

**ДИВЕРСИФИКАЦИЯ
И ЭТАПНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В СВЕТЕ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЛЕТОПИСИ**

**LX СЕССИЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**

*посвященная
100-летию со дня рождения академика
Б.С. Соколова*



Санкт-Петербург 2014

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.П. КАРПИНСКОГО (ВСЕГЕИ)

**ДИВЕРСИФИКАЦИЯ И ЭТАПНОСТЬ
ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
В СВЕТЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЛЕТОПИСИ**

**МАТЕРИАЛЫ LX СЕССИИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**

**посвященной
100-летию со дня рождения академика
Б.С. Соколова**

7 – 11 апреля 2014 г.

Санкт-Петербург 2014

Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Материалы LX сессии Палеонтологического общества при РАН (7-11 апреля 2014 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2014, 203 с.

В сборнике помещены тезисы докладов LX сессии Палеонтологического общества, посвященной 100-летию президента Общества академика Б.С. Соколова, на тему «Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи». Освещаются общие вопросы эволюции, ее направленности, этапности, изменения структуры биосферы и причины массовых вымираний организмов в фанерозое. Рассмотрены древнейшие организмы архея и протерозоя и низшие многоклеточные венда. Основное внимание уделено этапности и темпам эволюции различных групп органического мира, смене во времени животных и растительных биот и экосистем в целом. Подробно рассмотрены абиотические и биотические кризисы на рубежах большинства эпох и веков фанерозоя, как причины диверсификации и динамики разнообразия животного и растительного мира.

В ряде тезисов (заседание, посвященное памяти известного зоолога и палеонтолога Л.И. Хозацкого) содержатся сведения о новых находках, географическом распространении и изменении разнообразия позвоночных – тетрапод, динозавров, ихтиофауны и млекопитающих.

Сборник рассчитан на стратиграфов, палеонтологов и биологов.

Редколлегия:

Т.Н. Богданова (ответственный редактор)
А.О. Аверьянов, В.В. Аркадьев, Э.М. Бугрова, В.А. Гаврилова,
И.О. Евдокимова, А.О. Иванов, О.Л. Коссовая, Г.В. Котляр, М.В. Ошуркова,
Е.Г. Раевская, А.А. Суяркова, Т.Ю. Толмачева

ЭПОХА СОКОЛОВА
(К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА Б.С. СОКОЛОВА)

А.В. Каныгин

ИНГГ СО РАН, Новосибирск



2 сентября 2013 г. в Москве в возрасте 99 лет скончался старейший член Российской академии наук, Президент Палеонтологического общества России академик Борис Сергеевич Соколов – выдающийся естествоиспытатель, крупнейший палеонтолог и стратиграф современности, один из ярких представителей блестящей когорты ученых, с именами которых связан расцвет геологии и смежных областей естествознания в послевоенный период нашей страны. В его биографии нашли отражение все переломные исторические события в России за целое столетие – век великих достижений, драматических потрясений и испытаний человеческих возможностей. Судьба уберегла его от превратностей трудных лет нашей истории, предоставив возможность в полной мере реализовывать свой многогранный талант, и незадолго до

своей кончины Борис Сергеевич определил итог своей жизни словами удовлетворения: «Я прожил счастливую жизнь и сделал все, что мог».

Он родился 8 апреля 1914 г. в старинном городке Вышний Волочок. Детские годы прошли в с. Березки. Здесь он окончил начальную школу, среднее образование завершил в единой трудовой школе Вышнего Волочка (бывшем реальном училище), где под руководством опытных учителей, сохранившихся от «старого режима», получил прекрасное политехническое и естественнонаучное образование, несмотря на все издержки педагогических экспериментов того времени.

Как выходец из «социально неблагонадежной» среды интеллигенции (его отец Сергей Борисович был очень уважаемым во всей округе сельским фельдшером, мать Дарья Андреевна занималась воспитанием шестерых детей), Борис должен был заработать право на высшее образование трудовым стажем, поэтому по окончании школы в 1931 г. он устроился электромонтером в «Ленэнерго», а в 1932 г. поступил на вечернее отделение геолого-почвенно-географического факультета Ленинградского университета и вскоре перешел на дневное отделение. Увлеченность, огромное трудолюбие и разносторонние интересы побудили его прослушать и сдать экзамены, кроме полного цикла геологических дисциплин, еще и по основным предметам смежных университетских специальностей – географии и биологии. Незаурядные способности Б.С. Соколова были замечены университетскими профессорами. После окончания в 1937 г. университета он получил диплом с отличием и был оставлен на кафедре палеонтологии в качестве ассистента.

В первые годы после окончания университета главным направлением научной деятельности Б.С. Соколова было изучение палеозойских кораллов Русской платформы, а затем и других регионов СССР. Эти работы были прерваны в связи с командированием его накануне Великой Отечественной войны в Северо-Западный Китай во главе группы советских специалистов. В тяжелейших и порой опасных условиях он проработал там с 1941 по 1943 г., занимаясь регионально-геологическим изучением китайской части Тянь-Шаня и прилегающих впадин – Таримской, Турфанской и Джунгарской. В 1943 г. Б.С. Соколов назначен начальником геологической партии Среднеазиатской экспедиции Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского института (позднее ВНИГРИ) Наркомнефти СССР, которая проводила геолого-съемочные и нефтепоисковые работы в пределах геологических депрессий Тянь-Шаня. Две крупные обобщающие работы этого периода «Сравни-

тельный обзор депрессий Тянь-Шаня и некоторые вопросы их нефтеносности» (1947) и «Геологическое строение и полезные ископаемые вновь исследованных областей Восточного (Китайского) Тянь-Шаня» (1950) остались неопубликованными, хотя и получили широкую известность в СССР и Китае.

Вернувшись в 1945 г. в Ленинград, Б.С. Соколов продолжил изучение палеозойских кораллов в ведущем нефтяном институте страны – ВНИГРИ, совмещая исследовательскую работу с преподаванием в Ленинградском университете. Он активно включился также в беспрецедентную в мировой практике по своим масштабам программу регионально-геологического изучения Русской платформы по материалам бурения. Оба эти направления научной деятельности Б.С. Соколова, дополняя друг друга, завершились выдающимися итогами. В 1951-1955 гг. Б.С. Соколов издает пятитомную монографию «Табуляты палеозоя европейской части СССР», которая вместе с опубликованной в 1950 г. работой «Хететиды карбона» составила капитальную серию из шести книг. В ней впервые в мировой литературе на огромном материале рассмотрены вопросы систематики, эволюции, филогении, стратиграфического и палеобиогеографического значения палеозойских кораллов. Опираясь на колоссальный по объему оригинальный материал и критический анализ данных по всем регионам мира, Б.С. Соколов перестроил всю систему табулят, поставив ее на прочную филогенетическую и историко-геологическую основу. Результаты исследований коренным образом изменили представления не только об истории развития кораллов, но и об их стратиграфическом значении. Она стала главным методическим руководством для нескольких поколений кораллистов нашей страны и заняла видное место в ряду классических образцов мировой палеонтологической литературы. В 1955 г. эта работа была защищена Борисом Сергеевичем как докторская диссертация. Благодаря Б.С. Соколову изучение ископаемых кораллов стало бурно развиваться. Это сыграло огромную роль в палеонтолого-стратиграфическом обеспечении интенсивно проводившихся в те годы геолого-съёмочных и геолого-поисковых работ, так как в палеозойских отложениях кораллы – одна из самых распространенных групп фауны.

Результаты изучения кораллов вошли и в пятнадцатитомное справочно-методическое издание «Основы палеонтологии» (1959-1962 гг.), за которое Б.С. Соколову вместе с другими основными его создателями (Ю.А. Орлов, Б.П. Марковский, В.Е. Руженцев) в 1967 г. была присуждена Ленинская премия. При подготовке этого издания удалось объединить практически всех ведущих советских палеонтологов и обобщить новейшие материалы по палеонтологии почти всех регионов СССР, а также важнейшие данные по зарубежным территориям. Впервые в мировой практике с единых методологических позиций были систематизированы результаты палеонтологических, стратиграфических и палеобиогеографических исследований на родовом и отчасти на видовом уровне всех основных групп фауны и флоры от кембрия до современности. Это издание стало настольной книгой всех палеонтологов и стратиграфов СССР, опередив подготовку подобного международного справочника «Treatise». На нем училось несколько поколений исследователей, и оно не потеряло актуальности до настоящего времени.

Второе научное направление ленинградского периода творческой деятельности Б.С. Соколова также дало результаты мирового значения. Обобщение уникальных материалов глубокого бурения на Восточно-Европейской платформе, особенно по древнейшим этапам ее геологической истории, коренным образом изменило представления о стратиграфии, палеогеографии, тектонике палеозоя и положило начало обоснованию новой геологической системы – венда. В дальнейшем это привело к переосмыслению докембрийской истории биосферы и созданию нового направления – палеонтологии докембрия. В 1952 г. был опубликован «Атлас литолого-фациальных карт Русской платформы» под редакцией академика А.П. Виноградова, где 11 карт для докембрия и палеозоя составлены Б.С. Соколовым и Е.П. Александровой. В этой работе Б.С. Соколов заложил основы исто-

рико-геологического обоснования вендской системы. Сами понятие и термин «венд» были введены им в научную геологическую литературу еще раньше, в 1950 г.

К этому же ленинградскому периоду относится начало формирования еще одного направления научной деятельности Б.С. Соколова – разработки общих принципов стратиграфии в связи с начавшейся реконструкцией Общей стратиграфической шкалы и возникшими при этом проблемами стандартизации стратиграфических границ.

Эти и другие направления исследований Б.С. Соколова приобрели особый размах в сибирский период его деятельности (1958-1975 гг.), когда он был приглашен академиком А.А. Трофимуком в создаваемый в Институте геологии и геофизики отдел палеонтологии и стратиграфии, который отвечал бы масштабным задачам в изучении геологии Сибири. Его ближайшим соратником по формированию отдела стал избранный одновременно с ним в члены-корреспонденты АН СССР Владимир Николаевич Сакс, известный уже в то время исследователь геологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя арктических районов СССР. По замыслу Бориса Сергеевича исследования в создаваемом отделе должны были иметь монографический характер и сочетать в себе глубокое изучение биологии палеонтологических объектов и детальной региональной стратиграфии. За относительно короткий срок был создан коллектив, насчитывающий более ста дипломированных биостратиграфов, в том числе около 20 докторов и несколько десятков кандидатов наук. Работы велись широким фронтом по всей территории Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока СССР. В сравнительных целях полевые исследования проводились и в других регионах страны. Было опубликовано более 150 монографий по важнейшим группам органических остатков и опорным разрезам, десятки специализированных сборников и сотни журнальных статей в отечественных и зарубежных изданиях. Одновременно крупные исследования по стратиграфии и палеонтологии платформенных и складчатых областей Сибири проводились в крупнейших институтах Министерства геологии СССР (ВСЕГЕИ, СНИИГГиМС, ВНИГРИ, НИИГА, ЗапСибНИГНИ, ВостСибНИИГГиМС и др.). Б.С. Соколов и В.Н. Сакс были общепризнанными неформальными лидерами этих исследований, в результате которых Сибирь уже к началу 70-х годов по уровню палеонтолого-стратиграфического изучения приобрела статус одного из опорных регионов мира для совершенствования методов и принципов детальной стратиграфии, разработки стратонав разного масштаба на основе комплексного изучения осадочных бассейнов. В этой области школа Б.С. Соколова и В.Н. Сакса получила мировое признание. Созданный ими отдел палеонтологии и стратиграфии (ныне в составе Института нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН им. А.А. Трофимука) остается одним из крупнейших палеонтологических коллективов не только в нашей стране, но и в мире.

С переходом в Сибирское отделение АН СССР Борис Сергеевич продолжил активную деятельность в Межведомственном стратиграфическом комитете, в Международной комиссии по проблеме границы силура и девона, которая в то время приобрела особую актуальность в связи с выработкой новых подходов к совершенствованию Международной стратиграфической шкалы, и внес огромный вклад в разработку проблем общей и региональной стратиграфии, в частности, в обоснование зонального (биологического) принципа определения стратиграфических границ. Одновременно, опираясь на огромные материалы по территории Сибири, Б.С. Соколов плодотворно разрабатывал конкретные проблемы стратиграфии и хроностратиграфических границ позднего докембрия, ордовика, силура, девона и многие другие. Разработкой теоретических и прикладных проблем региональной стратиграфии и палеогеографии он внес выдающийся вклад в изучение двух нефтегазоносных провинций России – Волго-Уральской и Лено-Тунгусской.

Диапазон исследований ученого в 60-70-е годы XX в. продолжал стремительно расширяться, охватывая новые и наиболее актуальные проблемы палеонтологии, стратиграфии и других смежных дисциплин. Со временем внимание Бориса Сергеевича все больше акцентируется на вендском этапе геологической истории Земли, который оказался

ключевым для нового понимания всей ее предыстории вплоть до начала глобальной дивергенции органического мира в кембрийском периоде.

В 1975 г. Б.С. Соколов был избран в состав Президиума Академии наук СССР и возглавил в качестве академика-секретаря Отделение геологии, геохимии и геофизики (ОГГГ). На этом посту он внес огромный вклад в развитие разных научных направлений, в решение проблем взаимодействия академической и отраслевой науки с геологической практикой, в пропаганду достижений геологической науки в связи с развитием топливно-энергетического и горнорудного комплексов, в популяризацию мировоззренческого значения наук о Земле, особенно в биосферно-экологическом аспекте.

Проблемы, связанные с геологической историей биосферы и особенно ее ранних этапов, стали главными в московский период деятельности Б.С. Соколова. Он внес выдающийся вклад в возрождение, развитие и популяризацию учения о биосфере В.И. Вернадского в качестве председателя комиссии АН СССР по его творческому наследию. Его работы, посвященные проблеме зарождения и развития биосферы вне всяких сомнений можно отнести к ярким достижениям естествознания конца XX века. Исследования Б.С. Соколова по палеонтологии и стратиграфии позднего докембрия, всестороннее историко-геологическое и палеобиологическое обоснование вендской системы привели к признанию ее во всем мире в качестве одного из важнейших геологических открытий нашего времени.

Демократичному, очень интеллигентному, неконфликтному по натуре Б.С. Соколову всегда были чужды любые проявления амбициозности и формального администрирования. Тем не менее, вся его деятельность отмечена лидерством в самых разнообразных формах организации научных исследований. В этом плане особо следует выделить его деятельность по руководству Палеонтологическим обществом СССР (России), отсчет которой можно начинать с 1962 г., когда он был избран вице-президентом. С 1974 г. и до конца жизни он занимал пост Президента Общества.

Этот период в деятельности Общества с полным основанием можно назвать «соколовским» не только по меркам исторического времени – по стажу президентства он превзошел всех своих выдающихся предшественников, а вместе с вице-президентством это составляет полувековой срок, т.е. больше половины всей истории Общества. В этот период произошли кардинальные изменения стиля его деятельности и влияния на развитие палеонтолого-стратиграфических исследований в нашей стране. Оно стало подлинным штабом организации работ по этому научному направлению, объединив всех специалистов страны из академических, ведомственных, производственных и образовательных организаций на основе регулярного обсуждения, обобщения и распространения на сессиях ВПО теоретического и практического опыта исследований. В методическом плане главным стержнем деятельности Общества стала тесная интеграция палеонтологических и геологических дисциплин, которые до этого были связаны недостаточно, особенно в части теоретических обобщений.

Этому способствовали два обстоятельства. Во-первых, беспрецедентный размах регионально-геологических исследований в нашей стране в послевоенный период, в результате чего стала быстро нарастать уникальная по своим масштабам, новизне и разнообразию геологическая и палеонтологическая информация, которая заставила пересматривать многие классические представления, сформировавшиеся на ограниченной территории Западной Европы. Во-вторых, важным организационным механизмом интеграции палеонтологических и геологических исследований, в первую очередь в области стратиграфии, геологического картирования и в значительной степени в палеогеографических реконструкциях, стало тесное взаимодействие Палеонтологического общества с созданным в 1955 г. Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР (ныне России).

Ближайший соратник Б.С. Соколова по работе в ВПО и МСК А.И. Жамойда в одной из своих публикаций процитировал слова Бориса Сергеевича из переписки с ним об ог-

ромном значении совместной деятельности Палеонтологического общества и МСК «под общей крышей основного государственного учреждения страны (ВСЕГЕИ – А.К.) с перво-классным составом специалистов». В этом институте под многолетним руководством его директора А.И. Жамойды, выполнявшего также функции вице-президента Палеонтологического общества и заместителя председателя МСК, а с 1988 г. его председателя, были созданы самые благоприятные условия для работы этих организаций. Вся оперативная работа по подготовке и проведению сессий ВПО и одновременно с ними заседаний МСК, изданию трудов сессий, разработке методических основ и регламентирующих стратиграфическую службу страны документов, включая и несколько изданий «Стратиграфического кодекса», выполнялось, в основном, коллективом специалистов этого института. Важно отметить, что содержание и стратегические курсы деятельности этих организаций определяли одни и те же лидеры – ведущие палеонтологи и стратиграфы страны. Б.С. Соколов был включен в состав бюро МСК с начала его учреждения (1955 г.), в 1971 г. стал заместителем, с 1975 г. – председателем, с 1989 г. – почетным председателем. Это обстоятельство было одним из важных факторов успешной деятельности этих организаций по принципу дополнительности и тесной связи палеонтологических исследований с геологической практикой.

Новым элементом деятельности Палеонтологического общества под руководством Б.С. Соколова стала заблаговременная постановка тем предстоящих сессий, что позволило регулярно намечать и подводить итоги исследований по наиболее актуальным проблемам палеонтологии и геологии и определять задачи на будущее в виде развернутых решений с соответствующими рекомендациями. Ключевую роль в оценке современного состояния таких проблем, обобщении новых результатов и определении дальнейших перспектив развития конкретных направлений исследований играли программные выступления Президента Общества. Необыкновенно яркие, насыщенные многочисленными новыми, неизвестными или забытыми фактами, афористичными определениями, точными метафорами, выстроенными в широкую панораму научного знания, эти выступления Б.С. Соколова воспринимались слушателями как главное событие каждой сессии и ориентир для будущих исследований. Ежегодные сессии ВПО стали уникальной школой приобщения нескольких поколений специалистов к высшим достижениям мировой науки в области палеонтологии и стратиграфии и в то же время исключительно эффективным инструментом координации исследований, их концентрации на важнейших направлениях. Это, безусловно, способствовало повышению уровня теоретических и прикладных исследований и их интеграции в мировую науку. В последние годы по состоянию здоровья Борис Сергеевич уже не мог принимать непосредственное участие в сессиях, но к каждому такому собранию в качестве Вступительного слова президента направлял очередное программное послание, которое, как и прежде, вызывало огромный интерес и стимулировало полный сбор всех участников к открытию первого заседания.

Следует отметить еще одну важную особенность деятельности Палеонтологического общества за последние полвека. Оно стало одним из самых активных и крупнейших национальных структур в составе Международного палеонтологического союза. В первую очередь это стало следствием выдающихся достижений отечественной палеонтологии и ее вклада в изучение гигантских территорий нашей страны в границах СССР, без которого знание истории Земли было бы неполноценным. Но нельзя не отметить и огромную персональную роль наших ведущих ученых в интернациональной интеграции научных исследований в области палеонтологии и стратиграфии. Б.С. Соколов стал первым представителем нашей страны в руководящих звеньях Международного палеонтологического союза. В 1964-1968 гг. он был вице-президентом его Азиатского филиала, в 1971–1983 г.г. – вице-президентом Международной ассоциации по изучению ископаемых кораллов, с 1983 г. – ее почетный президент-организатор, 1972-1984 гг. – вице-президент Международной палеонтологической ассоциации и президент ее Советского отделения (с 1984 г. – пост-

президент), в 1981-1986 гг. – президент палеонтологической секции Международного союза за биологических наук. По линии МСК и Международной комиссии по стратиграфии он также представлял нашу страну в организации многих Международных программ, научных конференций, симпозиумов, рабочих групп по конкретным проблемам, в частности был одним из инициаторов и руководителей Международной интеграционной программы по экостратиграфии, предусматривающей синтез палеонтологических и геологических данных с целью совершенствования Международной стратиграфической шкалы.

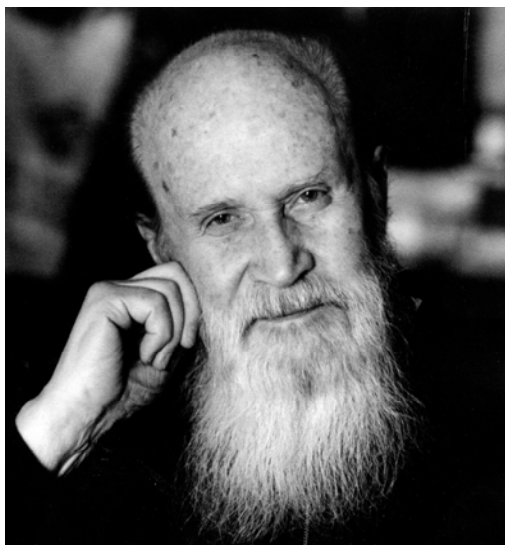
У Б.С. Соколова сотни учеников практически во всех республиках бывшего СССР. Известные палеонтологи Китая, Болгарии и Вьетнама, среди которых есть члены национальных академий этих стран, также считают его своим непосредственным учителем. Многие годы Борис Сергеевич был профессором Ленинградского и Новосибирского университетов, оставив о себе добрую память. Десятки кандидатов и докторов наук, многие члены Российской академии наук также с полным правом считают Б.С. Соколова своим учителем. По крайней мере три научные школы берут свое начало от него: школа кораллистов Советского Союза, Сибирская школа палеонтологов и стратиграфов, школа по докембрийской палеонтологии и стратиграфии. Секрет его огромного влияния на развитие геологии в нашей стране, в первую очередь в области палеонтологии и стратиграфии, заключается не только в его научных достижениях и умении видеть перспективу развития новых направлений науки, но и щедро одаривать своими идеями других, вдохновлять на научный поиск, заряжать творческим энтузиазмом не только единомышленников, но и своих оппонентов.

