся в осадках, начиная с мелового времени применяется для решения стратиграфических и палеогеографических задач, особенно в тех районах, где отсутствуют микропалеонтологические остатки (фауна млекопитающих, моллюсков, макро-растительные остатки). Для биостратиграфического расчленения древних отложений по диатомеям используются главным образом эволюционные изменения диатомовых водорослей и наличие вымерших форм.

Для биостратиграфического расчленения осадков четвертичного возраста используются изменения экологических и биогеографических групп диатомей, колебание численности отдельных видов и групп, обусловленных сменой экологической обстановки или палеоклиматических событий. При этом в четвертичное время диатомы не претерпели значительных эволюционных изменений. Следовательно, при изменении климатических условий в четвертичное время происходили палеогеографические и экологические изменения. Соответственно изменился экологический состав диатомовых водорослей, что в свою очередь определяет периоды и фазы развития диатомей /3, 8/. В этом случае важно знание современных диатомовых водорослей, которые почти тождественны четвертичным как в систематическом, так и в экологическом отношении. Это намного облегчает расшифровку результатов диатомового анализа особенно отложений четвертичного периода /2, 4, 8/, а также помогает (в меньшей степени) в реконструкции палеогеографических условий в период формирования более древних толщ.

В настоящей работе мы приводим результаты исследований диатомовой флоры, полученные при изучении кернa скв.2 глубинного бурения, располагающейся в восточной части северного побережья Якутии в низовье р.Колымы в устье р.Омолон. Этот район в последнее время стал объектом детального изучения со стороны ряда научных и геологических организаций. В результате получены новые данные о строении кайнозойских отложений и палеогеографии отдельных этапов кайнозоа. В этом отношении немаловажное значение имели выводы, сделанные на основании изучения диатомовой флоры осадков, вскрытых скв.2, на чем мы и остановимся в данной работе.

Всего было проанализировано 50 образцов, из которых только 18 содержали створки диатомей. При этом в морских осадках они отсутствовали. Этот факт неоднократно отмечался диатомологами, работающими на Севере и Северо-Востоке. Так, А.М.Белевич /1/ отмечала особенность морских санчутовских и казанцевских отложений в Центральной части Севера СССР. В настоящее время этот факт констатируется всеми диатомологами, работающими на Севере и Северо-Востоке, хотя причины до сих пор не выяснены.

Систематический список диатомовой флоры в целом насчитывает 196 видов и разновидностей, принадлежащих к классам *Centrophyceae* (4 рода) и *Pennatophyceae* (27 родов). Распределение диатомей в отложениях, вскрытых скв.2 неравномерное, что связано по-видимому не только с условиями захоронения, но и с различными палеогеографическими условиями в период их существования. Последнее обстоятельство естественно не могло не отразиться на качественном и количественном составе диатомовой флоры, которые приурочены к определенным биотопам и чутко реагирует на смену гидрохимических и климатических условий.

На глубине 27,5 м вскрыты отложения, представленные преимущественно супесчано-алевритистыми осадками. Диатомовый комплекс разнообразный, насчитывает 56 видов и разновидностей диатомей и индексов обилия преимущественно "нередко", а некоторые виды встречаются не только "часто", но и в массовом числе (например, вид *Symbella ventricosa* Kütz.) и только 9 видов представлены единичными створками. Все диатомовые водоросли в этом комплексе пресноводные, состоящие из видов индифферентов, обычных для пресных вод. Отмечен один солоновато-водно-морской вид — *Caloneis silicula* var. *kjellmaniana* Cl. Основную массу в данном комплексе составляют бентосные диатомеи, обитатели грунтов и обрастаний. Из них наиболее разнообразно представлены роды: *Symbella* и *Gomphonema*, несколько менее, но тоже в достаточном количестве роды *Synedra*, *Achnanthes*, *Epithemia*, *Nitzschia*. Планктонные и донно-планктонные формы отсутствуют, а вот виды-индикаторы речных условий имеются: *Ceratoneis arcus* var. *linearis* Holmboe, *C. arcus* var. *linearis* f. *recta* (Skv.) Pr. Zavr., *Navicula cryptocephala* Kutz., *Dydimosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *Symbella sinuata* Greg. Остальные виды рода *Eunotia* предпочитают болота. В комплексе отмечена также одна почвенная форма — *Nitzschia amphioxys* (Zhr.) Grun.