Инакомыслие в науке, если оно не основывается на догматизме, он считал одним из необходимых условий ее прогрессивного развития. По этому поводу он говорил: «Если все мы будем думать одинаково, то науки не будет». В то же время он мог быть настойчивым и непримиримым в отстаивании своих позиций по принципиальным вопросам, как это было, например, в защите статуса вендской системы в Международной стратиграфической шкале и ее интерпретации как одного из важнейших историко-геологических этапов в биосферной эволюции Земли. Активное противодействие он проявлял и к бюрократическим методам руководства научными исследованиями.

За выдающиеся достижения в науке, научно-организационной деятельности и подготовку кадров Б.С. Соколов удостоен многих высших государственных и академических наград. Среди них Ленинская премия, звание Героя Социалистического Труда, несколько орденов, академические премии и золотая медаль им. А.П. Карпинского. В 1992 г. Б.С. Соколов был удостоен Международной премии им. Карпинского, а в 1997 г. первым из геологов получил высшую награду Российской академии наук – Большую Золотую медаль имени М.В. Ломоносова. В 2003 г. он стал лауреатом премии «Триумф» за выдающиеся достижения в науке, в 2006 г. – Международной премии имени Николая Рериха за крупный вклад в развитие культуры. Эта премия была присуждена Б.С. Соколову за активную деятельность в Благотворительном фонде «Рериховское наследие» и цикл публицистических статей, в которых он на примерах жизни выдающихся деятелей науки и культуры рассматривает истоки и условия формирования духовного и нравственного мира личности, подчеркивая, в частности, необходимость уважительного отношения к истории и культуре своей страны, любви к малой родине, «через образы которой с самого детства вселяется в душу восприятие большой Родины – Отечества – страны, в которой родился». Широкое международное признание научных заслуг Б.С. Соколова выражено в избрании его почетным членом многих зарубежных научных обществ и академий Англии, Болгарии, Германии, Франции, Польши, Швеции, Китая, Вьетнама, США, Канады и других стран.

Расцвет творческой активности Б.С. Соколова счастливо совпал с «золотым веком» развития отечественной геологии, как назвал он первые послевоенные десятилетия геологического изучения нашей страны. В этот период, который по его значению для развития геологической науки можно оценивать по меркам исторического времени, он стал общепризнанным лидером палеонтолого-стратиграфических исследований. Возглавляя в эти

годы два главных научно-методических центра этих исследований – МСК и ВПО, выполнявших по существу функцию объединенного штаба в этой области, он вместе со своими соратниками, учениками и последователями оказал огромное влияние на научный уровень и пути их развития. Б.С. Соколов как выдающийся ученый, основоположник научных школ мирового уровня, генератор новаторских идей, вдохновитель и организатор научных исследований в масштабе всей страны, в значительной мере определил стиль и энергию деятельности ВПО и МСК на целом историческом этапе развития палеонтолого-стратиграфических исследований. Обладая великолепным литературным языком, незаурядным ораторским даром, энциклопедическими знаниями, «панорамным», по его выражению, видением проблем в исторической ретроспективе, он стал главным популяризатором и пропагандистом достижений палеонтологии и стратиграфии, их значения для геологии. Феномен Б.С. Соколова как выдающегося организатора науки заключается в том, что в его деятельности органически слились в единую мощную силу его авторитет ученого-классика, руководство важнейшими органами влияния на организацию научных исследований – ВПО, МСК, отделение наук о Земле АН СССР, представительство в руководящих органах международных научных организаций, публицистический талант и, конечно, его необыкновенное личное обаяние, которое тоже было важной составной частью его влияния на умонастроения научного сообщества. Поэтому среди широкой геологической общественности в нашей стране и за рубежом успехи этих дисциплин ассоциировались с именем Б.С. Соколова как наиболее ярким их выразителем и олицетворением. Более полувековая история ВПО и МСК как и развитие палеонтолого-стратиграфических исследований в СССР и новой России, неотделимы от деятельности Б.С. Соколова, и это время с полным основанием можно назвать «эпохой Соколова».



Борис Сергеевич в последние годы был прикован к постели, но сохраняя ясный ум и удивительно четкую память, продолжал активно трудиться, публиковал интересные статьи, как обычно с новаторскими идеями, написал прекрасную автобиографическую книгу, «Записки с берегов Имоложья» (2007), в которой он проявил свой незаурядный литературный талант, блестящее знание истории родного края и родословных корней своих знаменитых земляков, назвав новый для себя жанр «усадебным краеведением», вел обширную переписку, не оставляя без ответа ни одно обращение к нему письмами, авторефератами диссертаций, статьями, книгами. На некоторые особенно злободневные темы информационных сообщений откликался шутливо-сатирическими стихотворными экспромтами, обна-

ружив еще один свой дар и проявляя неиссякаемый интерес ко всем событиям научной, культурной и политической жизни страны. Неугасающий оптимизм, жизнелюбие и непрерывная работа мысли поддерживали его жизнь. Даже в своем полуподвижном образе жизни он находил преимущество в том, что он освобождает его от повседневной суеты и этот «судьбою посланный досуг» позволяет целиком тратить все свое свободное ото сна время на чтение, размышления и писание в свое удовольствие, а не по обязанности. В этом мироощущении и не прекращающейся деятельности вопреки слабеющему организму было проявление его могучего интеллекта, жизненной силы и мужества характера.

В письме в историко-краеведческую газету «Наследие Вышневолоцкого уезда» (16.12.2010), которую также можно назвать детищем Бориса Сергеевича, он написал: «Странное дело! Я уже много лет не покидаю своего домашнего кабинета-спальни, а совершенно не чувствую оторванности от жизни и одиночества. Чуть не каждый день – поч-

та, журналы, книги, интересные собеседники и ... счастливая возможность неторопливо размышлять, писать». Это письмо он закончил стихами с непременною шуткой:

Судьбою посланный досуг
Я не хочу растратить в ожиданьях,
Растерянно глядеть вокруг
И видеть смысл в страданиях.
 Со мною прошлое живет,
 Оно, как неоткрытый клад,
 Волнует, радует, зовет,
 Хоть новых не сулит наград.
В трудах опять я каждый день
Читаю, думаю, пишу,
Ловлю блуждающую тень...
И, может быть ... опять грешу.

Прах Бориса Сергеевича Соколова покоится на Кунцевском кладбище Москвы. Эпоха Соколова продолжается в его трудах, идеях, учениках, последователях, памяти и делах благодарных потомков.

ОБРАЗОВАНИЕ РУССКОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА – ПЕРВЫЙ ГОД ДЕЯТЕЛЬНОСТИ*

А.И. Жамойда

Торжественное публичное открытие Русского Палеонтологического общества (РПО) состоялось в помещении Императорского Минералогического общества в Горном институте Императрицы Екатерины II 22 апреля (по новому стилю 5 мая) 1916 г. Этот день и считается началом деятельности Общества, хотя ему предшествовало два заседания.

Немного из предыстории Общества.

К началу XX века палеонтологические исследования в России насчитывали уже более столетия. Они проводились в учебных заведениях, прежде всего в университетах: Московском, Петербургском, Казанском, Харьковском и других, в Петербургском Горном институте. С 1820-х гг. в этих учреждениях началось преподавание палеонтологии как самостоятельного предмета. В Горном институте кафедра палеонтологии была создана в 1866 г.

Уделялось внимание палеонтологическим исследованиям и в различных научных обществах – Московском обществе испытателей природы (образовано в 1805 г.), Императорском Минералогическом обществе (1817 г.), Обществе любителей естествознания, антропологии и этнографии при Московском университете (1863 г.).

С образованием в Петербурге в 1882 г. Геологического комитета России, главными задачами которого были систематическое изучение геологии и полезных ископаемых страны и составление геологических карт, резко усилилось востребование знаний по древним фаунам и флорам для стратиграфии. Не случайно в «Трудах Геолкома» только за 1883-1890 гг. было опубликовано 16 палеонтологических монографий.

Идея создания общества палеонтологов в начале XX в., как говорится, витала в воздухе. И геолог Геологического комитета, выдающийся палеоботаник Михаил Дмитриевич Залесский, выступил с предложением о создании такого общества, подготовил проект его устава и провел необходимую организационную работу. Почетное и ответственное звание членов-учредителей Русского палеонтологического общества приняли на себя 52 человека, среди которых были не только палеонтологи, но и геологи, зоологи, ботаники. Это выдающиеся ученые, прославившие российскую науку: Н.И. Андрусов, В.П. Амалицкий, М.В. Баярунас, А.А. Борисяк, А.Н. Криштофович, М.А. Мензбир, А.П. Павлов, П.А. Православлев, А.Н. Рябинин, П.И. Степанов, В.Н. Сукачев, П.П. Сушкин, Н.Н. Тихонович, Г.Н. Фредерикс, А.А. Чернов, Н.Н. Яковлев, М.Э. Янишевский и др. Две женщины были среди членов-учредителей: из Московского университета Мария Васильевна Павлова и ассистентка Московских высших женских курсов Анна Болеславовна Миссуна. Половина членов-учредителей (27 человек) работали в различных учреждениях Петрограда, десять – в Москве, девять в Харькове, четыре в Одессе, по одному в Нижнем Новгороде и Ростове-на-Дону.

9 февраля (по новому стилю 22) Петроградским Особым Городским Присутствием по делам об Обществах Устав Русского Палеонтологического общества был внесен в реестр обществ гор. Петрограда, т.е. утвержден. Устав содержал четыре раздела: I. Цель Общества и средства к ее достижению; II. Состав Общества; III. Управление Обществом; IV. О занятиях Общества (Ежегодник Русского..., 1917).

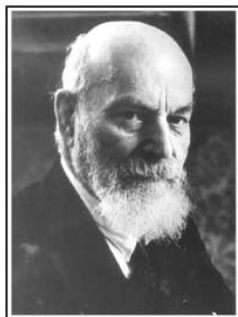
Приведем первые два параграфа Устава.

1. Общество имеет целью разработку палеонтологии (науки об ископаемых животных и растениях) вообще и распространения изучения ее и соприкасающихся с ней дисциплин (зоологии, ботаники и геологии) преимущественно в России. Район деятельности Общества распространяется на всю Российскую Империю.

* Из начала статьи А.И. Жамойды «Три тридцатилетия Палеонтологического общества» // Палеонтологический журнал. 2006. № 6. С. 100–110 (с дополнениями).

2. Означенная цель достигается: 1) собиранием и изучением остатков животных и растений; 2) изданием описаний их, исследований (сочинений); 3) сношениями с русскими и иностранными обществами, учреждениями и лицами, могущими быть полезными Обществу; 4) приобретением книг и необходимых для изучения предмета инструментов; 5) снаряжением экскурсий и экспедиций для собирания ископаемых остатков; 6) устройством платных и бесплатных лекций и чтений на палеонтологические темы, каждый раз с надлежащего разрешения правительственной власти; 7) объявлением задач и выдачей наград за успешное их выполнение; 8) совещаниями членов (Ежегодник Русского..., 1917, с. 116).

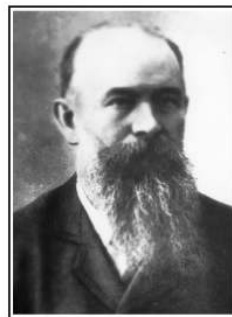
**Состав первого Совета
Русского палеонтологического общества (1916 г.)**



Яковлев
Николай Николаевич
(1870-1966)



Янишевский
Михаил Эрастович
(1871-1949)



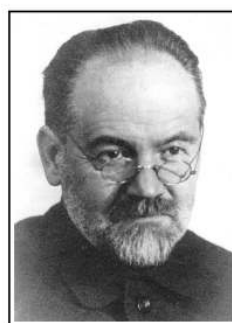
Андрусов
Николай Иванович
(1861-1924)



Павлова
Мария Васильевна
(1854-1938)



Борисяк
Алексей Алексеевич
(1872-1944)



Залесский
Михаил Дмитриевич
(1877-1946)



Рябинин
Анатолий Николаевич
(1874-1942)



Степанов
Павел Иванович
(1880-1947)



Криштофович
Африкан Николаевич
(1885-1953)

Общество состояло из действительных членов и почетных. Лица, оказывающие Обществу услуги, избираются в его корреспонденты.

Собрания Общества могут быть обыкновенные, годовые и чрезвычайные (назначаются председателем по желанию не менее 10 членов). Делами Общества управляет Совет,

избираемый на три года годовым собранием. Заседания Совета происходят по мере надобности. Здесь я должен сделать замечание секретарям Совета, поскольку далее слова *собрание* и *заседание* употребляются часто не по Уставу, и в опубликованных Журналах собрания Общества именуется заседаниями – годовыми и обыкновенными. Предусмотрена также ревизионная комиссия из трех членов.

Два первых заседания Общества состоялись в новом здании Геологического комитета (главное здание ВСЕГЕИ).

На действительно первом заседании Общества 17 февраля (1 марта), с участием членов-учредителей, М.Д. Залесский предложил «закрытою подачей записок» наметить лиц, которые могли бы быть кандидатами в члены Совета. Таковых оказалось пятнадцать. Было предложено провести тайное голосование с участием всех членов-учредителей, и избрана комиссия для подсчета голосов.

На втором заседании Общества 21 марта (3 апреля) были оглашены результаты выборов Совета и принято решение о двух видах издания: монографий и сборников статей, включающих рефераты, библиографии и т.п., получивших в дальнейшем название «Ежегодника».

В Совет РПО вошли Н.Н. Яковлев (председатель), М.Э. Янишевский (заместитель председателя и библиотекарь), Н.И. Андрусов (хранитель палеонтологических собраний), М.В. Павлова, А.Н. Рябинин (казначей), А.А. Борисяк (редактор по палеозоологии), М.Д. Залесский (редактор по палеофитологии) и секретари П.И. Степанов и А.Н. Криштофович.

Заседание 5 мая было Торжественное, но по своей содержательности подало пример, которому в дальнейшем и следовало Обществу. После сообщения секретаря А.Н. Криштофовича о «возникновении РПО» и о первых двух его заседаниях выступил председатель Н.Н. Яковлев с обстоятельным докладом (он назван речью): «Современные задачи палеонтологии и Палеонтологического общества». Докладчик оценивает палеонтологию как науку биологическую – как зоологию и ботанику прошлых геологических периодов, как палеозоологию и палеоботанику с соответствующими задачами. К ним он присоединяет отрасль знания, получившую название палеобиологии, под которым разумеет исследование жизни ископаемых организмов. Именно на них он и останавливается особо. Для тех групп, представители которых существуют сейчас, рекомендуется использовать принцип актуализма (приводит примеры по кораллам), а для тех, представители которых в настоящее время отсутствуют, предлагается три пути восстановления образа их жизни: 1) используя в какой-то мере близких по систематике современных организмов (например, наutilus при изучении аммоноидей); 2) учитывая фациальный состав вмещающих пород и, наконец, 3) оценивая особенности строения остатков организма с использованием законов механики. Докладчик предпочитает последний путь исследований.

Главную задачу Общества Н.Н. Яковлев видит «в разработке палеонтологии и содействии всему, что увеличивает круг людей, интересующейся этой наукой». Связь с геологией он называет «топографической», поскольку палеонтология получает от первой «свой материал и хронологию распределения его в прошлых геологических периодах. Затем, геологи пользуются данными палеонтологии для стратиграфии», разрабатывая так называемую *стратиграфическую палеонтологию*. Очевидно, этими рассуждениями первый председатель хотел особо подчеркнуть то, что палеонтология – самостоятельная наука, развивающаяся в тесном контакте как с геологией, так и с неонтологией, поскольку далее он выражает удовлетворение тем, что Общество объединило в себе в качестве членов-учредителей геологов и палеонтологов, зоологов и ботаников, и надеется «на сохранение связей, на установление товарищеского сотрудничества между учеными этих двух категорий; сотрудничества, которое будет плодотворно для представляемых ими областей науки».

После выступления председателя первым почетным членом Общества был единогласно избран А.П. Карпинский. Далее были заслушаны, как указано в протоколе, научные сообщения: А.Н. Криштофовича «о некоторых представителях китайской флоры в сармат-

ских отложениях юга России», А.А. Борисяка «о нуллипорах (известковые водоросли) верхнепермских отложений северной России» (зачитал Н.Н. Яковлев), М.Э. Янишевского «о некоторых каменноугольных формах азиатской России», И.И. Никшича «некоторые данные о келловее по р. Белой на Кавказе». Были избраны новые действительные члены, среди которых Б.К. Лихарев, В.Ф. Пчелинцев, В.П. Ренгартен.

В 1916 г. состоялись еще два Обыкновенных заседания: 4 (17) ноября и 9 (22) декабря. На первом были заслушаны два научных доклада, и обсуждался вопрос о возможных источниках дополнительного финансирования Общества, поскольку членские взносы не могли покрыть все необходимые расходы. Заметим, что вступительный взнос был установлен в размере 15 рублей, ежегодный членский взнос – 10 рублей. Взамен ежегодного взноса допускался пожизненный в размере 100 рублей. Этим правом воспользовались три члена-учредителя: Н.Н. Яковлев, А.Н. и В.Н. Рябиныны. Вообще, со взносами Устав был строг: действительные члены, не сдавшие взносы в течение двух лет, выбывали из Общества.

На втором заседании, кроме научных докладов П.А. Православлева «о термине *nova species* в палеонтологии позвоночных» и Г.Н. Фредерикса «о филетическом ряде подсемейства *Lyttoniinae* Waagen», было заслушано сообщение А.В. Фаса «от лица ревизионной комиссии», члены которой «нашли, что приходно-расходная книга Русского Палеонтологического Общества ведена правильно, приход и расход показаны верно, а сто пятьдесят один рубль, 15 копеек, оставшиеся от расходов ко дню ревизии, оказались у казначея в наличности» (Ежегодник Русского ..., 1917, с. 114).

Первый год существования Общества продолжался уже в 1917 г.

Был издан первый том «Ежегодника РПО». Он открывался вышеуказанной речью Н.Н. Яковлева на Торжественном заседании Общества. После ряда научных статей помещены следующие разделы: Библиография (обзорные статьи по выбранным темам, рефераты опубликованных работ, новая литература), Хроника и личные известия (значительные события для палеонтологии, юбилеи, некрологи), Журналы заседаний Общества (протоколы и отчеты). Том завершался публикацией Устава, состава Совета и списка членов Общества.

Не нашел я сведений об авторе печати Общества, которая как его символ помещена на титуле уже первого «Ежегодника». К 40-летию Общества был выпущен значок, повторивший, по предложению Б.П. Марковского, печать.

До мая месяца прошло одно Годовое заседание Общества и два Обыкновенных (напомню, что это официальные наименования заседаний). Все они проходили в Конференц-зале Горного института.

Годовое заседание 13 (26) января 1917 г. началось с выступления А.П. Карпинского, который благодарит за адрес, поднесенный Обществом «по случаю 100-летия Минералогического Общества».

Секретарь Общества П.И. Степанов зачитал годовой отчет за 1916 год. Далее следуют доклады и сообщения, в частности А.П. Рябинина о динозавре с р. Амур, остатки которого были доставлены в Геолком в течение трех лет: А.Н. Криштофовичем в 1914 г., В.П. Ренгартеном в 1915 г. и после специальных раскопок П.И. Степановым в 1916 г.

Обыкновенные заседания 10 (23) февраля и 14 (27) апреля происходили обыкновенно. Были заслушаны и обсуждены научные доклады и сообщения, избраны новые действительные члены. На последнем заседании Н.Н. Яковлев сообщил, что Совет РПО предлагает к избранию в Почетные члены двух зарубежных ботаников и графа П.П. Игнатьева, бывшего министра Народного Просвещения.

Все, что касается 1917 года (включая протоколы следующих – ноябрьского и декабряского заседаний) помещено во II томе «Ежегодника», изданного в 1918 г. Военной типографией.

Итак, что же сумело Общество сделать за первый год своей деятельности?

Во-первых, известить различные геологические и биологические учреждения о своем, как сказал А.Н. Криштофович, возникновении.

Во-вторых, провести (кроме двух организационных) шесть собраний-заседаний – Торжественное, Годовое и четыре Обыкновенных, на которых было заслушано 11 научных докладов и сообщений, вместе с ними были опубликованы 4 большие обзорные статьи и 38 рефератов. Совет Общества собирался 7 раз.

В-третьих, подготовить и опубликовать первый том «Ежегодника», издание которых продолжалось до 1991 г. (т. XXXIV), т.е. 74 года.

В-четвертых, принять в свои члены 31 специалиста и, следовательно, увеличить свои ряды до 83 человек, включая четырех почетных членов.

И всё это всего за один год, да еще такой непростой год. Немало!

А откликалось ли Общество на всё, что происходило вокруг?

Конечно, члены Общества – граждане России и не могли остаться безучастными к происходившему в родной стране, однако посчитали, что научное общество должно заниматься прежде всего наукой. Они этим и занимались.

И все-таки в Годовом отчете (декабрь 1917 г.) есть один абзац, который приведу:

«Великие события, разразившиеся в России в феврале 1917 г., изменившие и так мучительно изменяющие до настоящего времени весь уклад русской жизни, косвенно отражались и на деятельности нашего Общества. Так, на ноябрьском заседании молчаливым вставанием почтена безвременная кончина двух молодых ученых, – геолога Симентовича и зоолога Северцева, убитых в Москве (они еще не были членами Общества). Тревожные события весны не позволили организовать общие собрания Общества в марте и в мае месяцах. Начиная с осени, заседания пришлось перенести на дневное время, так как стало затруднительно пользоваться электрическим освещением и небезопасно по вечерам на улицах столицы. Особенно в тяжелых условиях оказалась издательская деятельность Общества, так как стоимость набора и печати одного листа превысила 700 рублей» (Ежегодник Русского..., 1918, с. 127).

Закончим же мы оптимистическими заключительными словами доклада Н.Н. Яковлева на Торжественном собрании открытия Общества в 1916 г.:

«Подводя итог всему вышеуказанному, я полагаю можно сказать, что возникновение Палеонтологического общества отвечает назревшей необходимости, что Общество может рассчитывать на широкий круг деятельности в пользу дорогой нам науки и к чести для нашей родной страны – потому, бодро смотря на будущее, примемся энергично за работу!» (Ежегодник Русского ..., 1917, с. 12).

Наша святая обязанность – продолжать свою работу!

РУССКОЕ–ВСЕРОССИЙСКОЕ–ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО: 40 ЛЕТ ЦЕЛЕУСТРЕМЛЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

А.И. Жамойда

Всю уже почти столетнюю историю нашего Палеонтологического общества можно разделять по-разному – на пять 20-летних, на три 30-летия, причем с определенными аргументациями. Однако самым важным рубежом в его истории будет начало регулярных годичных сессий, дошедших до сегодняшней – 60-й. Как известно, 1-я сессия состоялась в 1955 г., за два года до 40-летия деятельности Общества.

Вот пока и возьмем это деление истории Общества: 40 и 60 лет.

Сорок лет истории Палеонтологического общества протекли в Российской империи, в Российской Советской Федеративной Социалистической Республике (вместе около семи лет) и в Советском Союзе. В 1933 г. Общество получило название Всероссийского, а в 1949 г. – Всесоюзного.

За эти четыре десятилетия Общество в целом и его члены пережили две революции, Гражданскую войну, последующую разруху страны и ее постепенное возрождение, репрессии конца 30-х годов, Великую Отечественную войну, восстановление народного хозяйства и начинающиеся золотые годы советской геологии.

На Общих собраниях заслушивались и обсуждались, причем действительно обсуждались, научные доклады по различным направлениям палеонтологии, по биологии, палеогеографии, эволюции, экологии, сообщалось о новых находках организмов, о новых таксонах, об определении или переопределении возраста вмещающих слоев, т.е. о стратиграфическом значении ископаемых остатков. Давно столь привычное окончание названий кандидатских диссертаций – «и их стратиграфическое значение» впервые появилось в докладе В.П. Нехорошева «Черты строения и развития сем. Fenestellidae и его стратиграфическое значение» на собрании Общества в 1928 г.

В разные годы часть докладов публиковалась в «Ежегодниках». По моему впечатлению – те, которые вовремя были подготовлены авторами.

На годовых собраниях переизбирали Совет, секретари докладывали Отчет за прошедший год, который публиковался в «Ежегоднике», сообщалось об участии в разных научных совещаниях, о поступлении книг в библиотеку, о популяризационной работе членов Общества. Таких было немного – А.П. Рябинин, А.Н. Криштофович, Д.В. Наливкин, Р.Ф. Геккер, Ю.А. Орлов.

Отмечались на собраниях десятилетние юбилеи Общества и его выдающихся членов, памятные даты, утраты Общества. Особой заботой было привлечение новых членов. Впрочем, привлекать и не надо было: только что окончившие ВУЗы и некоторые студенты считали за честь быть принятыми в Общество.

Несмотря на внешне спокойное и плавное развитие Общества, были, конечно, некоторые особенности за четыре десятилетия.

Постепенное развитие работы Общества и его становление отношу к периоду от 1917 по 1933 год.

Можно только удивляться энергичности членов Совета в первое пятилетие работы Общества – несмотря ни на что, а точнее вопреки всему с 1917 по 1921 год Общество стало известно не только всей России, но и в Европе благодаря выпуску трех томов «Ежегодника», публикация которых продолжалась до 1991 г. (том XXXIV), т.е. 74 года. Статьи, опубликованные в «Ежегодниках», знакомили геологическую общественность с основными направлениями деятельности Общества и с его задачами. Состоялось 26 общих собраний с 58 научными докладами. К концу 1921 г. – уже 109 членов. С 1920 г. появляются действительные члены-учреждения (по-современному – коллективные члены).

Расскажу только об одном докладе А.Н. Рябинина на Годовом собрании 13 января 1917 г.: «Динозавр с р. Амура». Докладчик сообщил о находке остатков динозавра, достав-

ленных в Геологический комитет А.Н. Криштофовичем в 1914 г., затем В.П. Ренгартемом в 1915 г. и, наконец, специально посланным для раскопок препаратором Комитета Н.П. Степановым в 1916 г. Доклад сопровождался демонстрированием костей. В обмене мнениями приняли участие А.П. Карпинский, Н.Н. Яковлев, М.Д. Залесский, В.П. Ренгартен, А.Н. Криштофович. Всем понятно, что это были кости, которые послужили Анатолию Николаевичу сконструировать скелет динозавра *Mandschurosaurus amurensis* – одного из уникальных экспонатов ЦНИГРМузея и в какой-то мере служащего его символом или логотипом.

Совет Общества обычно заседал в кабинете 133. Приезжал А.П. Карпинский, поэтому кабинет носит его имя. И сейчас рабочие заседания собираются там же.

Собрания Общества иногда объединялись с другими собраниями: в 1922 г. – с палеонтологической секцией 1-го Всероссийского съезда геологов, в 1923 г. – с Минералогическим обществом и Сапропелевым комитетом, в 1927 г. – со Всесоюзным зоологическим съездом. Стоит заметить, что в 20-е годы руководители РПО были не только членами Геологического комитета, но и возглавляли его: А.П. Рябинин в 1921-1923 гг., Н.Н. Яковлев – в 1923-1926 гг.

По-видимому, в 1922 или 1923 г. появился типовый устав научных обществ, потому что в 1924 г. был утвержден «Устав РПО в Ленинграде». Кем же он был утвержден? Народным комиссариатом внутренних дел! Почему-то деятельность РПО ограничена «в пределах РСФСР», хотя с 30 декабря 1922 г. существовал СССР. Устав недаром утвержден НКВД: списки членов, также как состав Совета, ежегодно в двух экземплярах представлялся в комиссариат; созывая собрания, Совет должен был известить соответствующее управление за три дня до назначенного срока; в случае не опубликования ежегодного отчета в трехмесячный срок «Общество прекращает свое существование» и т.п. Остальные пункты (их всего 26) в общем соответствуют параграфам Устава 1916 г.

Общество постоянно работало в здании Геолкома, и к моему удивлению ни в одном годовом отчете нет ни одной строчки о расформировании, хотя и временном, Геологического комитета, об объединении новоиспеченных институтов (по существу отделов Геолкома) в ЦНИГРИ.

Далее в ряде годовых отчетов упоминается о работе над новым Уставом по указанию Наркомпроса. Наконец, в 1933 г. он появляется, и Общество получает название Всероссийского. Уже первый параграф Устава отражает особенности политической и идеологической обстановки 30-х годов:

«§ 1. Всероссийское палеонтологическое общество является организацией общественной самостоятельности трудящихся, ставящей своей задачей в области наук палеонтологического цикла активное участие в социалистическом строительстве СССР, а также содействие укреплению обороны страны путем изучения фаун, характеризующих геологические и стратиграфические горизонты, связанные с полезными ископаемыми, для содействия развития горной промышленности постановкой разведок на точных стратиграфических основаниях».

Основные задачи ВПО остались прежними, однако переполнены для того времени добавками: тесная связь с предприятиями, колхозами и совхозами, пролетарский контроль над работой Общества; отчеты на собраниях рабочих и профсоюзных организаций; строить свою работу на основе диалектического материализма; в Совет вводятся представители Союзгеологоразведки, Союза горнорабочих и т.п. Район деятельности ВПО – весь Советский Союз. Предусмотрены коллективные члены.

Внимательно изучив все последующие годовые отчеты 30–40-х годов, могу сказать, что перечисленные требования просто не выполнялись, и Всероссийское палеонтологическое общество продолжало работать, как работало Русское. И это хорошо!

А Устав все продолжали перерабатывать и дорабатывать, пока не был утвержден 15 сентября 1949 г. заместителем министра высшего образования А. Михайловым Устав уже Всесоюзного общества.

За всю историю Общества только в двух годовых отчетах упоминается о «партийной прослойке»: в 1932 г. членов ВКП(б) стало 7 вместо 5 в 1931 г., а в 1933 г. – уже 9 членов партии.

В 1940 г. при переизбрании Совета его председателем стал А.Н. Рябинин, Н.Н. Яковлев возглавлявший Совет 23 года, был единодушно избран Почетным председателем ВПО.



Члены Совета Русского палеонтологического общества, 1924 г.
Слева направо: сидят М.Э. Янишевский, А.П. Карпинский, Н.Н. Яковлев, А.А. Борисяк;
стоят **А.Н. Рябинин** (Председатель Общества с 1940 по 1942 г.),
П.И. Степанов, М.Д. Залесский, Б.К. Лихарев.

Принимались новые члены, причем, начиная с 1934 г. иногда число женщин превышало число мужчин: так, в указанном году стали членами ВПО В.Ф. Аргамакова, М.А. Борисяк, Е.А. Иванова, А.И. Миронова, А.И. Турутанова-Кетова, Е.Ф. Чиркова и ... Д.Л. Степанов. На 1 января 1939 г. число членов достигло 219, включая 14 почетных (4 советских и 10 иностранных). С момента образования Международной палеонтологической ассоциации ВПО было ее членом.

Члены Общества приняли активное участие в проведении XVII сессии Международного геологического конгресса (Москва, 1937), в том числе в подготовке «Симпозиума по прошлым климатам», по организации выставки верхнепалеозойской флоры и в составлении сборника «Успехи палеонтологии в СССР за 20 лет».

Главная работа Общества это по-прежнему проведение собраний с заслушиванием и обсуждением научных докладов. С 1934 по 1940 г. состоялось более 40 общих собраний, на которых было зачитано 99 докладов. Тематика докладов разнообразнейшая. Приведем названия некоторых:

Новые и первые находки: Н.Х. Дампель «Новые находки элазмотерия» (1935), А.В. Хабаков «Фауна радиолярий из нижнемеловых и верхнеюрских фосфоритов бассейнов верхней Вятки и Камы», А.Н. Рябинин «Новая находка динозавров в Забайкалье» (1937), Ю.А. Орлов «О новых находках млекопитающих в неогене СССР» (1939).

Морфология: А.П. Быстров «О морфогенезе накладных костей черепа стегоцефалов» (1935), Б.К. Лихарев «К вопросу о росте раковин брахиопод» (1938).

Систематика: А.В. Швейер «К научной систематике ископаемых остракод» (1935), Б.С. Соколов «О систематическом положении Chaetetidae» (1940).

Биостратиграфия и корреляция: А.Н. Криштофович «О связи третичной флоры Азии и Европы» (1935), А.Г. Вологдин «Морфология и стратиграфическое значение археоциат» (1936), Б.С. Соколов «Систематика, стратиграфическое значение и экология Chaetetidae карбона Европейской части СССР» (1939).

Палеоклиматология, экология: А.В. Ярмоленко «К вопросу о методах палеоклиматических реконструкций на основании остатков ископаемых растений», А.Н. Криштофович «Палеофитологические и климатические зоны геологического прошлого» (1936), Р.Ф. Геккер «Палеоэкология нижнего карбона Ленинградской области» (1939).

Посвященные памяти или трудам геологов: Д.И. Домлеров «Н.А. Головкинский как геолог» (1935), Н.Н. Яковлев «Памяти Г.Ф. Осборна» (1936), А.Н. Криштофович «Памяти А.В. Мартынова» и доклады А.Н. Рябинина, посвященные памяти А.К. Мордвилко, А.К. Алексеева и А.К. Мейстера (1938).

Отчет за 1940 г. завершается специальным разделом: «5. Общие направления деятельности Общества».

Разработка вопросов палеонтологии, которыми занимается Общество, имеет, с одной стороны, большое теоретическое значение для понимания эволюции органического мира. С другой стороны, данные палеонтологии необходимы для установления точной стратиграфии, являющейся основой геологического знания нашей страны и поисков полезных ископаемых.

С изучением стратиграфических вопросов были непосредственно связаны некоторые доклады в Обществе (Е.В. Лермонтовой), часть докладов имели теоретический характер (А.Н. Криштофович, Р.Ф. Геккер), хотя темы их были вызваны потребностями развития геологических наук.

Самое большое значение Общества заключается в том, что оно является объединяющим центром, в котором палеонтологи различных школ и учреждений, разбросанных по территории Советского Союза, имели возможность обмениваться опытом своей работы, своими достижениями и тем содействовать дальнейшему развитию палеонтологической мысли в СССР» (Ежегодник..., 1949, с. 144-145).

Перед Обществом встает вопрос об устройстве отделений Общества в других крупных научных центрах Союза, что, быть может, становится уже своевременным. Напомним, что это был 1940 год (Ежегодник..., 1945, с. 182).

В первой половине 1941 г. ВПО продолжало свою обычную работу под руководством Совета, избранного в 1940 г.: председатель А.Н. Рябинин, заместитель председателя А.Н. Криштофович, секретари Н.Л. Бубличенко и Ю.Н. Попов, казначей Е.В. Лермонтова, редакторы А.А. Борисяк и И.В. Палибин, члены Совета П.И. Степанов, В.Д. Фомичев, А.А. Чернова.

С началом Отечественной войны деятельность Общества прекратилась до конца 1945 г., а большинство его членов, как и большинство геологов, выехали на полевые работы, трудились в местных геологических организациях, в ВУЗах восточнее оккупированных территорий. Защищались докторские диссертации (И.А. Ефремов, Н.П. Луппов, В.Ф. Пчелинцев, Д.М. Раузер-Черноусова, В.Н. Сакс, Л.Л. Халфин и др.). За производственные и научные достижения члены Общества были удостоены Сталинских премий (А.А. Борисяк, 1943 г., В.И. Яворский, 1945), были избраны в Академию наук СССР (И.И. Горский, 1943), АН Украинской ССР (А.Н. Криштофович, 1944), АН Грузинской ССР (Л.Ш. Давиташвили, 1944), получили почетные звания заслуженных деятелей науки (М.Э. Янишевский, В.П. Нехорошев, А.П. Ротай, К.Г. Войновский-Кригер).

Как и вся страна, Общество понесло невосполнимые потери – на фронте, в блокаде Ленинграда, в эвакуации. В первые месяцы Войны на фронте погибли ботаник Константин Константинович Шапаренко и специалист по среднепалеозойским табулятам, брахиоподам и граптолитам Борис Борисович Чернышев*, в 1944 г. погиб палеоботаник Александр Викторович Ярмоленко.

В блокаде скончался председатель Общества А.Н. Рябинин, который еще успел передать документы Общества в ЦГБ. Скончались: казначей Е.В. Лермонтова, создатель первой микропалеоботанической лаборатории В.С. Порецкий, специалист по остракодам А.В. Швейер, доцент Университета А.Ф. Лескова, старейший член Геолкома Н.Ф. Погребов. 22 февраля 1944 г. в Москве умер А.А. Борисьяк. В XIII томе «Ежегодника» отдана дань уважения и памяти 32 членам Общества, скончавшимся и погибшим в военные годы. На 1 января 1946 г. Общество состояло из 196 членов.

Со смертью А.Н. Рябинина, главой Общества стал его заместитель А.Н. Криштофович, работавший с 1941 г. в Ташкенте.

1946 г. – год тридцатилетия Общества. В мае был избран новый Совет: председатель А.Н. Криштофович, секретарь Н.П. Луппов, казначей М.А. Борисьяк, редакторы Л.С. Либрович, А.П. Быстров и 8 членов Совета. В 1947 г. состоялись первые послевоенные выборы новых членов. На 1 января 1948 г. было 204 члена Общества.

На собрании 29 декабря 1947 г. А.Н. Криштофович (1949) коротко доложил итоги тридцатилетней работы Общества. За отчетный период на 181 собрании было прочитано и обсуждено около 400 докладов, выпущено 12 томов «Ежегодника» и две монографии (А.А. Борисьяк, А.Н. Рябинин). Начали входить в ряды «действующей команды» стратиграфической палеонтологии так называемые новые, точнее малоизученные группы: мшанки (В.П. Нехорошев, А.И. Никифорова), археоцеаты (А.Г. Вологдин), радиолярии (А.В. Хабаков), диатомовые водоросли (В.Г. Порецкий), граптолиты (А.М. Обут); предлагались новые методы изучения палеонтологических объектов. Все это внедрялось в жизнь через «Ежегодник».

Налаживались связи с палеонтологическими ячейками в территориальных геологических управлениях и ВУЗах Свердловска, Новосибирска, Томска. Непосредственная помощь геологическим экспедициям стала непременной работой членов Общества. Часто готовились совместные публикации, что было в интересах обеих сторон. С 1949 по 1956 г. вышло три тома «Ежегодника»: XIII, XIV и XV.

В 1949 г. в состав Совета в качестве второго секретаря вошла З.А. Максимова. С 1952 г. – она ученый секретарь, проработавшая и прослужившая на этом ответственном посту 28 лет.

В сентябре 1949 г. был утвержден новый Устав, и Общество стало называться Всесоюзным. Первый параграф Устава также содержит упоминание о «социалистическом строительстве», но опущены слова об укреплении «обороны страны». Новой обязанностью Общества стало обсуждение планов и итогов работы палеонтологических учреждений, рассмотрение планов и «редакционное участие» в палеонтологических изданиях. Впрочем, этим Общество практически не занималось.

Основные направления научной деятельности Общества остались прежними: проблемы палеонтологии в самом широком смысле, стратиграфическая палеонтология и



**Криштофович
Африкан Николаевич**
(1885-1953)
Председатель ВПО
с 1946 по 1953 г.

* Последнее письмо с фронта от 12 ноября 1941 г. Н.Е. Чернышева получила от мужа в блокадном Ленинграде. Он числился без вести пропавшим. Через 70 лет летом 2013 г. его дочери Наталии Борисовне сообщили о находке в районе «Ивановских порогов» в г. Отрадное останков отца, подтвержденных записью в его т.н. медальоне. 3 сентября 2013 г. состоялась воинская церемония захоронения останков погибших, в том числе и Б.Б. Чернышева.

биостратиграфия, палеобиогеография и экология, история палеонтологии, прежде всего отечественной.

С 1948 по 1954 г. состоялось 50 общих собраний, на которых было заслушано 88 докладов. К традиционной тематике добавились общие вопросы, в том числе с идеологическим уклоном, в те времена усиленно внедряемым партийными органами в науку. Такими были доклады Л.И. Хозацкого, Л.Ш. Давиташвили, Б.П. Марковского.

Специальным собранием Общества совместно с АН СССР отмечалось 80-летие Н.Н. Яковлева с докладами И.И. Горского, В.В. Меннера и Д.В. Наливкина.

Начали образовываться т.н. периферийные группы Общества – родоначальники отделений, причем по инициативе территориальных ячеек палеонтологов. В 1949 г. была организована первая группа в Алма-Ате (председатель О.Л. Эйно), в 1950 г. появилась группа в Ташкенте (председатель О.И. Сергунькова), в 1951 г. – группы в Киеве и Львове (председатель О.С. Вялов). 4 марта 1952 г. Совет утвердил «Инструкцию», определявшую права и обязанности отделений Общества, и периферийные группы стали отделениями.

В отчетах Общества за 1949-1953 гг. сообщается, что состоялось 52 собрания отделений с заслушиванием 93 докладов и сообщений. В 1956 г. было образовано Азербайджанское отделение.

28 апреля 1954 г. был избран обновленный Совет ВПО, в который вошли: председатель И.И. Горский, заместители председателя А.М. Обут и Д.Л. Степанов, председатель редколлегии В.П. Ренгартен, ученый секретарь З.А. Максимова, казначей М.А. Борисьяк, библиотекарь Н.Е. Чернышева, члены Совета О.С. Вялов, А.К. Крылова, О.М. Мартынова, Н.К. Овечкин, И.М. Покровская и Н.Н. Субботина.

Историческое для геологов Постановление Правительства 1954 г. о начале создания Государственной геологической карты СССР масштаба 1:200 000 потребовало такого размаха стратиграфических, а значит и палеонтологических исследований и работ, которого наша страна не знала ни до того, ни позже.