Подобный диатомовый комплекс, где нет планктонных и донно-планктонных форм, много обрастателей, мало болотных и несколько видов-реофилов может характеризовать аллювиальные (речные) усло-

вия в период его формирования, причем скорей всего это были донные русловые осадки, но в таком участке реки, где скорости течения замедлены и ухудшены условия аэрации. Считаем, что это была приустьевая часть реки.

Формирование данного комплекса диатомей происходило в четвертичное время в умеренных климатических условиях, несколько более теплых, чем современные, поскольку в комплексе отмечены в основном виды с широкой приспособляемостью к различным условиям среды, хотя есть и виды (в небольшом числе), характерные для холодных вод, такие как: *Ceratoneis arcus* var. *linearis* Holmboe, *Eunotia faba* (Ehr.) Grun., *Pinnularia borealis* Ehr., *P. lata* (Breb.) W.Sm., *Cymbella heteropleura* var. *minor* Cl. Сравнение этого комплекса было сделано с современным диатомовым комплексом, изученным из пробы в 5 м от берега Яны (участок Казачье).

Следующий диатомовый комплекс скв.2 к соответствует интервалу 109-272,5 м¹ и насчитывает 62 вида и таксона диатомовых водорослей, распределенных в этом интервале неравномерно. Комплекс сильно отличается от предыдущего и безусловно намного древнее. Об этом убедительно говорят следующие факты:

1. Наличие в комплексе вымерших диатомей: *Melosira praegratulata* Jouse, *M. praeislandica* Jouse, *Tetracyclus* var. *lancea* f. *elongata* Hust., *Fragilaria nitzschioides* var. *kamschatica* Zup., *Tabellaria calatom* Churs.

2. Имеются виды широко распространенные в неогеновых осадках СССР/6, II/: *Cyclotella* aff. *ocellata* Pant., *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., *Eunotia monodon* Ehr., *E. tenella* (Grun.) Hust., *Navicula gastriformis* Hust., *N. gracilis* Ehr., *N. hungarica* var. *capitata* Cl., *N. radiosa*, *Pinnularia gibba* Ehr., *P. viridis* var. *fallax* Cl. и другие.

3. Экологический состав данного диатомового комплекса фиксирует похолодание, поскольку в комплексе отмечено значительное разнообразие холодолюбивых видов: *Tetracyclus ellipticus* (Ehr.) Grun., *T. ellipticus* var. *lancea* f. *elongata* Hust., *T. ellipticus* var. *lancea* f. *subrostrata* Hust., *T. lacustris* Ralfs., *T. rupestris* (A.Br.) Grun., *Eunotia faba* (Ehr.) Grun., *E. monodon* Ehr., *E. tenella* (Grun.) Hust. Причем нижний интервал 152,5-272,5 м видимо соответствовал пику похолодания.

Известно, что в современных условиях *Tetracyclus lacustris* Ralfs. обитает в горных и альпийских озерах, *T. rupestris* - в мо-

¹ До 109 м образцы не содержали диатомовую флору

ковых подушках, орошаемыми тающими ледниками, *Eunotia faba* (Ehr.) Grun. широко распространен главным образом на Севере СССР. *Eunotia tenella* (Grun.) Hust. часто встречается на арктических островах.

Диатомовый комплекс в интервале 109,5-272,5 м имеет пресноводный характер (отмечена только одна солоноватоводная форма - *Gomphonema salinarum* Pant.). При этом преобладают виды-индиференты, с примесью галофитов. Отмечен также один галофил.

Характерной чертой является также большое число истинно планктонных и донно-планктонных форм, такие как: *Melosira distans* (Ehr.) Kütz., *M. italica* (Ehr.) Kütz., *M. praeislandica* Jouse, *M. praegrnulata* Jouse, *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., *S. hantzschia* Grun., *S. ulna* var. *danica* (Kütz.) Grun., *Tetracyclus lacustris* Ralfs., *Tabellaria fenestrata* (Lungb.) Kütz., присутствие одного вида-реофила *Meridion circulare* Ag. появление "пионера" заселения озер - *Cyclotella ocellata* Pant. В бентической группе мало обростателей, почти совсем нет болотных и отсутствуют почвенные виды. Все это приводит нас к выводу о существовании пресноводного, олиготрофного типа, богатого растворимым кислородом, бедного органическими веществами, в котором обычно развивается не богатая диатомовая флора, представленная донными формами и единичными планктонными отложениями. Диатомовая флора в интервале 272,5-333 м не обнаружена.