В том же году Стратиграфическая комиссия под руководством Л.С. Либровича издала т.н. «зеленую книжку» – «Стратиграфические подразделения (их принципы, содержание, терминология и правила применения)». И в том же году 12 августа была опубликована передовая статья газеты Центрального комитета партии «Правда» – «Активизировать деятельность научных обществ».

Как реагировало Общество на все перечисленное? Реагировало по-деловому. Уже в январе (с 24 по 28) 1955 г. состоялась во ВСЕГЕИ I сессия ВПО, посвященная вопросам, связанным с применением палеонтологического метода при разработке унифицированных стратиграфических схем.

После вступительного слова председателя И.И. Горского, сформулировавшего основные насущные задачи отечественной палеонтологии и Общества, был заслушан и обсужден 21 доклад. Участвовало в заседаниях около 400 человек из 30 городов и более 70 учреждений различных ведомств.

Среди других задач, перечисленных в Резолюции сессии, отмечалась необходимость восстановления палеонтологической специальности на курсах геологов-съемщиков и поисковиков, необходимость скорейшей организации межведомственного палеонтологического журнала. Сессия предложила «Совету Общества организовывать и в дальнейшем такие сессии, разработав их тематический план на ближайшие годы. *Следует считать целесообразным проведение сессий Общества ежегодно*» (Вопросы палеобиогеографии и био-стратиграфии, 1957, с. 10).



**Горский
Иван Иванович**
(1893-1975)
Председатель ВПО
с 1954 по 1973 г

Вот мы и продолжаем уже 59 лет выполнять Резолюцию 1-ой сессии Общества и должны быть благодарны за это, прежде всего, ученым секретарям З.А. Максимовой (1949-1978), Л.М. Донаковой (1979-1995), Н.Г. Крымгольц (1995-2010), А.А. Суярковой (с 2010), активу сотрудников отдела стратиграфии и палеонтологии ВСЕГЕИ, членам Совета и председателям ряда отделений.

Необходимо заметить, что 1-я сессия ВПО как бы продолжала Всесоюзное совещание по общим вопросам стратиграфической классификации, которое состоялось также во ВСЕГЕИ перед ней – с 17 по 22 января. Именно на этом совещании было решено организовать «межведомственный постоянный Стратиграфический комитет под председательством Д.В. Наливкина». Комитет и был учрежден в том же 1955 г.

Изданные труды 1-ой сессии были посвящены 85-летию почетного председателя Общества Н.Н. Яковлева.

2-ю сессию ВПО, состоявшуюся с 31 января по 4 февраля 1956 г. во ВСЕГЕИ, открыл вступительным словом заместитель председателя Д.Л. Степанов (Вопросы палеобиологии и биостратиграфии, 1959). Он сообщил, что к своему 40-летию Общество состоит из 470 членов, в пяти отделениях (почему-то он называет их еще периферийными группами) работает более 100 членов, т.е. Общество становится действительно Всесоюзным. Юбилею ВПО посвятил свой доклад В.П. Ренгартен, а гость Общества проф. Фердинант Прантл рассказал об основных этапах развития палеонтологии в Чехословакии.

В заседаниях сессии участвовало более 400 человек, из 80 организаций разных ведомств из 35 городов Советского Союза, а также Праги, Варшавы, Познани и Пекина. Было заслушано 38 докладов, в том числе четыре чехословацких гостя. В докладах были освещены следующие вопросы: филогенетические построения и их значение для систематики, стратиграфии и палеогеографии; экология современных организмов и результаты палеоэкологических исследований; значение тафономии для экологии, фациального анализа, литологии и палеогеографии; палеобиогеография; древние организмы как породообразующие объекты, включая образование полезных ископаемых. 29 докладов были опубликованы в Трудах сессии.

В Резолюции сессии перечислены наиболее важные в те годы направления палеонтологических, палеобиологических и биостратиграфических исследований; повторена неотложность организации палеонтологического журнала; сформулированы конкретные предложения о восстановлении палеонтологической специальности в ВУЗах, направленные в Министерство высшего образования СССР. Сессия рекомендует усиление связей и книгообмена с зарубежными коллегами.

Таким образом, с 40-летнего Юбилея начался действительно принципиально новый этап деятельности нашего Палеонтологического общества, определяющими нововведениями которого стали его годовые сессии и региональные отделения.

ЭТАПЫ АСИНХРОННОГО И СИНХРОННОГО РАЗВИТИЯ КРЕМНЕВОГО ФИТО- И ЗООПЛАНКТОНА В ПОЗДНЕМ МЕЗОЗОЕ И КАЙНОЗОЕ

Ю.В. Агарков

Южный федеральный ун-т, Ростов-на-Дону, yagarkov2011@yandex.ru

Накопление огромного количества информации по систематике и распространенности больших по видовому разнообразию групп микрофауны приводит к значительным затруднениям в ее использовании. Для обработки и хранения различных данных в микропалеонтологии было создано несколько различных вариантов отечественных и зарубежных информационных систем (ИС) и баз данных.

Основным их недостатком, делающим невозможным хранение разнородной палеонтологической информации по геологическим материалам, является отсутствие универсальности структуры ИС для морфологически различных таксонов высокого ранга и синонимии на уровне видовых таксонов. Отсутствие синонимии и дает неверную информацию о количестве валидных видов, по сути, делает такую информацию практически бессмысленной для расчета видового богатства и его динамики.

Разработанная автором палеонтологическая ИС представляет собой комплексную геоинформационную систему, которая может содержать и постоянно обновлять все сведения по современным и ископаемым организмам. Она состоит из нескольких взаимосвязанных самостоятельных блоков: собственно микропалеонтологической базы, библиографической, базы кодировки геологического пространства и картографической основы. Каждый из этих блоков представляет собой отдельную информационную систему, которая может быть использована и для создания прочих баз данных.

Микропалеонтологический блок является универсальным и позволяет хранить информацию по любой группе фауны и флоры не зависимо от их морфологической характеристики, возрастного диапазона и разнообразия экологических обстановок существования. В настоящее время с целью комплексного анализа возможностей хранения разнородных данных микропалеонтологический блок проверен и включает сведения по современным и ископаемым радиоляриям, диатомовым водорослям, силикофлагеллатам, эбриидеям, актиномицидам, кокколитофоридам, фораминиферам, спикулам губок и др.

Существенной особенностью программы является возможность, помимо существовавшей синонимии, переходить на альтернативную синонимику таксонов и выбор вариантов надродовой систематики.

Блок пространственно-возрастной распространенности позволяет хранить сведения о таксонах в любой удобной пользователю системе привязки к местности (административная, тектоническая и др.), включая географические координаты, связывающие ИС с электронными картами. Организация информации построена по принципу таксон–образец, где для образца приведена вся исчерпывающая информация, в том числе уровни достоверности определения вида, геологического возраста, географического положения места сбора.

Кодировка стратиграфического распространения производится в различных вариантах (ярусы, свиты, зоны) и не ограничивает пользователя (возможна кодировка по зонам других ископаемых групп, многократное альтернативное кодирование и др.). Стратиграфический словарь включает более 11 000 стратиграфических терминов. Для перевода возрастных данных из авторских источников в единую стандартную геохронологическую шкалу разработан алгоритм и написана специальная программа интерпретации возраста для 2250 различных типов стратонев.

Библиографический блок в микропалеонтологическом анализе в основном используется для передачи данных об источниках информации, однако, он может работать как самостоятельная библиографическая информационная система, позволяющая включать значительное количество работ. Общий объем его составляет более 12 000 работ, включая около 5 000 работ по радиоляриям и более 2 000 публикаций по диатомовым водорослям.

Около половины из них содержат сведения о времени существования видов и использованы в ИС для расчета видового разнообразия.

По нашим данным общая списочная численность синонимов радиолярий составляет 20 347 синонимов, относящихся к 14 143 видам, что в разы выше приводимых в литературе данных. Анализ постоянно снижающихся темпов описания видов приводит к заключению, что общее увеличение списочного количества синонимов не превысит 2 000-3 000 названий радиолярий к 2050 г., т.е. 10% от известных сегодня. Учитывая отношение синонимов к числу видов можно предположить, что в фанерозое существовало 15 000 радиолярий, из которых для 95% уже известны сведения о времени существования. Таким образом, наши расчеты могут быть использованы не только для оценок тенденции, но и любых других, требующих абсолютных значений. Приведенные цифры относятся ко всем видам радиолярий, как валидным, так и описанным в открытой номенклатуре. При этом следует отметить, что число видов в открытой номенклатуре не превышает 20% и, как показал опыт работы с синонимикой за последние двадцать семь лет, примерно 70% из них войдут в будущем в синонимику валидных видов.

Списочный состав диатомовых водорослей превышает 25 000 синонимов, однако общее количество видов, имеющих палеонтологическое значение, менее 3 000. Существенный вклад в анализ биоразнообразия диатомей внесла Н.И. Стрельникова (1974; 1992). Нами проработано значительное количество первоисточников, содержащих сведения по времени существования данной группы фитопланктона и подтверждена выявленная ранее тенденция в изменении численности видов. Использованная ИС по диатомовым водорослям и последние работы по меловым отложениям Мирового океана и континентов позволили уточнить эволюцию этой группы на ранних стадиях развития и путем расчетов по единой системе получить более полную и разнообразную информацию.

Анализ общего числа видов радиолярий (титон–датский век) и их количество, пропорциональное длительности геологических веков, взятых за основу временной шкалы, показал тенденцию к снижению видового разнообразия радиолярий примерно в двадцать раз. При этом численность видов диатомовых водорослей неуклонно возрастала. Данную асинхронность в развитии можно объяснить несколькими причинами. Молодая группа постепенно расширяла свой ареал, смещаясь в более теплые воды, что видно на картах миграций, имела, вероятно, преимущества в усвоении кремнезема для формирования скелета и выигрывала в конкурентной борьбе с радиоляриями.

На границе мела и палеогена произошло резкое снижение численности видов в обеих группах (радиолярии в 5 раз, диатомовые в 2 раза). После этого времени видовая численность кремнистого фитопланктона стала преобладать над зоопланктоном, при этом дальнейшие изменения разнообразия проходили синхронно, что вероятно связано с установившимся равновесием в усвоении растворенного кремнезема, поступавшего в бассейны седиментации, возможно за счет распределения по глубинам обитания.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ И ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ УРАЛА

А.Л. Анфимов

ИГГ УрО РАН, Екатеринбург, anfimov@igg.uran.ru

Этапность в развитии известковых микроскопических водорослей Урала на основе выделения одновозрастных разнофациальных комплексов Урала была исследована Б.И. Чувашовым, В.П. Шуйским, Р.М. Ивановой (Чувашов, 1964, 1988; Chuvashov et al., 1993). Данная работа отличается увеличением детальности выделения этапов и использованием результатов многолетних работ русского ученого Алексея Николаевича Северцова, основателя Учения о морфологических закономерностях эволюции для уточнения харак-

тера эволюции позднедевонских карбонатных водорослей Урала и ряда близких к ним форм. Это стало возможным благодаря биогенетическому закону, сформулированному Ф. Мюллером и Э. Геккелем соответственно в 1864 и 1866 гг. Позднее этот же закон упоминается Л.С. Бергом в 1922 г.

А.Н. Северцов поставил задачу выяснить, как происходит эволюция организмов и каким законам она подчиняется. Для этого он использовал палеонтологический, сравнительно-анатомический, сравнительно-эмбриологический методы при изучении современных и ископаемых акул и скатов. В нашем случае для уточнения закономерностей эволюции позднедевонских водорослей возможно использование только одного – палеонтологического метода. В монографиях А.Н. Северцова (1925, 1939) упоминаются следующие основные способы эволюции: ароморфоз, идиоадаптация, общая дегенерация.

Ароморфоз или морфофизиологический прогресс – изменение морфологии, ведущее к усложнению морфологии и функций организма и его органов. Ароморфоз А.Н. Северцова это крупные изменения в строении и функциях органов, которые приводят к появлению новых крупных таксонов: царств, типов, подтипов и классов.

Идиоадаптация или морфофизиологическое приспособление – дифференциация морфологии и функций, что позволяет потомкам лучше, чем предкам, приспособливаться к изменившимся разнообразным условиям обитания. В результате имеет место широкое распространение и господство изменившегося вида или видов. С идиоадаптацией связано появление новых подклассов, отрядов, семейств и более низких по рангу подразделений. Идиоадаптация приводит к специализации.

Общая дегенерация или морфофизиологическая деградация характеризуется упрощением морфологии и функций, что понижает общий эволюционный уровень и приводит к узкой специализации. У вымирания бывает две причины: внутренняя (исчерпание жизненного запаса сил, сокращение диапазона изменчивости, понижение качества размножения) и внешняя (изменение тектонического режима, усиление вулканической деятельности, повышение радиоактивности).

С учетом упомянутых способов эволюции в истории развития девонских водорослей Урала можно выделить ряд этапов: ранний девон – карпинское и тальтийское время: появляются зеленые водоросли *Calcicaulis vesiculosum* Shuysky et Schirch., *Catenella curvata* Shuysky, *Kamaena* ex gr. *delicata* Antropov с субцилиндрическими таллитами, внутренняя полость которых разделена перегородками. Эти водоросли были отнесены к новому порядку зеленых водорослей Siphonocladales Blackman et Tansl. Здесь мы наблюдаем усложнение строения таллитов и появление нового крупного таксона. Таким образом, появление перегородок внутри субцилиндрического таллита следует считать ароморфозом. Сифонокладовые водоросли широко распространились в позднем фамене, то есть, если ароморфоз наблюдался в начале раннего девона, то результат его действия проявился только в конце девона – в позднем фамене. Другого ароморфоза в истории развития девонских водорослей не выявлено.

Ранний фран – идет тектоническая перестройка Уральского региона. В раннем фране существуют цианобактерии *Rothpletzella devonica* Maslov, *Girvanella problematica* Nicholson et Etheridge, зеленые водоросли *Proninella* Reitlinger, *Kamaena tatarstanica* Antropov (Чувашов, Шуйский, 1988). В раннем фране происходит деградация водорослей.

Позднефранское время, напротив, характеризуется расцветом альгофлоры; в позднем фране известны цианобактерии *Rectangulina tortuosa* (Antropov), *R. mammata* (Tchuvashov), *Girvanella problematica* Nicholson et Etheridge, *G. ducii* Wethered, *Rothpletzella devonica* Maslov, *Izhella nubiformis* Antropov, *Shuguria flabelliformis* Antropov, *Renalcis devonicus* Johnson, *Epiphyton buldyricum* Antropov, зеленые водоросли *Issinella devonica* Reitlinger, *Litanaia* sp., *Cateniphycus tschusovensis* Malakhova et Tchuvashov, *Jubraella ajensis* Tchuvashov, *Uluriella efferata* Tchuvashov et Anfimov, *Thibia kodinskya* Anfimov, *Atractyloopsis pyriformis* Anfimov, *Perrierella tourneurii* Mamet et Preat, красные водоросли *Katavella or-*

lovica Tchuvashov, *Solenopora koivense* Tchuvashov, *S. paulis* Tchuvashov, *Parachaetetes palaeozoicus* Maslov, *Rezhella* Tchuvashov et Anfimov. У цианобактерий рода *Rectangulina* присутствуют своеобразные угловатые в сечении клеточные нити, собранные в пучки, состоящие из отдельных отрезков нитей. Похожий процесс сегментации таллитов наблюдается и у зеленых дазикладовых водорослей *Cateniphycus tchussjvensis*, представленных овальными полусферическими или дисковидными члениками с вогнутой нижней поверхностью и выпуклой верхней. У подавляющего большинства зеленых дазикладовых водорослей развит один крупный цилиндрический таллит, у некоторых идет процесс усложнения строения ветвей (*Jubraella ajensis* – появляются ветви 2 и 3 порядка). У красных водорослей рода *Parachaetetes* Deninger поперечные перегородки у соседних клеточных нитей расположены на одном уровне (в отличие от другой красной водоросли *Solenopora Dybovsky*). Кроме того, в позднем фране (западный склон Среднего и Южного Урала) появляется новая красная водоросль *Uraimella incognita* Tchuvashov, по строению и морфологии клеточных нитей близкая к *Solenopora Dybovsky*, но отличающаяся от последней отсутствием даже признаков концентрического строения слоевища и наличием пор, соединяющих клетки в соседних нитях (Чувашов, 1983). Все перечисленные изменения в строении таллитов и слоевищ привели к появлению новых родов и видов водорослей, но новых крупных таксонов не появилось; т.е. перечисленные изменения появились как результат идиоадаптации.

Расцвет зеленых дазикладовых водорослей в позднем фране сопровождается угасанием зеленых сифоновых водорослей: из них на Урале в известняках верхнего франа найдены только *Perrierella tourneurii*, *Uluriella efferata*, *Litanaia* sp. В то же время в раннем девоне эти же зеленые сифоновые водоросли господствовали и были представлены десятками видов.

Ранний фамен – в связи с катастрофическими событиями на границе франа и фамена идет деградация водорослей, как и многих других групп микрофауны. Все же в это время известны цианобактерии *Girvanella ducii* Wethered, *Shuguria flabeliformis* Antropov, *Bevo-castria* sp., зеленые водоросли *Issinella devonica* Reitlinger, *I. grandis* Tchuvashov, *Cateniphycus conchatiformis* Tchuvashov, *Proninella tamarae* Reitlinger, *Kamaena tatarstanica* Antropov, *Kamaena* cf. *delicata* Antropov, *Catenaella uralica* Schirschova, *Paraepimastopora* sp., красные водоросли *Uraimella incognita* Tchuvashov, *Parachaetetes palaeozoicus* Maslov, *P. johnsoni* Maslov, *Rezhella alveolata* Tchuvashov et Anfimov, харовые водоросли *Umbrella pugatchovensis* Вукова, *U. olaria* Вукова, (Наседкина и др., 1990; Чувашов, Шуйский 1988; Анфимов, 2012). Несмотря на довольно большой список, водоросли в раннем фамене встречаются редко; появления новых крупных таксонов не зафиксировано, то есть, в это время преобладает идиоадаптация.

Поздний фамен – наблюдается вспышка видо- и родообразования зеленых сифонокладовых водорослей *Kamaena delicata* Antropov, *Crassikamaena foraminosa* Brenckle, *Exvotarisella index* (Ehrenberg et Moeller), *Subkamaena razdolica* Berchenko, *Cribrokamaena furcillata* Brenckle, *Parakamaena irregularis* Berchenko, *Stylaella rhomboids* Berchenko. Многие из перечисленных водорослей широко распространены и в раннем карбоне Урала (Иванова, 2013). Увеличивается в позднем фамене и количество красных водорослей рода *Parachaetetes* Deninger. Все эти изменения объясняются действием идиоадаптации. Одновременно идет деградация зеленых дазикладовых водорослей – в позднем фамене известны представители только одного рода: *Issinella devonica* Reitlinger, *I. grandis* Tchuvashov, *I. sainsii* Mamet et Roux.

Исследования выполнены при финансовой поддержке совместного проекта УрО РАН 12-С-5-1032.

РАЗНООБРАЗИЕ БЕРРИАССКИХ АММОНИТОВ, ДВУСТВОРОК,
ФОРАМИНИФЕР, ОСТРАКОД И ДИНОЦИСТ ГОРНОГО КРЫМА

В.В. Аркадьев¹, Т.Н. Богданова², Ю.Н. Савельева³,
А.А. Федорова³, О.В. Шурекова³

¹СПбГУ, Санкт-Петербург, arkadievvv@mail.ru

²ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, ³НПП «Геологоразведка», Санкт-Петербург

В берриасских отложениях Горного Крыма определен разнообразный комплекс ископаемых морских остатков беспозвоночных и палиноморф (Аркадьев и др., 2012). За последние десять лет в результате совместных исследований геологов Санкт-Петербургского государственного университета, Всероссийского геологического института, ФГУ НПП «Геологоразведка» и Московского государственного университета получены новые данные по видовому составу и стратиграфическому распространению, прежде всего, таких групп, как аммониты, двустворки, фораминиферы, остракоды и диноцисты.

Комплексы берриасских аммонитов Крыма характеризуют стандартные зоны надобласти Тетис: *jacobi*, *occitanica* и *boissieri*. В зоне *jacobi* присутствуют виды 10 родов аммонитов: *Berriasella*, *Fauriella*, *Delphinella*, *Pseudosubplanites*, *Retowskiceras*, *Spiticeras*, *Negrelliceras*, *Bochianites*, *Ptychophylloceras*, *Haploceras*. Максимальное разнообразие видов характерно для родов *Pseudosubplanites* и *Delphinella*. Зону *occitanica* характеризуют представители 11 родов аммонитов: *Malbosiceras*, *Pomeliceras*, *Tirnovella*, *Fauriella*, *Berriasella*, *Retowskiceras*, *Dalmasiceras*, *Subalpinites*, *Spiticeras*, *Ptychophylloceras*, *Haploceras*. Наиболее широко распространены на этом стратиграфическом уровне виды рода *Dalmasiceras*. Зону *boissieri* характеризуют виды 14 родов аммонитов: *Fauriella*, *Jabronella*, *Tirnovella*, *Berriasella*, *Malbosiceras*, *Neocosmoceras*, *Pseudosubplanites*, *Hegaratia*, *Bochianites*, *Spiticeras*, *Riasanites*, *Pomeliceras* (?), *Haploceras*, *Protetragonites*. Здесь наиболее типичны и многочисленны *Neocosmoceras*, *Malbosiceras*, *Berriasella*, *Hegaratia*. Вместе с тем присутствует род *Riasanites*, характерный для берриаса Русской плиты и Кавказа, что, очевидно, связано с открытием Каспийского пролива (Никишин и др., 2005) (Рис. 1).

Из берриаса Крыма определено около 100 видов двустворчатых моллюсков (Аркадьев и др., 2008, 2012). Эта группа организмов очень зависит от фациального типа отложений и поэтому распространена в Крыму крайне неравномерно. Начало берриаса Тетической надобласти наследует режим юрского осадконакопления, с которым совпало некоторое угасание в развитии данной группы. Из берриаса известно несколько проходящих из титона родов двустворок, из которых в Крыму единичными видами представлены *Plesiopecten*, *Spondylopecten*, и *Rhynchostreon*. В берриасе возникают два рода: *Neithea* (вид *N. simplex*) и *Pycnodonte* (вид *P. weberae*). Оба рода известны в Копетдаге и на Мангышлаке, а первый и на Кавказе. Количественно увеличиваются и становятся таксономически разнообразными двустворки, начиная с фазы *Malbosiceras chaperei*, достигая максимума в фазе *Dalmasiceras tauricum*, что, по-видимому, связано как с изменением фациальных условий по сравнению с началом века, так и с эволюционными преобразованиями в данной группе моллюсков. В этом интервале распространено более 40 родов двустворок из 72, определенных из берриасских отложений Крыма (Аркадьев и др., 2012).

Берриасские фораминиферы Крыма принадлежат 10 отрядам (более 200 видов, 76 родов, 18 семейств), они также сильно зависят от фаций. В нижней части берриаса (зона *jacobi* и нижняя часть зоны *occitanica*) в карбонатных и терригенных разрезах доминируют литуолиды (23 вида 15 родов); для терригенных пород свойственно также большое количество и разнообразие нодозариид (42 вида 12 родов). Большинство видов унаследованы из верхнего титона. В средней части берриаса (зона *occitanica*) в терригенных отложениях наиболее разнообразны нодозарииды, представленные 9 родами с доминированием *Lenticulina* (18 видов) и *Astacolus* (7 видов). В верхней части берриаса (верхняя часть зоны *occitanica*–зона *boissieri*) в терригенных отложениях наиболее многочисленны и разнооб-

разны нодозарииды, представленные 47 видами 15 родов с доминированием *Lenticulina* (15 видов), *Astacolus* (7 видов) и *Saracenaria* (7 видов). Заметно увеличивается количество полиморфинид (13 видов 8 родов) среди которых наиболее распространены *Discorbis* (4 вида) и *Epistomina* (3 вида). В карбонатных отложениях фораминиферы немногочисленны и отличаются малым родовым и видовым разнообразием: всего встречено 18 видов 15 родов с небольшим доминированием литуолид (5 видов 5 родов). На видовом уровне выявлена следующая закономерность: в течение раннего берриаса заканчивают свое существование 17 видов 12 родов и появляются 22 вида 8 родов, а в позднем берриасе появляются 18 видов 11 родов и исчезают 14 видов 10 родов (Рис. 2).

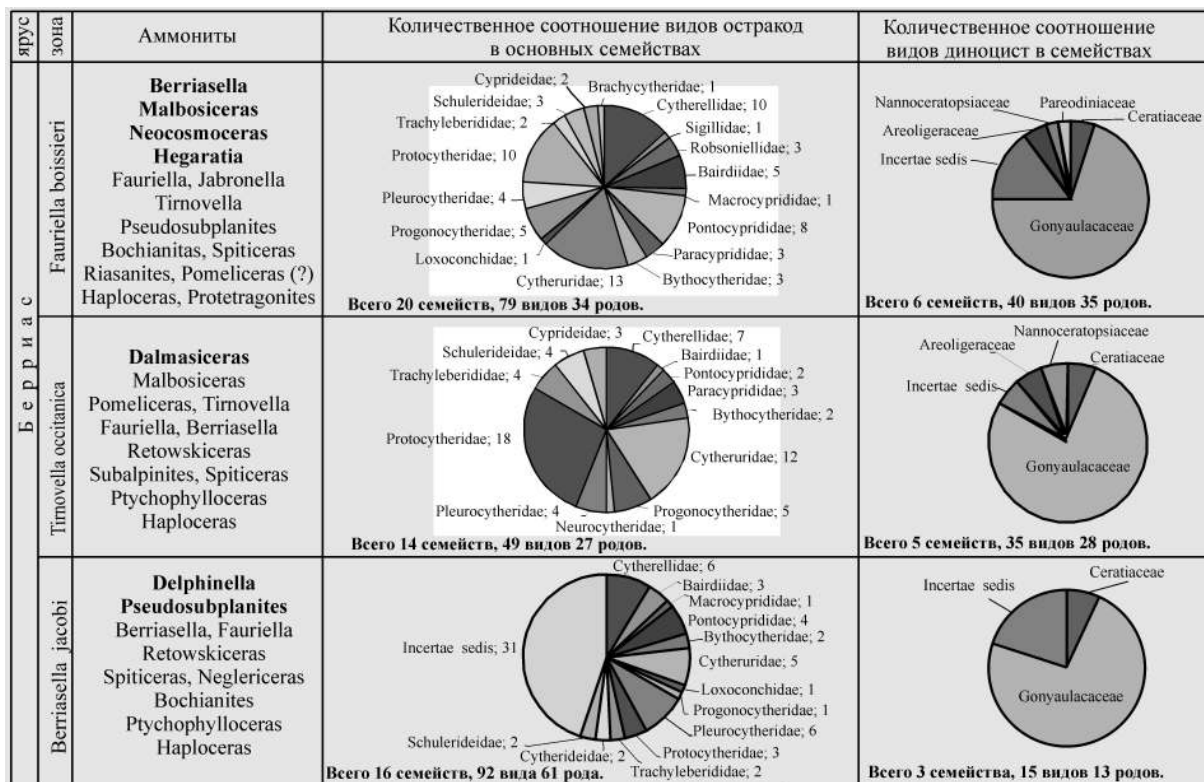


Рис. 1. Разнообразие берриасских аммонитов, остракод и диноцист Горного Крыма.

Берриасские остракоды Крыма принадлежат 22 семействам (46 родов 150 видов). Доминируют представители семейств: Cytherellidae, Cytheruridae, Protocytheridae. Максимальное разнообразие видов характеризует ранний берриас, однако здесь многие виды единичны и много новых, определенных в открытой номенклатуре (*Gen.sp.*). Доминируют представители семейства Pleurocytheridae (особенно рода *Acrocythere*). Для комплекса средней части берриаса характерно небольшое видовое разнообразие, но некоторые виды многочисленны, много представителей семейства Protocytheridae (*Protocythere*, *Costacythere*, *Hechticythere*, *Reticythere*), появляются роды семейства Neurocytheridae (*Fuhrbergiella*). В позднем берриасе увеличивается видовое разнообразие остракод, появляются представители семейств Brachycytheridae (*Pterygocythere*), Sigillidae (*Sigillum*) и Robsoniellidae (*Robsoniella*). Наиболее разнообразны Cytheruridae (*Eucytherura*). В целом комплексы остракод включают много эндемиков, особенно в раннем берриасе. Разнообразие комплексам придают, главным образом, западноевропейские и северокавказские виды (Donze, 1964, 1965; Neale, 1967, 1978; Pokorný, 1973; Kubiatoiwich, 1983; Triebel, 1938; Grundel, 1964; Колпенская и др., 2000 и др.) (Рис. 1).

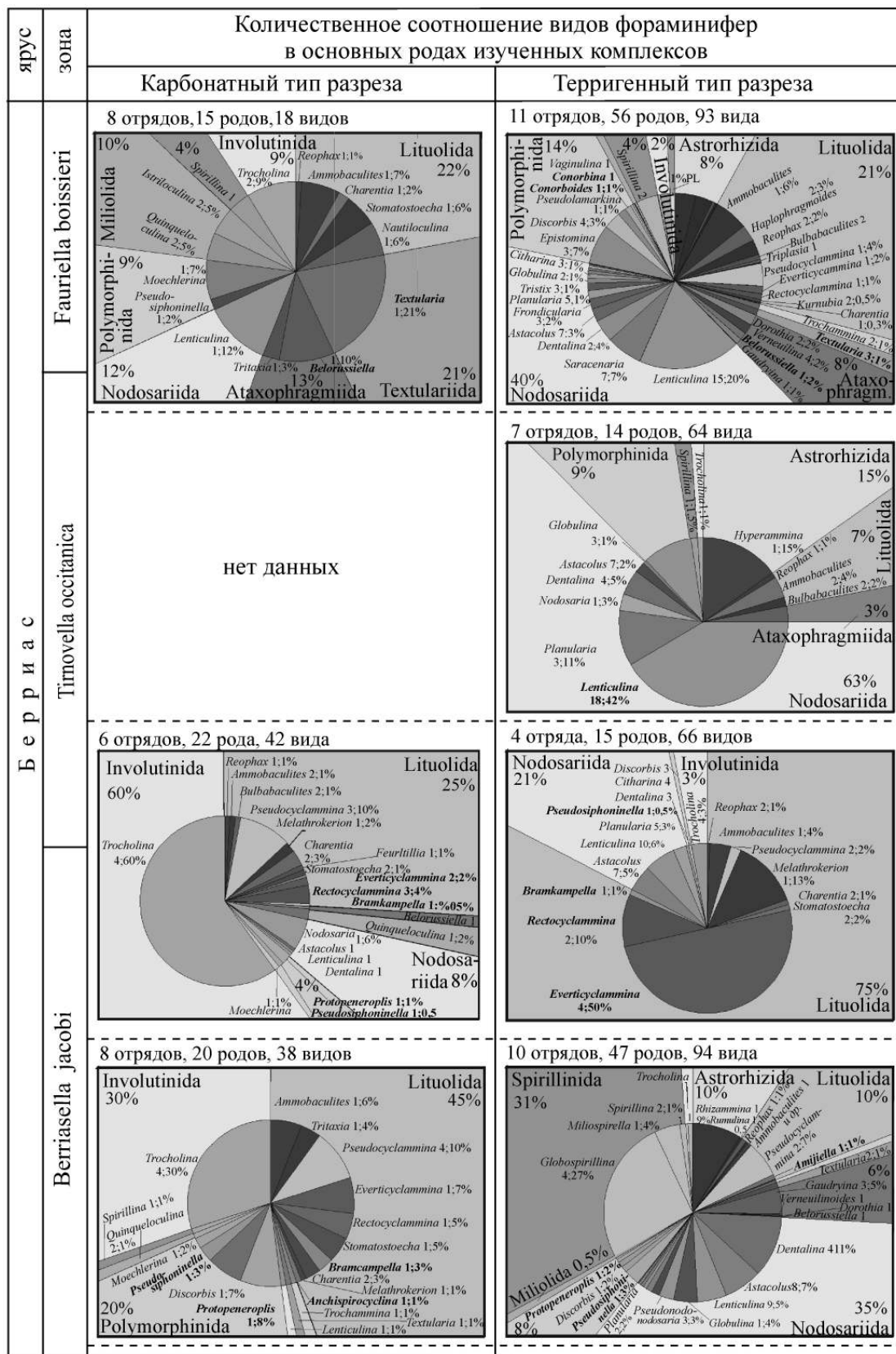


Рис. 2. Разнообразие берриасских фораминифер Горного Крыма.

Уникальным является факт присутствия разнообразных диноцист в берриасе Горного Крыма на фоне абсолютного доминирования пыльцы *Classopollis* spp. (70-90%) в составе палиноспектров. Встреченные диноцисты, содержание которых колеблется от 6% до

25% от общего числа палиноморф, принадлежат пяти семействам Nannoceratopsiaceae, Paraeodiniaceae, Ceratiaceae, Areoligeraceae, Gonyaulacaceae и неопределенным семействам Insertae sedis разных порядков. В зоне jacobii выявлено всего 15 видов диноцист 13 родов 3 семейств. В зоне occitanica таксономическое разнообразие значительно повышается (35 видов из 28 родов 5 семейств). Тенденция к увеличению разнообразия диноцист продолжается в зоне boissieri. Здесь число видов достигает 40 (35 родов из 6 семейств) (Рис. 1).

Разнообразие остатков изученных организмов из берриаса Горного Крыма свидетельствует о благоприятных условиях бассейна: высокой температуре воды и нормальной солености. Бентосные группы организмов, сильно зависящие от фаций, распространены неравномерно, что усложняет рассмотрение их эволюции.

ИСКОПАЕМЫЕ ОБОЛОЧКИ ДРЕВНЕЙШИХ (АРХЕЙСКИХ И РАННЕПРОТЕРОЗОЙСКИХ) МИКРООРГАНИЗМОВ ЗЕМЛИ

М.М. Астафьева

ПИН РАН, Москва, astafieva@paleo.ru

Согласно современной классификации, все живые организмы подразделяются на три крупные ветви: собственно бактерий (Eubacteria), архебактерий или архей (Archaeobacteria) и эвкариот (Eukarya). Эубактерии и археи относятся к прокариотам (Бактериальная палеонтология, 2002). Изучаемые древнейшие формы включают представителей всех трех ветвей. Отличие прокариот от эвкариот не только в их внутреннем строении, но и в химическом составе и строении клеточных оболочек, которые отделяют клетки друг от друга или непосредственно контактируют с окружающей средой (The Prokaryotes, 1981; Ископаемые бактерии..., 2011).

Клеточные оболочки большинства прокариотных микроорганизмов – эубактерий обычно представлены (от внутренней к внешней части): цитоплазматической мембраной, собственно клеточной стенкой и капсулой, или слизистым чехлом (Бактериальная палеонтология, 2002). Клеточная стенка защищает бактерии от внешних воздействий, придает им характерную форму, поддерживает постоянство внутренней среды и участвует в делении. Через клеточную стенку бактерий осуществляется транспорт питательных веществ вовнутрь и происходит выделение метаболитов. У подавляющего большинства прокариот – эубактерий клеточная стенка сложена пептидогликаном – муреином. Строение муреина таково, что каждая клетка окружена особым сетчатым мешком, являющимся одной огромной молекулой (Weidel, Pelzer, 1964). В состав клеточной стенки архей вместо муреина входит так называемый псевдомуреин. Морфологически археи и эубактерии не имеют выраженных различий и в ископаемом состоянии неотличимы друг от друга (The Prokaryotes, 1981; Бактериальная палеонтология, 2002). Поэтому они часто рассматриваются под общим названием «прокариоты» или бактерии. Клеточные стенки прокариот обладают ригидностью, т.е. жесткостью, что позволяет их клеткам сохранять постоянную форму и препятствует образованию складок смятия при фоссилизации кокков. Клетки большинства бактерий покрыты дополнительной оболочкой (капсулой или чехлом) – полимерной субстанцией, которая имеет множество свойств и функций. Этот чехол сложен гликокаликсом (внеклеточным полимерным веществом), образованным переплетением полисахаридных волокон, который нередко в виде слизи выделяется вокруг клеток бактерий (Бактериальная палеонтология, 2002).

Некоторые древнейшие микроорганизмы относятся к эвкариотам. Это низшие растения и грибы. У грибов клеточная стенка состоит из хитина и глюканов, у низших растений, к которым относятся и водоросли, из целлюлозы и гликопротеинов. Клеточные стенки этих эукариот не столь ригидны, как клеточные стенки прокариот, и при фоссилизации

кокков и сферических форм часто образуют складки смятия. Эти складки – один из отличительных признаков эвкариот.

Говоря о древнейших (AR-PR₁) микроорганизмах (особенностях их строения, гликокаликсе и т.д.), всегда надо иметь в виду, что речь идет о фоссилизированных остатках, и, главным образом, псевдоморфозах. Цитоплазматические мембраны в ископаемом состоянии не известны. Для исследования клеточных оболочек древнейших микроорганизмов были изучены микрофоссилии, заключенные в различных архейско-раннепротерозойских породах – фосфоритах, вулканогенно-осадочных породах, пиллоулавах, вулканических стеклах, корах выветривания, черных сланцах, сульфидных полиметаллических рудах и т.д. В результате изучения были обнаружены различные типы их оболочек. Прокариотные мелкие коккоидные формы часто погружены в гликокаликс, наблюдаются бактериальные чехлы различной плотности и расплюснутые оболочки цианобактерий. Эвкариотные микроорганизмы, такие как прازیнофиты, имеют наружную стенку различного строения.

Чаще всего в древнейших породах наблюдается фоссилизированный гликокаликс. Иногда он окружает бактериальные формы или, можно сказать, что бактерии погружены в гликокаликс, иногда он окружает и цементирует колонии бактерий, иногда встречается в виде отдельных скоплений. Выделение бактериями большого количества гликокаликса говорит о неблагоприятных условиях для их существования.

Распространены и фоссилизированные бактериальные чехлы, чаще всего в расплюснутом виде. Намного реже встречаются «поперечные срезы» нитевидных бактериальных форм, вмурованных в породу. В этих случаях виден срез клеточной стенки и внутренняя полость бактерии, как правило, заполненная породой. Самые редкие находки это сохранившиеся отпечатки нитчатых бактериальных (цианобактериальных?) форм, на которых можно разглядеть деление нити на клетки и крайне редко сохраняются клеточные стенки.

Морфологически прокариотные и эвкариотные микроорганизмы в ископаемом состоянии отличить довольно трудно. При разделении фоссилизированных прокариот и эвкариот одним из важных критериев является размер клеток, так как в ископаемом состоянии ядра клеток не сохраняются. У прокариот размеры клеток колеблются от 0.5 до 5 μm , хотя имеются бактерии с диаметром клеток 0.1-0.15 μm (нанобактерии), а наиболее крупные бактериальные организмы могут достигать первых сотен микрон, в отдельных случаях – нескольких миллиметров в диаметре. У эвкариот размеры клеток обычно превышают 5 μm , хотя тоже есть исключения. Еще одна отличительная морфологическая особенность эвкариот, отделяющая их от прокариот, возможность образования складок смятия при фоссильзации микроорганизмов. Это обусловлено различием химического состава клеточных стенок прокариот и эвкариот, о чем уже говорилось. И, наконец, наличие пор в клеточных стенках эвкариот также отделяет их от прокариот. Образование пор связано с тем, что для жизнедеятельности эвкариотам необходим кислород и для дыхания клеток необходимы были отверстия – поры. У бактерий транспорт питательных веществ и выделение метаболитов осуществляется через клеточную стенку.

При хорошей сохранности данные морфологические особенности можно обнаружить на ископаемом материале. Складки смятия наблюдались при изучении и переизучении древнейших ископаемых микроорганизмов из коллекции Б.В. Тимофеева (ИГГД РАН) (Тимофеев, 1982; Rozanov, Astafieva, 2009).

Много информации о строении клеточных стенок ископаемых простейших эвкариот было получено при изучении прازیнофит (зеленых водорослей) из нижнего протерозоя Кольского п-ова, которым было дано наименование *Pechengia melezhiki* Rozanov et Astafieva. Это крупные (30-130 μm) бобовидные или чечевицеобразные формы с двухслойной сравнительно толстой стенкой с порами (каналами) и перемычками между стенками клетки. Обнаруженные оболочки, по всей видимости, были мягкими и подверглись сдавливанию. Сплюснутые оболочки обнаруженных форм заполнены терригенным материалом

(Розанов, Астафьева, 2008). Строение их клеточной стенки имеет настолько большое значение, что изучение пустых наружных стенок фиком (неподвижная фитопланктонная цистоподобная стадия развития некоторых прازیнофит), после того как их содержимое удалено или естественным путем или выдавлено искусственно, является наиболее достоверным способом идентификации (Parke et al., 1978).

К сожалению, подобные находки, позволяющие наблюдать характер и строение клеточных оболочек древнейших ископаемых микроорганизмов, крайне редки. Обычно о принадлежности к тому или иному подразделению мы судим исключительно по размерам и морфологии микрофоссилий. В качестве примера можно привести недавнюю находку ископаемых остатков микроорганизмов в раннепротерозойских корях выветривания Кольского п-ова, которые мы отнесли к эвкариотным формам неясного систематического положения – *Gazavazinia antiqua* Rozanov et Astafieva (Розанов, Астафьева, 2013).

Таким образом, очевидно, что при изучении ископаемого материала необходимо обращать особое внимание на строение и характер сохранности клеточной оболочки микрофоссилий, которые зависят от химического состава оболочки клетки при ее жизни, поскольку этот параметр – один из критериев, отделяющий прокариот от эвкариот.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» (подпрограмма II) и поддержана грантами РФФИ № 11-04-00129, 12-04-00102 и научной школой НШ-65493.2010.4; часть образцов отобрана по Международной программе континентального бурения (ICDP).

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ДИСКОИДАЛЬНЫХ И ЭЛЛИПСОИДАЛЬНЫХ ФОРМ РАДИОЛЯРИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ ПАЛЕОБАТИМЕТРИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ МОРСКИХ БАССЕЙНОВ ДЕВОНА

М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

ПИН РАН, Москва, afanasieva@paleo.ru

Проанализированы закономерности распространения дискоидальных и эллипсоидальных форм (ДЭФ) радиолярий в палеоморях девона (Афанасьева, 2000; Афанасьева, Амон, 2008, 2009, 2012, 2013; Афанасьева и др., 2009), и показано, что диверсификацию ДЭФ можно рассматривать в качестве индикатора мелководных условий обитания и маркеров границ трансгрессии или регрессии палеоморя (Рис.).