С глубины 334 до 405 м выделен богатый диатомовый комплекс, насчитывающий около 140 форм диатомей, среди которых наблюдается явное увеличение числа вымерших видов: *Melosira praedistans* Jouse., *M. praegrnulata* et var. *angustissima* Jouse, *M. praeislandica* et var. *curvata* Jouse., *Cyclotella* cf. *temperei* Herib et Perag., *Tetracyclus ellipticus*, var. *lancea* (Ehr.) Hust., *Fragilaria nitzschoides* var. *kamtschatica* Zup., *Eunotia hiperborea* A. Berg., *E. majuscula* aff. *nikolskiae* Jouseff, *E. monodon* var. *tropica* Hust., *Desmogonium guianense* Ehr., *Navicula gastrum* Ehr.

Виды, характерные для неогеновых отложений на территории СССР также присутствуют в данном комплексе. Экологический состав данного комплекса характеризует попрежнему условия пресноводного водоема, в котором преобладают индиференты. Группа планктонных и озерных видов становится разнообразнее по сравнению с предыдущим интервалом. Это виды родов: *Melosira*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*. В бентосной группе по-прежнему много обростателей и заметно явное пополнение болотными диатомеями р. *Eunotia*, особенно на глубине 339 м. Видимо формирование флоры происходило в условиях эвтрофно-

го озера с высоким содержанием биогенных элементов, растворимых солей и кремнезема с хорошо выраженной зоной литорали и пелагиали. Климатические условия, хотя и оставались холодными, но все-таки более благоприятными, поскольку на фоне stenothermic видов (*Melosira italica* var. *valida* (Grun.) Hust., *Tetracyclus ellipticus* var. *lancea* (Ehr.) Hust., *Eunotia faba* (Ehr.) Grun., *E. septentrionalis* Ostr., *E. sibirica* Cl., *E. suecica* A. Cl., *Pinnularia lata* (Breb.) W. Sm., *Cymbella heteropleura* var. *minor* Cl.) встречен один тропический вид *Eunotia monodon* var. *tropica* Hust., а также *Melosira praegranulata* Jouse, родственная современная форма которой — *M. granulata* (Ehr.) Raps. — теплолюбивая /10/. На этом ограничиваются палеогеографические реконструкции древнего озера, т.к. экология многих ископаемых вымерших видов достоверно не известна.

Рассматривая вопрос о возрасте диатомовой флоры в интервале глубин 109–405 м, следует отметить, что однозначного решения по диатомовой флоре не может быть, тем более, что на территории СССР нет обоснованных пресноводных диатомовых комплексов древнее неогена. Однако существуют определенные особенности ~~выделенных~~ комплексов, упомянутых выше, в том числе и главное — это количество вымерших видов и присутствие типично неогеновых. Немаловажное значение и сравнение западноприморской ранне-среднемиоценовой флоры /7/

Автор устанавливает возраст как не противоречащий возрасту, определенному на основании исследований остатков высших растений, а не однозначного по диатомеям. Кроме того, этот район исследований располагается намного севернее, где и данных по древним диатомеям до сих пор не существует. Все это доказывает справедливость вывода, что в интервале глубин 109–172 м диатомовая флора характеризует раннемиоценовый возраст вмещающих толщ, а 172–405 м — олигоценый. Эти толщи имеют четкое стратиграфическое положение в разрезе между позднеоцен-раннеолигоценными и раннемиоценовыми отложениями, датированными на основании данных спорово-пыльцевого анализа, успешно применяемого для определения возраста третичных толщ на Северо-Востоке СССР. Эти толщи представлены переслаиванием континентальных отложений с прибрежноморскими и выделяются в усть-омолонскую свиту. Они подробно охарактеризованы палинологическими данными, которые также фиксируют похолодание. Все расхождения в климате с данными спорово-пыльцевого анализа, объясняются консервативностью водной среды. Поэтому водная растительность (диатомовые водоросли) не столь быстро реагируют на смену климата, как наземная растительность.

Так палинологические данные фиксируют и длительное похолода-

ние, которое завершилось климатическим оптимумом в период между ранним и средним миоценом. Однако диатомовые комплексы на всем протяжении этого периода остаются холодноводными. Диатомовая флора характеризуется повсеместным развитием арктических и североальпийских видов, что в целом свидетельствует о частичной ледовитости полярного бассейна. В палинокомплексе исчезают влаголюбивые сообщества, что в целом указывает на возросшую континентальность климата, обусловленную ледовитостью района /5/.

Итак, рассматривая диатомовую флору скв.2, несмотря на "немые" интервалы констатируем следующие этапы развития:

1. Четвертичный – на глубине 27,5 м, который вскрывает донные русловые осадки, сформированные в умеренных климатических условиях, более теплых, чем современные.

2. Миоценовый – 109–172,5 м, сформировавшийся в пресном озере олиготрофного типа, в холодных климатических условиях.

3. Олигоценый – 334–40,5 м, развившийся также в условиях пресного озера (но уже эвтрофного) в холодных условиях, как и предыдущий.

Литература

1. Б е л е в и ч А.М. К вопросу об одной особенности состава диатомовых водорослей из санчуговских и казанцевских отложений центральной части Севера СССР // Сб.ст. по палеонтологии и биостратиграфии. Л., 1960. С.71–74.

2. Ж у з е А.П. Палеогеография водоемов на основе диатомового анализа // Тр.Верхневолжск.эксп. Геогр.-экон.ин-та. ЛПУ, 1939. С.1–87.

3. Ж у з е А.П. Морские диатомовые водоросли миоценового и плиоценового возраста Дальнего Востока // Бот.матер. Отд.споров. раст. БИН АН СССР. 1961. С.59–69.

4. Ж у з е А.П. Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана // М., 1962. С. 3–258.

5. К а р т а ш е в а Г.Г. и др. Континентальный палеоген и неоген севера Средней Якутии // Континентальные третичные толщи северо-востока Азии. Новосибирск, 1979. С.7–30.

6. Л о г и н о в а Л.П. К исследованию диатомовой флоры из древне-озерных отложений у д.Снов Несвижского района БССР // Проблемные вопросы геологии антропогена и неогена Белоруссии. Минск, 1980. С.96–114.

7. Моисеева А.И. Диатомовые водоросли флороносных слоев Реттиховки (Западное Приморье) // Палеонтология и стратиграфия Дальнего Востока.

8. Прошкина - Лавренко А.И. Новые и недостаточно изученные диатомовые водоросли СССР // Бот.мат. Отд.спор. раст., т.IX. 1953. С.54-61.

9. Пушкарь В.С. Биостратиграфия осадков позднего антропогена юга Дальнего Востока // М., 1979. 139 с.

10. Кабичевский А.П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР // М., изд-во Моск.ун-та. 1960. 349 с.

11. Хурсевич Г.К. и др. К палеоботанической характеристике диатомовых пород на Гливинском водозаборном участке // Проблемные вопросы геологического антропогена и неогена Белоруссии. Минск, 1980. С.119-132.

Содержание

Предисловие	3
М е н н е р В.В., Б а р с к о в И.С., О б р у ч е в а О.П. Палеонтология в Московском университете	4
А л е к с е е в А.С. Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории Земли	22
Ю р и н а А.Д. Биотические особенности и зональная схема живетских и франских отложений по флоре Центрального Казахстана	48
Г о р б а ч и к Т.Н. Становление планктонной жизненной формы у фораминифер	57
С м и р н о в а Т.Н. Этапы развития мезозойских и кайно- зойских брахиопод	72
К у з ь м и ч е в а Е.И. Этапы развития склерактиний и октокораллов	90
Б о н д а р е н к о О.Б. Об изменении состава табулято- морфных кораллов на рубеже ордовика и силура	104
Я н и н Б.Т. Система рудистов (класс Bivalvia)	122
Р ы б а к о в а Н.О. Изменение растительности и климата Северной Якутии на границе олигоцена и миоцена	141
С м и р н о в а С.Б. Растительность апта и альба на террито- рии Северного Кавказа (по палинологическим данным) . . .	154
П и р у м о в а Л.Г. Этапы развития диатомовой флоры в пресноводных отложениях кайнозоя на Северо-Востоке СССР	169

Научное издание

Биотические события на основных рубежах фанерозоя

Зав. редакцией И.И.Щехура

Редактор Л.М.Батыгина

Художественный редактор А.Л.Прокошев

Технический редактор Н.И.Смирнова

Н/К

Подписано в печать 27.02.89

Л-15062 Формат 60х90/16 Бумага офсет. № 1

Офсетная печать

Усл. печ. л. 11,0 Уч.-изд. л. 10,46

Тираж 500 экз. Заказ № 1051 . Изд. № 1094

Цена 65 коп. Заказное.

Ордена "Знак Почета" издательство Московского университета.

103009, Москва, ул. Герцена, 5/7.

Типография ордена "Знак Почета" изд-ва МГУ.

119899, Москва, Ленинские горы