Рудный Алтай. Радиолярии живета представлены многочисленными, но однообразными ДЭФ (3 вида), свидетельствующими о сравнительно мелководных условиях обитания. Ориктоценоз начала среднего франа объединяет 31 вид радиолярий с незначительным присутствием ДЭФ (3,23%). Во второй половине среднего франа и в начале верхнего франа содержание ДЭФ радиолярий составляет 28,57–20%. На границе позднего франа и фамена отмечено отсутствие ДЭФ (0%). Все это свидетельствует о некотором колебании обстановок обитания радиолярий среднего–позднего франа на фоне общего углубления палеобассейна на протяжении позднего девона.

Тимано-Печорский бассейн. Изменение относительного содержания в ориктоценозах ДЭФ радиолярий свидетельствует о наступлении палеоморя в раннем–среднем фране и о начале нового обмеления палеобассейна в конце позднего франа:

– в раннем фране на севере бассейна распространены многочисленные, но однообразные ДЭФ (2 вида), а радиолярии юга бассейна представлены 9 видами сферических и иглистых форм, что может свидетельствовать об углублении палеобассейна в условиях наступающего палеоморя;

– комплекс радиолярий среднего франа Тимано-Печорского бассейна отличается исключительным разнообразием (127 видов) при единичном присутствии ДЭФ, что говорит о нормально-морских обстановках внешнего шельфа палеоморя;

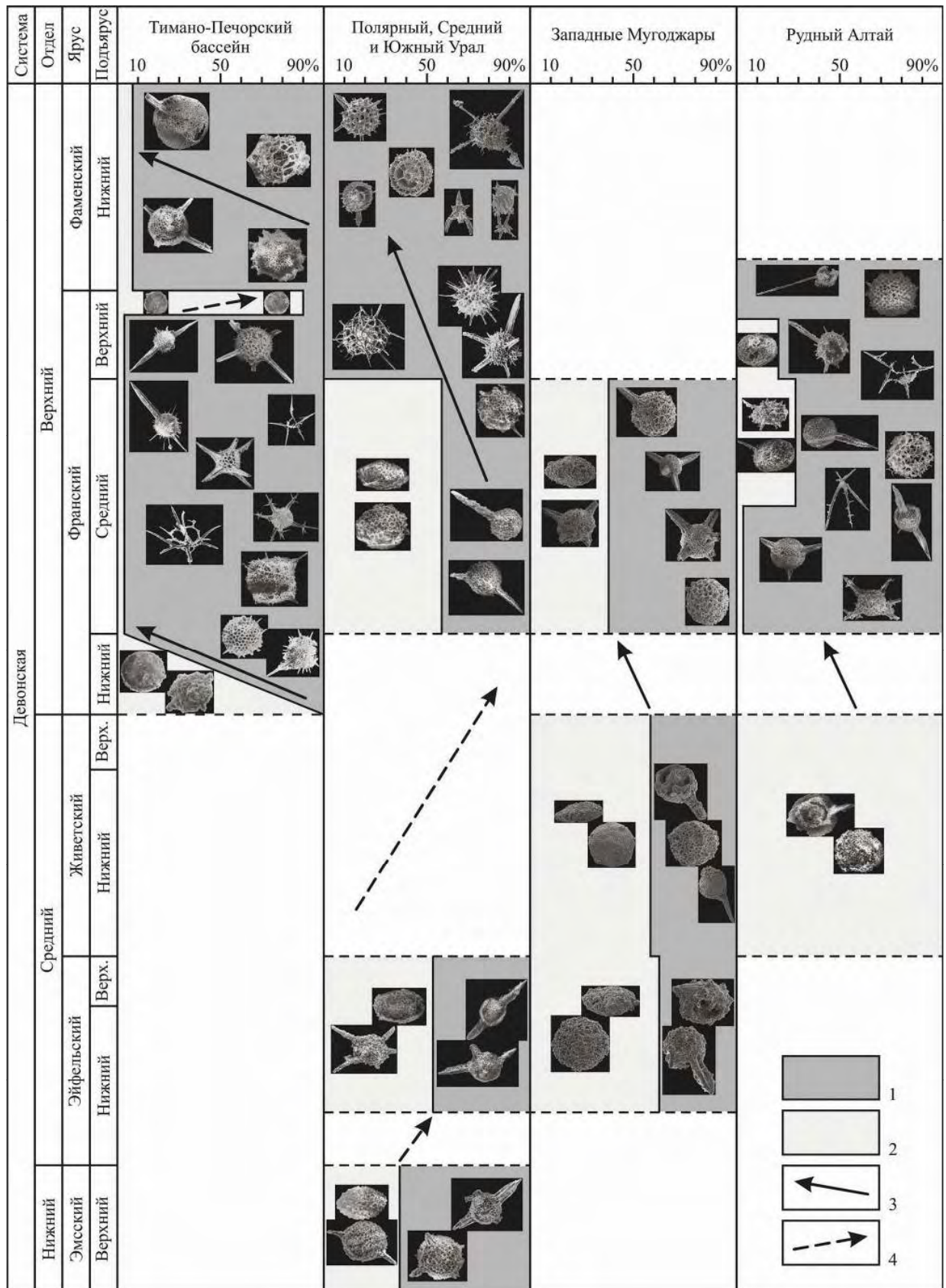


Рис. Распространение сферических, дискоидальных и эллипсоидальных морфотипов радиолярий в девоне.

Обозначения: относительно глубоководные (1) и мелководные (2) обстановки обитания радиолярий; трансгрессия (3) и регрессия (4) палеоморя.

– в ориктоценозе конца позднего франа отмечено появление многочисленных ДЭФ на фоне единичных сферических радиолярий, что указывает на начало нового обмеления палеобассейна.

Богатый и разнообразный комплекс радиолярий раннего фамена с незначительным содержанием ДЭФ радиолярий (7,41%) свидетельствует о формировании ассоциации в относительно глубоководной акватории внешнего шельфа.

Урал. Увеличение в ориктоценозах Южного Урала содержания ДЭФ радиолярий может свидетельствовать о постепенном обмелении отдельных территорий в раннем (ДЭФ 36,8%), среднем (ДЭФ 52,9%) и начале позднего девона (ДЭФ 57,14%) перед мощной трансгрессией в позднем фране (ДЭФ 0%). Богатый комплекс радиолярий раннего фамена Полярного Урала и своеобразные раннефаменские радиолярии Среднего Урала, отличающиеся доминированием (83%) ажурных решетчатых форм, вероятно, свидетельствуют о формировании ассоциаций в условиях открытого Уральского палеоокеана.

Западные Мугоджары. Уменьшение в ориктоценозах доминирования ДЭФ радиолярий может указывать на постепенное углубление палеобассейна Западных Мугоджар на протяжении среднего–позднего девона: эйфель (ДЭФ 62,5%), живет (ДЭФ 58,3%), средний фран (ДЭФ 38%).

Таким образом, доминирование в ориктоценозах девона грубых и массивных ДЭФ радиолярий указывает на нормально-морские, но относительно мелководные акватории внутреннего шельфа. И наоборот, отсутствие ДЭФ и развитие изящных сферических радиолярий с длинными иглами может свидетельствовать о более глубоководных обстановках внешнего шельфа в условиях наступающего палеоморя (Рис.).

Видовое разнообразие и относительное содержание ДЭФ радиолярий может свидетельствовать о более глубоководных акваториях Западных Мугоджар и относительно мелководье на Южном Урале в среднем фране: (1) комплекс радиолярий Западных Мугоджар объединяет 29 видов, а радиолярии Южного Урала представлены 14 видами; (2) 71% видов радиолярий Южного Урала являются общими с радиоляриями Западных Мугоджар; (3) среди радиолярий Южного Урала доминирует 57% ДЭФ, а в комплексе Западных Мугоджар установлено 38% ДЭФ.

Диверсификация ДЭФ радиолярий: (1) понимается как мера разнообразия в общей совокупности видов; (2) рассматривается в качестве показателя степени внедрения в новую среду обитания с целью повышения эффективности приспособления к мелководным условиям; (3) может быть использована в качестве возможного индикатора мелководных условий обитания и маркера границ трансгрессии или регрессии палеоморя.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и РФФИ, проект № 12-05-9115-ГФЕН.

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ALBAILLELLIDAE (РАДИОЛЯРИИ) В ПЕРМСКОЕ ВРЕМЯ

М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

ПИН РАН, Москва, afanasieva@paleo.ru

Радиолярии семейства Albaillellidae Deflandre, 1952 из класса Aculearia Afanasieva et Amon, 2003 впервые появились в среднем ордовике (1 род), существовали в позднем девоне (1 род), раннем–среднем карбоне (2 рода), испытали расцвет в перми (4 рода) и навсегда исчезли из палеонтологической летописи на границе перми и триаса. Изменения в биоразнообразии альбайлеллид, приуроченные к определенным палеоакваториям Мирового океана и к определенным временным интервалам перми, иными словами, диверсификация группы, могут служить указанием на существование палеобиогеографических провинций.

Эволюционные процессы среди альбайлеллид в перми происходили в четырех филетических линиях: в родах *Albaillella* Deflandre, 1952, *Haplodiacanthus* Nazarov et Rudenko,

1981, *Pseudoalbaillella* Holdsworth et Jones, 1980 и *Neoalbaillella* Takemura et Nakaseko, 1981. Высказывалось мнение (Ishiga et al., 1982 и др.), что название рода *Haplodiacanthus* является младшим синонимом рода *Pseudoalbaillella*, однако мы полагаем, что этот вопрос еще далек от окончательного решения и требует дополнительных таксономических исследований. Альбайлеллиды обитали во многих палеоакваториях Мирового океана, но основные события реализовывались в регионах: (1) Южного Урала и примыкающих территорий Мугоджар; (2) Мидконтинента США, главным образом Западный Техас; (3) Японии; (4) Южного Китая; (5) Индокитая (Таиланд и Малайзия). Согласно палеотектоническим реконструкциям Южный Урал относился к палеоокеану Палеотетис, а остальные регионы приурочены к восточному и западному сегментам палеоокеана Панталасса.

Ранняя пермь (цисуралий). В акваториях Южного Урала и Мугоджар были широко распространены представители трех родов альбайлеллид: *Albaillella* (*A. flexiloqua* Nazarov, *A. tetraspinosa* (Kozur), *A. apporrecta* Nazarov et Ormiston), *Pseudoalbaillella* (*P. sakmaraensis* (Kozur), *P. rhombothoracata* Ishiga et Imoto) и *Haplodiacanthus* (*H. circinatus* Nazarov et Ormiston, *H. levitoflexus* Nazarov, *H. fenistratus* Nazarov, *H. permicus* (Kozur), *H. anfractus* Nazarov et Rudenko).

В Техасе раннепермские радиолярии отсутствуют, а в Японии в ранней перми зафиксировано небольшое число альбайлелл, и активное формообразование шло среди псевдоальбайлелл: *Pseudoalbaillella uforma* Holdsworth, *P. elegans* Ishiga et Imoto, *P. simplex* Ishiga et Imoto, *P. longuscornis* Ishiga et Imoto, *P. scalprata* Holdsworth, *P. lomentaria* Ishiga et Imoto, *P. ornata* Ishiga et Imoto, *P. rhombothoracata* Ishiga et Imoto, *P. sakmaraensis* (Kozur), *P. elongata* Ishiga et Imoto. В Южном Китае для нижнепермских отложений представители рода *Albaillella* не характерны, зато *Pseudoalbaillella* встречаются часто, и это, в основном, японские виды (*Pseudoalbaillella bulbosa*, *P. elegans*, *P. fusiformis*, *P. lomentaria*, *P. sakmaraensis*, *P. rhombothoracata*, *P. simplex*, *P. uforma*). В Таиланде и Малайзии в ранней перми та же картина, что и в Китае, но еще меньше представителей *Pseudoalbaillella* (*P. bulbosa*, *P. simplex*, *P. Lomentaria*, *P. sakmaraensis*). Два вида псевдоальбайлелл – *P. sakmaraensis* и *P. rhombothoracata* – распространены во всех названных регионах и являются связующим элементом между ними.

Средняя пермь (гваделупий). Как известно, радиолярий средней и верхней перми на Урале нет, но они достаточно обильны в США и в Азии. В Техасе среднепермские альбайлеллиды представлены родами *Albaillella* и *Pseudoalbaillella*, но их видовое разнообразие невелико: *Albaillella yamakitai* Kuwahara, *Pseudoalbaillella apachensis* Nestell et Nestell, *P. delawarensis* Maldonado et Noble и *P. longtanensis* Sheng et Wang. В Японии примерно та же картина и характерными среднепермскими видами считаются: *Albaillella asymmetrica* Ishiga et Imoto, *Pseudoalbaillella globosa* Ishiga et Imoto, *P. lanceolata* Ishiga et Imoto, *P. aff. longicornis* Ishiga et Imoto, *P. yanaharensis* Nishimura et Ishiga и *P. aidensis* Nishimura et Ishiga. В Южном Китае число среднепермских альбайлеллид больше, чем в Японии (*Albaillella xiaodongensis* Wang, *A. sinuata* Ishiga et Watase, *Pseudoalbaillella rhombothoracata* Ishiga et Imoto, *P. yanaharensis* Nishimura et Ishiga, *P. scalprata* Holdsworth et Jones, *P. ishigai* Wang, *P. longtanensis* Sheng et Wang, *P. fusiformis* (Holdsworth et Jones), *P. globosa* Ishiga et Imoto, *P. aff. longicornis* Ishiga et Imoto). В Индокитае среднепермских радиолярий намного меньше.

Поздняя пермь (лопингий). Для конца перми свойственно бурное развитие *Albaillellidae* в Азии, особенно в Японии и Китае. Активное формообразование происходило в поздней перми Японии, в результате чего появился новый род *Neoalbaillella* (*N. optima* Ishiga, Kito et Imoto, *N. ornithoformis* Takemura et Nakaseko, *N. gracilis* Takemura et Nakaseko), и возникла целая группа новых видов альбайлелл: *Albaillella yamakitai* Kuwahara, *A. cavitata* Kuwahara, *A. levis* Ishiga, Kito et Imoto, *A. protolevis* Kuwahara, *A. lauta* Kuwahara, *A. flexa* Kuwahara, *A. angusta* Kuwahara, *A. excelsa* Ishiga, Kito et Imoto, *A. triangularis* Ishiga, Kito et Imoto. В Китае число видов альбайлелл несколько увеличивается:

к выше упомянутым видам добавляются *Albaillella qinzhouensis* Xia et Zhang и *A. transcasicica* Xia et Zhang. Видовые комплексы радиолярий поздней перми Малайзии и Таиланда существенно беднее.

Обобщая сказанное, можно прийти к следующим заключениям.

В пермское время в Мировом океане, подразделявшемся на океаны Палеотетис и Панталасса, по радиоляриям–альбайлеллидам возможно выделение трех палеобиогеографических провинций: северо-тетической (Южный Урал), восточно-панталасской (Япония, Китай, Индокитай) и западно-панталасской (Техас). Акватории, относящиеся к разным провинциям, были населены провинциальными диверсифицированными фаунами, которые отличались друг от друга по систематическому составу, но, тем не менее, были связаны между собой «маршрутами» обмена. Связи фаун были в разной степени интенсивными. Наиболее изолированной в ранней перми была уральская фауна северо-тетической провинции, в которой существовала, в частности, «тупиковая» ветвь хаплодиакантусов, носящая во многом черты эндемичной. Внутри провинций фауны могли быть диверсифицированы на региональные, как это демонстрируют, к примеру, региональные фауны ранней–средней перми Японии, Китая, Индокитая.

Важные эволюционные события в пермское время среди альбайлеллид происходили с пространственно-временным смещением. Активное формообразование среди альбайлелл в ранней перми происходило в северо-тетической уральской провинциальной фауне, а в поздней перми оно сместилось в восточно-панталасскую, особенно в китайской региональной фауне. Следует отметить, что уральская и японская региональные фауны имеют непосредственных предшественников в позднем карбоне, а в Техасе среднепермский комплекс радиолярий наследует каменноугольных предков (~ московский ярус) со значительным перерывом. Таким образом, диверсификация пермских провинциальных и региональных фаун началась не строго на границе карбона и перми, а несколько ранее.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ПРИЧИН МАССОВЫХ ВЫМИРАНИЙ БИОТЫ В ФАНЕРОЗОЕ

М.С. Бараш

Институт океанологии РАН, Москва, barashms@yandex.ru

Одновременное проявление взаимно независимых явлений свидетельствует об общих внешних причинах более высокого порядка, находящихся вне пределов Солнечной системы. Предполагаемые причины влияют на процессы, происходящие на Земле, вызывают столкновения астероидов и комет с Землей и другими телами Солнечной системы, возможно, оказывают влияние при помощи потоков энергии, изменений гравитационных и других полей.

Среди гипотез, связывающих космические процессы с развитием биоты на Земле, наиболее правдоподобной представляется гипотеза М. Гиллмана и Х. Эренлер (Gillman, Erenler, 2008), в которой учтены временные интервалы и периодичность космических и земных событий. В этой работе рассматриваются интервалы крупнейших импактов, изотопно-углеродных экскурсий и образования магматических провинций, которые сравниваются с интервалами крупнейших массовых исчезновений и сменой геологических периодов. Используя некоторые усреднения возрастных оценок, авторы установили определенную связь этих событий с орбитальным движением Солнечной системы вокруг центра Млечного пути и пересечением ветвей Галактики, а также с осцилляциями позиции Солнечной системы относительно галактической плоскости. По данным авторов, повторение событий вымирания в тех же точках в разных спиральных ветвях подтверждает основную

– галактическую первопричину вымираний, проявляющуюся как влияние на земные, солнечные и внесолнечные процессы (Рис. 1). Космические причины вызывают движения мантии, мантийные плюмы, движения литосферных плит, вулканизм, колебания уровня моря и связанные с ними последствия. С ними же связаны астероидные атаки на Землю.

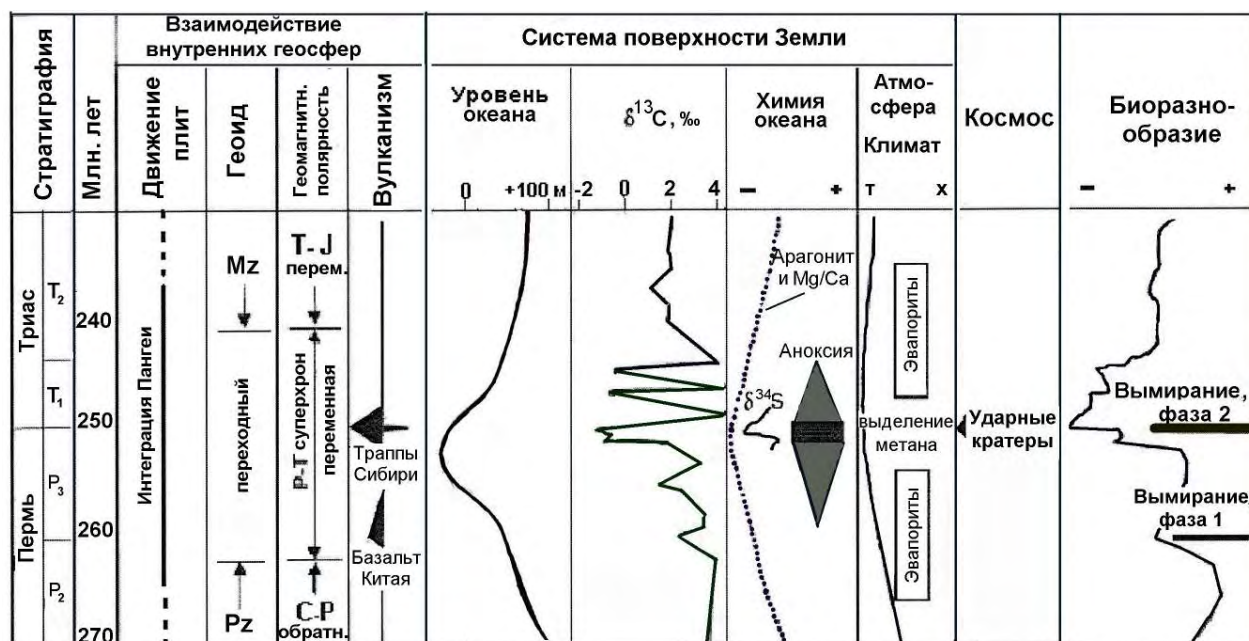


Рис 1. Геофизические, тектонические, геологические, космические и биологические процессы на рубеже перми и триаса (Yin, Feng, Lai et al., 2007; Бараш, 2012).

Многочисленные гипотетические схемы, предложенные разными авторами для объяснения причин и взаимосвязей природных явлений, которые могут привести к массовым вымираниям биоты, содержат множество таких явлений. Большая их часть является параллельными, сопутствующими событиями, не входящими в качестве неперменных членов в последовательности явлений, связанных причинно-следственными связями и приводящих к массовой гибели биоты. Они, однако, представлены в гипотетических схемах, так как происходят во время развития рассматриваемых процессов.

Итак, под воздействием причин, вызванных, вероятно, орбитальным движением Солнечной системы вокруг центра Млечного Пути, на Земле развиваются две основные последовательности событий: земные, приводящие к мощному вулканизму, и космические – падение на Землю крупных астероидов или комет (импакт-события) (Рис. 2). Они могут действовать в одном, большем или меньшем, временном интервале, как это отмечается почти для всех «великих массовых вымираний».

Как видно из схемы, и вулканизм и импакт-события вызывают сходные последствия. В обоих случаях в атмосферу выбрасываются вредные химические элементы и аэрозоли. Возникают парниковый эффект, потепление, затемнение атмосферы, препятствующее проникновению ультрафиолетовых лучей и фотосинтезу, стагнация океана, аноксия. Сокращается биопродуктивность, разрушаются пищевые цепи. В итоге нарушаются все жизненно важные процессы, и происходит вымирание значительной части биоты.

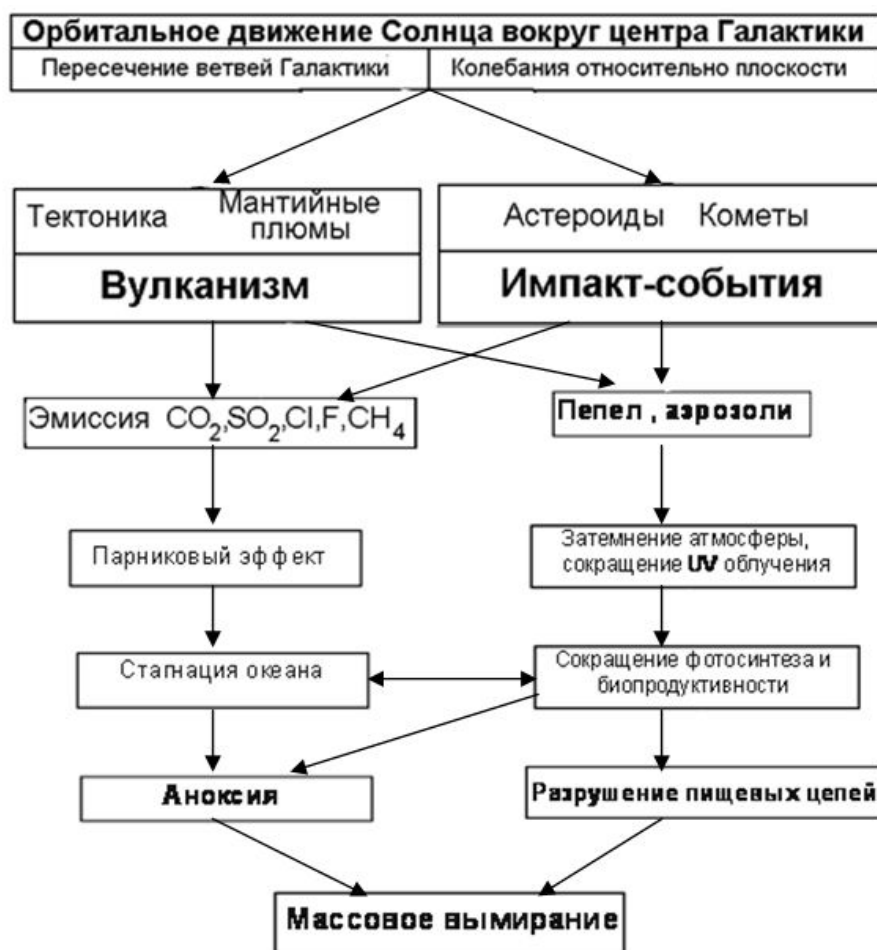


Рис. 2. Основные последовательности событий, приводящих к массовым вымираниям фанерозойской биоты (Бараш, 2012).

ИХТИОФАУНА И МИОСПОРЫ ПОКАЯМСКОЙ СВИТЫ (ВЕРХНИЙ ДЕВОН, ФАМЕН) СЕВЕРНОГО ТИМАНА

П.А. Безносов¹, В.Н. Манцурова², Э.В. Лукшевич³

¹ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, *paleofisher@mail.ru*

²Филиал ООО «ЛУКОЙЛ-Инжиниринг» «ВолгоградНИПИморнефть», Волгоград

³Латвийский университет, Рига, Латвия

Покаямская свита является самым верхним стратиграфическим подразделением девона на Северном Тимане. Ее отложения выходят на дневную поверхность в южной части западного склона Северо-Тиманского вала, на восточном побережье Чешской губы и в нижнем течении р. Волонга. Свита сложена кварцевыми песчаниками, алевролитами и аргиллитами, содержащими карбонатные и углистые прослои, сформировавшимися, вероятно, в условиях приливной дельтовой равнины (Безносов и др., 2012). Полная мощность ее не превышает 250 м (Коссовой, 1963). По комплексу миоспор, а также редким остаткам беспозвоночных и рыб самые низы свиты сопоставлялись с задонским и елецким горизонтами, а основная вышележащая часть – с лебедянским и (или) оптуховским горизонтами Центрального девонского поля (ЦДП) (Коссовой, 1959; 1963), коррелируемые с мурским (Ivanov, Lukševičs, 1996; Esin et al., 2000), либо с кетлерским (Безносов и др., 2012) горизонтами Главного девонского поля (ГДП).

До недавнего времени сведения о позвоночных покаямской свиты были крайне скудны. Отсюда были отмечены (но не описаны) лишь три таксона – *Phyllolepis* sp., *Bothriolepis ornata* Eichwald и *Holoptychius* sp. (Обручев, 1958). Два из них являются зональными формами, что позволяло сопоставлять покаямскую свиту с подзоной *ornata* зоны *Phyllolepis* (Ivanov, Lukševičs, 1996), соответствующей зонам *marginifera* и, возможно, *trachytera* Стандартной конодонтовой шкалы (Esin et al., 2000). Оба этих таксона распространены в фауне ГДП, но неизвестны в ЦДП.

Новый материал, собранный из разреза по р. Волонга в 2011 и 2013 гг., позволил уточнить таксономический состав ихтиофауны покаямской свиты. Детальное исследование всех коренных выходов не выявило присутствия в них каких-либо остатков *Phyllolepis*. По всей видимости, этот таксон был определен Д.В. Обручевым (1958) ошибочно, чему могла способствовать плохая сохранность материала. Также не удалось подтвердить присутствие в разрезе остатков *B. ornata*. По нашим данным комплекс ихтиофауны покаямской свиты представлен *Bothriolepis ciecere* Lyarskaja, *Bothriolepis* sp., *Dunkleosteus* sp., *Ptyctodontida?* gen. indet., «*Devononchus*» *tenuispinus* Gross, *Holoptychius* sp., *Sarcopterygii* gen. indet., «*Dipterus*» sp., *Chirodipteridae* gen. indet., *Dipnoi* gen. indet.

Антиарх *B. ciecere* является видом-индексом одноименной зоны, которая соответствует кетлерскому горизонту ГДП (Ivanov, Lukševičs, 1996). Кроме того, данный вид известен также в нижней части тургеневских (так называемых «орловско-сабуровских») слоев плавского горизонта ЦДП (Lebedev, Lukševičs, 1996). Несколько более широкий интервал стратиграфического распространения имеют остатки акантода «*D.*» *tenuispinus*. Кроме кетлерского горизонта и тургеневских слоев они известны также из отложений терветской свиты – верхней части спарненского (бывшего мурского) горизонта и пиемарского горизонта ГДП (Lukševičs, 2001; Lukševičs et al., 2012), ранее известным как шветесский плюс жагарский горизонты (Esin et al., 2000). Таким образом, по комплексу позвоночных покаямская свита может быть сопоставлена с интервалом пиемарского-кетлерского горизонтов ГДП и с нижней частью (тургеневскими слоями) плавского горизонта ЦДП.

Кроме остатков рыб, из вмещающих их пород был определен комплекс миоспор. В нем преобладают миоспоры *Cornispora* Stapf. (виды *C. monocornata* Naz., *C. bicornata* Naz., *C. bicornata* var. *krilovkensis* Naz.), а также *Grandispora famenensis* (Naum.) Streel (25% и 22% соответственно). В значительном количестве (6-12%) встречены виды: *Calypptosporites papulosus* (Senn.), *Cyrtospora cristifera* (Lub.) V. der Zwan, *Diaphanospora rugosa* (Naum.) Balme et Hass., *Auroraspora varia* (Naum.) Ahmed., *Lophozonotriletes proscurrens* Kedo. Характерно также присутствие в количестве 3-5% видов: *Stenozonotriletes conformis* Naum., *Archaeozonotriletes turgenevii* Rask., *Diaphanospora macrovaria* (Naz.) Nehr. et Avkh., *Laevigatosporites ovalis* Kos., *Grandispora facilis* (Kedo) Avkh., *Lophozonotriletes curvatus* Naum., *Stenozonotriletes simplex* Naum., *Hymenozonotriletes cassis* Kedo, *Diducites compactus* (Nehr.) Nehr., *Discernisporites golubanicus* (Naz.) Avkh. и *Knoxisporites dedaleus* (Naum.) Agr.

В пределах Тимано-Печорской провинции (ТПП) отмеченный палинокомплекс принадлежит палинозонам *Cornispora varicornata* и *Discernisporites golubanicus*–*Grandispora famenensis* (Некрята, 1999), которые могут быть сопоставлены с усть-печорским и нижней частью зеленецкого горизонтов ТПП (Решения..., 1990). На ЦДП он соответствует палинозонам *Cornispora varicornata* и *Diducites versabilis*–*Grandispora famenensis* (Avkhimovich et al., 1993) и может быть сопоставлен с отложениями лебедянского, оптуховского и, возможно, нижней части плавского (тургеневские слои) горизонтов ЦДП. В тургеневских слоях (и их аналогах) в пределах ЦДП представители рода *Cornispora* не встречаются совсем, либо встречаются очень редко (Раскатова, 1973; В.Т. Умнова и др., 1995). В то же время данный стратиграфический уровень в ТПП характеризуется обильным присутствием *Cornispora bicornata* (Naz.) – до 24,7% (Раскатова, 1973). Учитывая это, а также присутствие в изученных палиноспектрах редких *Diducites versabilis* (Kedo) Van Veen и *Retispora*

lepidophyta (Kedo) Playford по комплексу миоспор покаямская свита может быть сопоставлена с нижней частью тургеневских слоев ЦДП.

Новое совместное обнаружение остатков *B. ciecare* и тургеневского комплекса миоспор в отложениях покаямской свиты, а также отсутствие определенных остатков *Bothriolepis* в подстилающих кетлерскую свиту отложениях сникерской (в Латвии), шветесской (в Литве) и жагарской свит пиемарского горизонта ГДП и в перекрывающих тургеневские слои отложениях верхней части плавского–озерском горизонтах ЦДП, позволяют предположить, что возраст нижней границы зоны *ciecare* завышен. Нижняя граница этой зоны на территории Восточно-Европейской платформы, вероятно, может быть опущена до верхней границы зоны *Phyllolepis*, либо подзоны *ornata*.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ БИОТЫ В ПОЗДНЕМ ОРДОВИКЕ И РАННЕМ СИЛУРЕ ТИМАНО-СЕВЕРОУРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Т.М. Безносова, В.С. Цыганко, Л.В. Соколова, В.А. Матвеев

ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, beznosova@geo.komisc.ru

Проведенные исследования развития биоты Североуральского морского бассейна показали, что биоразнообразие в позднем ордовике и раннем силуре (лландовери), связанное с продолжительностью существования таксонов, их специализацией, а также территорией распространения было обусловлено средой обитания и реакцией таксонов на ее изменения. Морская биота бентосных беспозвоночных в позднем ордовике (катиане) была представлена строматопороидеями, табулятами, ругозами, брахиоподами, морскими лилиями, мшанками, губками и конодонтами, заселявшими преимущественно зону сублиторали. В лландовери разнообразные и многочисленные организмы населяли морской бассейн от приливно-отливной зоны до сублиторальной – строматопороидеи, табуляты, ругозы, брахиоподы, морские лилии, гастроподы, наутилоидеи, остракоды, трилобиты, черви, конодонты, а также строматолитообразующие сообщества. Расселение фауны в морском бассейне было неравномерным и определялось условиями обитания – глубиной, характером донного грунта, гидродинамикой и др. Выявленные общие для рассматриваемого региона кратковременные и циклические биогеологические события, которые фиксируются исчезновением ряда таксонов и даже их вымиранием, были обусловлены: глобальными изменениями климата и сокращением морского бассейна в конце ордовика; формированием первых в силуре органогенных построек на восточной периферии бассейна, а также образованием в это же время областей с крайне мелководными условиями седиментации и широким развитием строматолитовых построек (Безносова, 2008). Наблюдаемая в изученных разрезах смена доминантов палеобиоценозов соотносится с существенными изменениями характера седиментации в пределах рассматриваемого морского палеобассейна. С повышением уровня бассейна в позднем ордовике, раннем и позднем лландовери связано увеличение родового и видового разнообразия, появление новых таксонов высокого ранга и, следовательно, усложнение трофической структуры бентосной и нектонно-бентосной фауны. В позднем ордовике доминировали брахиоподы отряда *Pentamerida*, характеризующиеся высокой численностью особей и низким таксономическим разнообразием. Плотность популяций пентамерид достигала особенно высоких значений в раннекатианское время. В разрезе этот временной интервал представлен толщей доломитов с мощными пентамеровыми банками. В среднекатианское время повышается общее таксономическое разнообразие биоты и постоянными ее элементами становятся строматопороидеи, табуляты и ругозы. В конце ордовика наблюдается значительное снижение биоразнообразия и продуктивности биоты. К началу хирнантского времени исчезают брахиоподы и другие группы фауны, которые замещаются водорослевыми (?) сообществами (Безносова, 2008).

Существенное обновление биоты происходит в начале лландовери. В основании лландоверийского разреза тонкослоистые доломиты содержат комплекс конодонтов, указывающих на рудданский возраст отложений (Безносова и др., 2011). Выше по разрезу появляется разнообразная бентосная фауна, характерная для отложений руддана–аэрона, в составе которой по таксономическому разнообразию доминируют брахиоподы и табуляты. Совместно с колониями табулят встречаются единичные ругозы и строматопороидеи.

В позднеаэронское время происходит постепенное обмеление бассейна, снижение таксономического разнообразия бентосных организмов и исчезновение ряда таксонов разного ранга. Увеличение биомассы в это время связано с широким развитием строматопороидей и строматолитовых построек (Безносова, 2008; Матвеев, 2013). Относительная стабильность разнообразия конодонтовой фауны в позднеаэронское время обусловлена долгоживущими эврибионтными родами *Ozarkodina*, *Oulodus*, *Ctenognathodus*, *Coryssognathus* и *Panderodus* (Мельников, 1999; Соколова, 2011).

В теличское время восстанавливается таксономическое разнообразие основных представителей биоты и увеличивается с появлением двустворчатых и брюхоногих моллюсков, остракод, трилобитов. Очередное обмеление бассейна в конце лландовери завершилось исчезновением лландоверийских брахиопод, платформенных конодонтов рода *Ar-sidognathus* и перерывом в осадконакоплении (Безносова, Мянник, 2005).

Таким образом, установлено, что на фоне общего развития разных групп организмов по уровню таксономического разнообразия выделяется пять основных этапов развития биоты: I – позднеордовикский катийский, характеризующийся постепенным возрастанием разнообразия и затем его снижением к началу хирнанта; II – позднеордовикский хирнантский, начавшийся с кризисных явлений в конце ордовика и продолжавшийся до начала силура; III – раннелландоверийский рудданский–аэронский (посткризисный), характеризующийся увеличением разнообразия и резким сокращением к середине аэрона; IV – среднелландоверийский позднеаэронский кризисный, характеризующийся резким сокращением бентосной фауны и широким развитием строматолитообразующих сообществ; V – позднелландоверийский теличский, выделяющийся постепенно возрастающим разнообразием в начале телича и затем спадом в конце лландовери.

Выделенные основные этапы развития североуральской морской биоты фиксируют рубежи ее преобразования в позднеордовикское–лландоверийское время и служат обоснованием детализации региональной стратиграфической шкалы и корреляции местных стратонов.

Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем», проект № 12 П-5-1015.

МЕОТИЧЕСКО-ПОНТИЧЕСКИЙ ЭТАП РАЗВИТИЯ ОСТРАКОД ЮЖНОЙ УКРАИНЫ

О.В. Бондарь

Днепропетровский национальный ун-т, Днепропетровск, Украина, olesyabondar@list.ru

Данная работа продолжает разработку темы, посвященной изучению этапности в развитии фауны миоценовых остракод Северного Причерноморья и Крыма (Бондарь, 2012; 2013).

Изменение в позднем миоцене экологического состава остракодовой фауны (от нормально-морского до эвригалинного) определялось степенью связей Эвксино-Каспия с сопредельными полносолеными бассейнами. Характерным для раннемеотического бассейна было формирование сообщества остракод, родовой состав которого в основном оставался близким к сарматскому. Изменения произошли на видовом уровне. В багеровское время

(ранний меотис) доминирующее положение в комплексах заняли роды *Leptocythere* и *Xestoleberis*, в подчиненном положении оказались роды *Loxoconcha* и *Cytherois*. Результатом резких изменений биономических условий бассейна стало неравномерное развитие относительно полигалинных остракод указанных выше родов, что отразилось на формировании разных экологических ассоциаций остракод, а также других групп фауны (Иванова, 2003; Ильина, 1980; Ольштынская, 1996).

В позднемеотическом море кардинально изменился облик остракодовых сообществ на родовом уровне. Вследствие утраты соединения бассейна Восточного Паратетиса с нормально-морскими бассейнами началось постепенное снижение его солености, что проявилось в обеднении видового состава остракод (11 видов, 7 родов). Обитателями акманайского бассейна стали солоноватоводные роды *Candona*, *Herpetocypris* и массовый эвригалинный род *Cyprideis*. Наряду с ними сосуществовали редкие представители умеренно-морской фауны остракод: *Loxoconcha*, *Leptocythere* и *Aurila*. В позднем меотисе появились первые элементы фауны остракод понтического типа из родов *Mediocytherideis* (*M. praeapatoica* Agal.), *Loxoconcha* (*L. ex gr. petasus* Liv.) и *Pontoniella*.

Структура комплексов миоценовых остракод Восточного Паратетиса представляет собой комбинацию таксонов автохтонного и аллохтонного происхождения (Богданович, 1965; Стратиграфия СССР, 1986). В ассоциациях багеровского моря можно выделить группу аллохтонных остракод, которая представлена относительно стеногалинными видами *Cytherois gracilis* Schn., *Xestoleberis aff. tumida* (Reuss), *Leptocythere naca* (Mehes), появление которых в начале и в середине меотиса стало свидетельством связи меотического моря с нормально-морскими бассейнами Мирового океана.

Вертикальное распределение видов-иммигрантов и их производных тоже является неравномерным. Этот факт отображает неравномерный ход трансгрессии в багеровское время (поздний меотис). Реликтовыми элементами более древней фауны для меотиса были *Leptocythere sulacensis* Suz., *L. maeotica* (Liv.), *L. stabilis* (Schn.) и др.

Понтические остракоды, существовавшие в условиях пониженной солености, имели представительный в количественном и видовом отношении состав (около 21 вида из 13 родов). Доминирующее положение в комплексах приобрели роды *Tyrrhenocythere*, *Caspiocypris*, *Pontoniella*, *Caspiolla*, *Bacunella*. Некоторые виды появились еще в конце меотиса, но основное ядро ассоциации остракод сформировалось в понтическое время. Прототипом понтической фауны остракод Понто-Каспийской области явились ассоциации остракодовой фауны, сформированные в конце меотического подэтапа, что совпадает с данными Н.М. Ильницкой (1968).

Остракодовые комплексы раннего понта сформировались из реликтовых видов, обитавших еще в акманайском бассейне (*Mediocytherideis praeapatoica* Agal., *Loxoconcha ex gr. petasus* Liv., *Pontoniella* sp.), автохтонных организмов (*Tyrrhenocythere pontica* (Liv.), *Caspiolla acronasuta* (Liv.), *Cypris diaffarovi* Agal., *Cypria kerchenensis* Karm., *Caspiocypris filona* (Liv.), *Candona* sp., juv. (syn.: *Candoniella schubinae* Mand.) и др.) и группы неавтохтонов (*Tyrrhenocythere pontica* (Liv.) var. *Agalarova*, *Loxoconcha diaffarovi kertshenensis* Agal.). На связь понтического моря с сопредельными бассейнами указывает наличие в комплексах *Pontoniella acuminata* (Zal.), что подтверждается данными Н.М. Ильницкой (1968) по Северному Причерноморью и В.А. Коваленко (2011) по Керченскому полуострову: *Pontoniella loczyi* (Zal.), *Caspiolla lobata* (Zal.), *C. balcanica* (Zal.), *Caspiocypris lobata* (Zal.), *Bacunella dorsoarcuata* (Zal.) и др. Именно эти виды составили группу иммигрантов понтического времени.

Результаты изучения этапности в развитии миоценовой фауны остракод Южной Украины, приведенные ранее (Бондарь, 2012; 2013) и в данной работе, представлены в таблице.

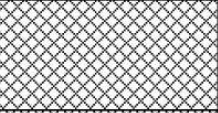
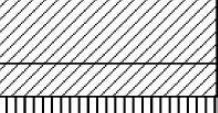
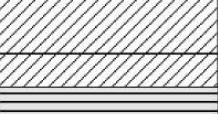
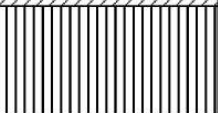

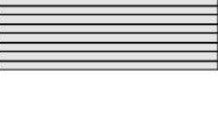
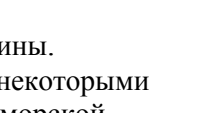
Эпоха	Время	Основные генетические группы остракод				Этапы развития остракод	Подэтапы развития остракод	Типы миоценовых бассейнов Южной Украины
		Аллохтоны		Автохтоны				
		Полига- линные	Эврига- линные	Неоавто- хтоны	Реликты			
Позднемиоценовая	Понти- ческое		?			Меотическо- понтический	Понти- ческий	      
	Меоти- ческое				Меоти- ческий			
	Сармат- ское					Конкско- сарматский	Сармат- ский	
Конк- ское					Конк- ский			
Среднемиоценовая	Караган- ское				Тарханско-караганский	Караган- ский		
	Чокрак- ское					Чокрак- ский		
Раннеми- оценовая	Тархан- ское					Тархан- ский		



Таблица. Этапность развития остракод в миоцене Южной Украины. Классификация типов бассейнов принята по И.А. Гончаровой (1989) с некоторыми изменениями: 1 – близкий к нормально-морскому бассейн; 2 – полуморской бассейн; 3 – бассейн с аномальной соленостью; 4 – солоновато-водный бассейн

О ГИНКГОПОДОБНЫХ ЛИСТЬЯХ ИЗ НОВОГО КУВАКА (ВЕРХНЯЯ ПЕРМЬ, ЗАПАДНАЯ СУБАНГАРИДА)

Н.С. Бухман, Л.М. Бухман

СГАСУ, Самара, nik3141rambler@rambler.ru

Известно, что Западная Субангарида – один из возможных центров возникновения всей филогенетической ветви гинкговых (Наугольных, 2002). В данном сообщении приводится описание отпечатков гинкгоподобных листьев, обнаруженных в новокувакском (Л.М. Бухман, 2011) местонахождении пермской флоры (Табл.). Авторы считают, что эти листья обладают определенным сходством с представителями рода *Kerpi* Naugolnykh, 1995 (Наугольных, 1995, 1998) и потому могут быть отнесены к этому роду. Вместе с тем их отличие от других представителей этого рода достаточно существенно для их выделения в новый вид.

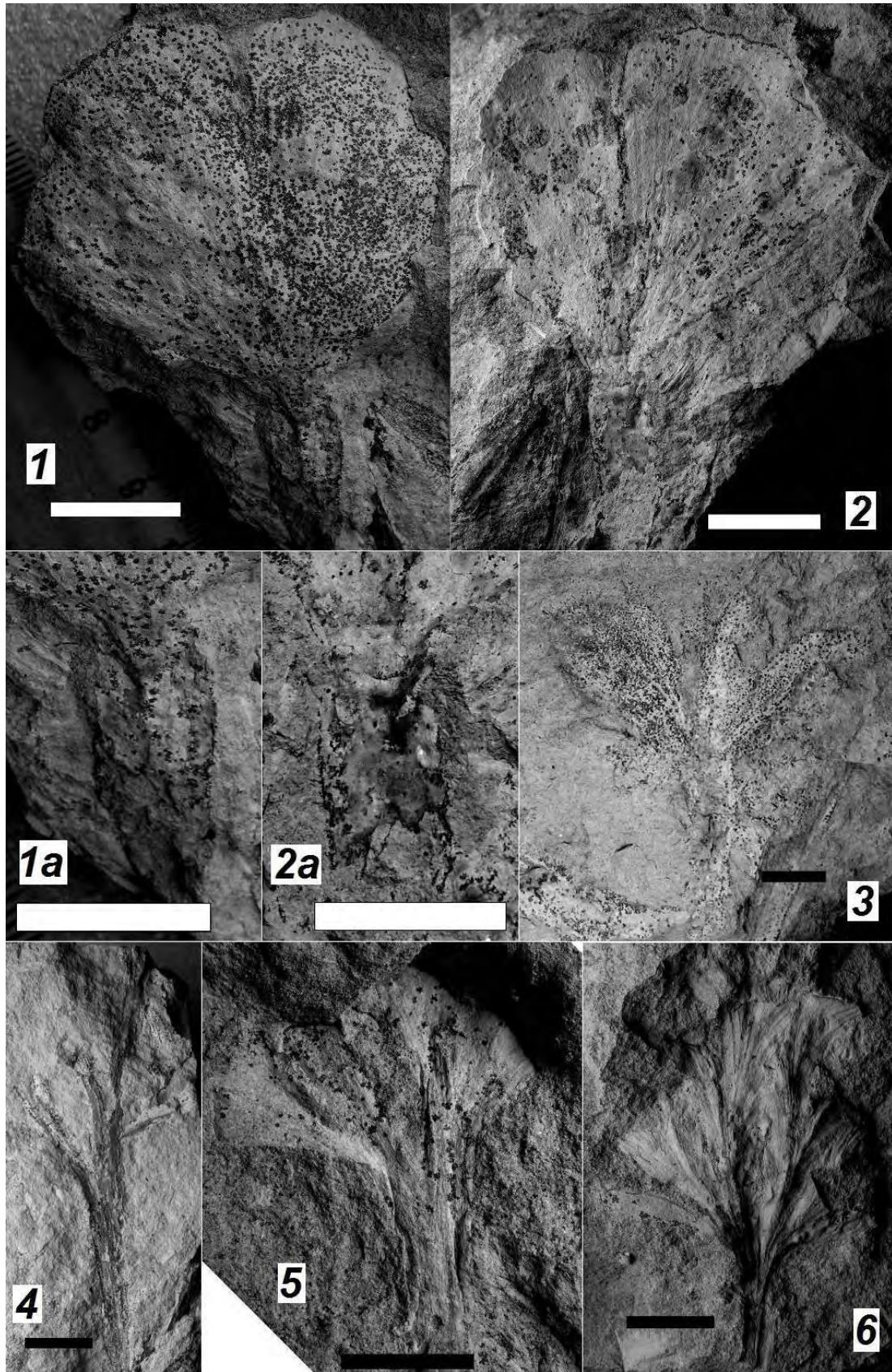


Таблица. 1-3, 5 – *Kerpia samarica* sp. nov. 1 – голотип, обр. № 6-2a; 1a – то же, черешок; 2 –
 противоотпечаток голотипа, обр. № 6-2b; 2a – то же, черешок; 3 – обр. № 6-12; 5 – обр. № 8-
 17; 4 – гинкгоподобный кладосперм (?), обр. № 6-2a; 6 – *Psygtophyllum* sp., обр. № 7-6.
 Длина масштабной линейки 1 см.

Род *Kerpia* Naugolnykh, 1995
Kerpia samarica N.S. Bukhman et L.M. Bukhman, sp. nov.
Таблица, фиг. 1-3, 5.

Название вида. От г. Самара.

Голотип. Кафедра общей и прикладной физики и химии СГАСУ, обр. № 6-2а; местонахождение «Новый Кувак», село Новый Кувак Шенталинского р-на Самарской обл., верхняя пермь, нижнеказанский подъярус.

Диагноз. Листья простые, с широким уплощенным черешком шириной от 5 до 10 мм. Черешок бугристый, причем бугорки расположены в ряд по краям черешка, их диаметр и расстояние между ними около 1 мм. Листовая пластинка треугольной формы, размером до 40×60 мм; отношение ее ширины к длине от 1 до 1,5. Листовая пластинка разделена на две лопасти глубоким синусом, доходящим практически до черешка. Две листовые жилки, входящие в листовую пластинку из черенка, практически незаметны. Жилкование веерное, жилки тонкие, малозаметные, иногда дихотомируют, выходят в дистальный край листовой пластины. Их плотность около 10/10 мм.

Сравнение. От вида *Kerpia macroloba* Naugolnykh, 1995 описываемый вид отличается в первую очередь широким черешком, а также характером жилкования – в листовой пластинке не видно признаков перистого жилкования и отсутствуют главные жилки. Кроме того, лист имеет крайне простую Y-образную форму, листовая пластинка не имеет вторичных синусов. От вида *Kerpia belebeica* Naugolnykh, 2001 данный вид отличается еще и относительно небольшими размерами.

Материал. Голотип № 6-2а (с противоположным № 6-2b) и еще 9 образцов – экз. № 8-17, № 2-23 (3 отпечатка), № 2-53, № 8-17, № 6-12 (2 отпечатка), № 6-15.

Кроме описанных растительных остатков, в таблице приведена фотография кладосперма (отпечаток находится на том же штуфе, что и голотип *Kerpia samarica* sp. nov.), напоминающего аберрантный кладосперм *Ginkgo biloba* (Наугольных, 2002), а также вполне типичный экземпляр *Psugmophyllum* sp. (?) – для сравнения характера жилкования.

Авторы благодарны М.В. Ошурковой за полезные замечания.

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ И БИОСФЕРНЫЕ СОБЫТИЯ ПЕРМИ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

А.С. Бяков

СВКНИИ ДВО РАН, Северо-Восточный государственный ун-т, Магадан, stratigr@neisri.ru

История развития пермских двустворок, так же как и других групп организмов, тесно связана с эволюцией эколого-палеогеографических обстановок в системе бассейнов Северо-Востока Азии (Ганелин, 1973) и с различными биосферными событиями, особенно ярко проявившимися начиная с конца раннепермской эпохи (Бяков, 2012). Реконструкция этой истории в совокупности с анализом динамики видового разнообразия двустворчатых моллюсков на протяжении пермского периода, проведенная автором, позволяет выделить в их развитии 5 больших этапов (Бяков, 2011). Рубежи этапов обычно приурочены к крупным биосферным событиям и в большинстве случаев отмечены резким изменением видового разнообразия двустворок и других групп пермской биоты.

Ассельско-среднеартинский (джигдалинский) этап. Его начало связано с существенным увеличением таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков, среди которых появляются 27 новых видов и 5 новых родов; вымирающих родов нет. В дальнейшем в течение первого этапа появляются еще 6 родов двустворок. В то же время на протяжении этапа вымирает ряд каменноугольных и раннепермских родов. Рассматриваемый этап характеризуется значительным числом каменноугольных элементов, что специфично и для других групп биоты (Ганелин, 1984). Сообщества двустворок этого времени,

так же, как и другой фауны, весьма своеобразны и относятся к так называемому верхоянскому типу, характеризующемуся, по В.Г. Ганелину (1973), существенным эндемизмом и сложившемуся еще в среднем карбоне. Двустворчатые моллюски играют подчиненную по сравнению с брахиоподами роль. Следует отметить, что степень эндемизма сообществ двустворок Северо-Восточной Азии была, очевидно, не столь велика, как у брахиопод. Общий облик бивальвиевой биоты имеет много сходства с одновозрастными сообществами Западной (Dickins, 1963) и Восточной (Runnegar, 1969) Австралии, Новой Зеландии (Waterhouse, 1969). В то же время в Азии отсутствует такой характернейший гондванский род, как *Eurydesma*. Еще одна примечательная черта сообществ двустворок этого времени – широкое развитие представителей родов, обитавших в мелководных обстановках.

Позднеартинско-кунгурский (джигдалинский) этап. Его начало характеризуется существенной экосистемной перестройкой, начавшейся, по-видимому, еще в конце предыдущего этапа. На смену сообществам верхоянского типа приходит фауна печоро-колымского типа, характерной чертой которой является значительная общность с урало-печорской биотой за счет взаимного обмена фауной (Ганелин, 1973). Наиболее важное событие этого этапа – массовое появление и бурное развитие группы иноцерамоподобных форм.

В дальнейшем, на протяжении всей пермской истории, иноцерамоподобные двустворки играли главенствующую роль в сообществах бентоса. В течение рассматриваемого этапа впервые в позднем палеозое (и, вероятно, впервые в геологической истории региона) на Северо-Востоке Азии формируются глубоководные сообщества, обитавшие в пределах континентального склона и его подножия (Бяков, 2006). В Верхояно-Охотских бассейнах, по данным А.Г. Клеца (2005), с начала рассматриваемого этапа двустворки начинают преобладать над брахиоподами. В относительно мелководных фациях системы колымо-омолонских бассейнов, по авторским оценкам, доля двустворок и брахиопод становится примерно одинаковой.

Конец второго этапа (время *korikodonica*) ознаменовался крупным событием вымирания, когда исчезло около 78% видов и 50% родов двустворчатых моллюсков. Новых родов двустворок в это время не появилось, известны лишь реликтовые раннепермские формы. Рассматриваемое событие зафиксировано по значительному уменьшению таксономического разнообразия во всех группах фауны в бассейнах различных климатических зон (Zhou et al., 1996; Котляр и др., 2004), а также в континентальных фациях на Восточно-Европейской платформе (Наугольных, 1992).

Роудско-вордский (омолонский) этап. В это время формируется так называемый омомонский тип бентосных сообществ (Ганелин, 1973), характерной чертой которого является доминирование среди двустворок (да и всей биоты) представителей семейства *Kolymiiidae*, представленного несколькими родами и многочисленными видами. Начало этапа знаменует крупный рубеж в развитии биоты и фиксируется значительным ростом таксономического разнообразия двустворок, появляются 32 новых вида и 8 родов. Начиная с омомонского времени, двустворчатые моллюски постепенно вытесняют брахиопод. По сравнению с предыдущим этапом наблюдается определенное упрощение структуры сообществ двустворок (особенно в середине этапа), в которых зачастую доминируют 2-3 вида.

Кепитенско-ранневучапинский (гижигинско-раннехивачский) этап. Его начало отмечено крупным биотическим кризисом. На этом рубеже вымерло 85% видов и 73% родов двустворчатых моллюсков, в том числе и доминанты предыдущего этапа – род *Kolymia* s.s., а также ряд других родов колымиид – *Taimyrokolymia*, *Cigarella*, *Evenia* и *Okhotodesma* и представители таких древних типично палеозойских таксонов, как *Solemya*, *Parallelodon*, *Oriocrassatella*, *Vacunella* (Бяков, 2011).

Бивальвиевые сообщества этого времени, так же как и другой фауны, имеют дискретный характер распространения. Следует отметить, что с начала рассматриваемого этапа двустворчатые моллюски начинают заметно преобладать над брахиоподами и в мелководных обстановках, что особенно характерно для Верхояно-Охотской системы бассейнов,

где брахиоподы нередко почти полностью отсутствуют в сообществах бентоса. Вероятно, это было связано с резким сокращением мелководных биотопов в начале кембрийского века.

На время *tenkensis* (начало вучапинского века) приходится очередное крупное вымирание, фиксируемое во многих разрезах мира (Ingavat-Helmcke, Helmcke, 1986; Shi et al., 1999; Котляр и др., 2004; Racki, Wignall, 2005 и др.).

Поздневучапинско-чансинский (позднехивачский) этап отвечает завершающей стадии развития пермских двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии. Начало этапа было связано с некоторым обмелением системы бассейнов этого региона, благодаря чему наметился рост биотического разнообразия практически во всех группах фауны, в том числе и среди двустворчатых моллюсков. В середине этапа таксономическое разнообразие двустворок приблизилось к предкризисному (вордскому) уровню (36 видов 22 родов). Позднехивачские сообщества двустворок характеризуются преобладанием представителей рода *Intomodesma*, особенно в песчано-глинистых и глубоководных фациях.

В течение поздневучапинско-чансинского этапа двустворки в значительной степени вытесняют брахиопод и в мелководных биоценозах Омолонского бассейна.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты № 13-05-00520 и 14-05-00217.

ОСОБЕННОСТИ ДИВЕРСИФИКАЦИИ ЮРСКИХ МШАНОК ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Л.А. Вискова

ПИН РАН, Москва, l_viskova@mail.ru

Первая существенная радиация морских мшанок после пермско-триасового кризиса началась в среднеюрских морях Западной Европы (Gregory, 1896, 1899; Walter, 1969; Taylor, Ernst, 2008 и др.). В среднеюрскую эпоху Средиземноморская и Западно-Европейская провинции характеризовались местными и общими видами мшанок. Смешение тетических и бореальных элементов мшанковой фауны и ее обновление в морях Западной Европы произошло в байоском и батском веках (Walter, 1969; Taylor, Ernst, 2008).

Проведенными исследованиями (Rouillier, 1847; Trautschold, 1861; Герасимов, 1955; Завьялов, 1998; Вискова, 2006-2011; в печати), показано, что эта радиация мшанок продолжилась в морях Восточно-Европейской платформы (ВЕП) во время обширной келловейской трансгрессии (Шевырев, 1979), в результате которой возникли мелководные обстановки с обилием глинистых и твердых субстратов, удобных для их колонизации различными обрастателями. Личинки смешанной западноевропейской мшанковой фауны переносились теплыми течениями в бассейны Восточной Европы. Одни приспособлялись к новым местам обитания, адаптация других к новым условиям сопровождалась их диверсификацией, особенно в среднем келловее. К настоящему времени выявлены 53 вида 31 рода мшанок, существовавших в средне- и позднеюрских морях на территориях Москвы, Московской, Брянской, Костромской, Нижегородской, Рязанской, Самарской и Саратовской областей (сборы А.С. Алексеева, П.А. Герасимова, А.В. Гужова, В.Р. Ляпина, В.В. Митта, С.Б. Сельцера, А.В. Ступаченко, А.Г. Школина). Они распределяются таким образом: в раннем бате – 1 вид-эндемик, в среднем келловее – 42 вида (10 – вселенцы, 25 – эндемики и 7 идентифицированы до рода), в позднем келловее – 1 вид-вселенец и 1 вид-эндемик, в раннем оксфорде – 2 вида-вселенца и 1 вид-эндемик, в среднем оксфорде – 1 вид-эндемик, в средневожском веке – 2 вида-вселенца и 2 вида-эндемика. Четыре вида, лишённые известкового скелета, относятся к сверлящим мшанкам класса *Eurystomata*, 49 видов принадлежат к трем отрядам класса *Stenolaemata*, согласно принятой автором системе (Вискова, 1992). Это мшанки отряда *Tubuliporida*, несколько родов которого известны с палеозоя, отряда *Ceriporida*, появившегося в триасе, очевидно, от завершившего в нем свое развитие палеозойского отряда *Trepotomida*, и отряда *Melicerititida*, возникшего в средней юре, воз-

можно, от Tubuliporida. В качестве подотрядов эти отряды ранее включались в состав отряда Cyclostomata. Подчеркнем, что в средней юре Stenolaemata оставались единственными мшанками с известковым скелетом. В настоящее время в мире зарегистрировано около 150 юрских (в основном европейских среднеюрских) видов мшанок (Taylor, Ernst, 2008).

Среднекелловейские мшанки ВЕП характеризуются более разнообразной колониальной морфологией, что связано с их диверсификацией при освоении новых экологических ниш. Функциональный полиморфизм зооидов у западноевропейских мшанок, среди которых преобладают байоские и батские, выражен очень слабо, отмечаются только гонозоиды и кенозоиды (Walter, 1969; Jablonski et al., 1997 и др.). У мшанок среднего келловея ВЕП к этим гетерозооидам добавились: в отряде Tubuliporida – циркулярные рептозоиды и ризоиды (*Stoporatoma gerasimovi* Viskova, 2006), нанозоиды (*Diplosolen pravus* Viskova, 2007 и *Microeciella kuklinskii* Zaton et Taylor, 2009); в отряде Cerioporida – вакуоли (*Siphodictyum prymarium* Viskova, 2007), альвеолы однослойные (*Disporella mosquensis* Gerasimov, 1955) и многослойные (*Spirodella radiolobata* Viskova, 2008), поверхностные лакунны (*Cellulipora retshitsiensis* Viskova, 2007); в отряде Melicerititida – элеозоиды (рострозоиды) с удлинёнными (*Elea lyapini* Viskova, 2011) или короткими (*E. taylori* Viskova, 2011) рострами, и демизоиды (*E. troshkovensis* Viskova, 2011). Эти новые биологически важные морфологические элементы не только увеличили разнообразие мшанок, но и усилили структурную, физиологическую и функциональную интеграцию зооидов. Вариации расположения автозооидов, составляющих основу трофического структурирования колоний, позволяют считать, что в среднем келловее у них полностью сложились и поведенческие реакции автозооидов (индивидуальные, коллективные и комбинированные) при добыче пищевых ресурсов из воды (Шунатова, 2002; Вискова, 2009).

Разнообразие жизненных форм рассматриваемых мшанок свидетельствует о том, что в среднем келловее ВЕП сформировались основные типы роста колоний – открытый, закрытый и комбинированный. Открытый тип включает все разнообразие инкрустирующих форм с уни- би- олиго- и мультисериальными ветвями или лопастями, однослойными и многослойными, а также прямые вертикально растущие билатеральные и цилиндрические ветви колоний, появившиеся еще в ранней юре (Jablonski et al., 1997). В средней юре прямые колонии испытали дальнейшее развитие. Например, в среднем келловее ВЕП встречаются колонии с утолщенными многослойными ветвями. Их слои нарастания формировались по восходящей (*Ceata kamushkensis* Viskova, 2007) или нисходящей, как у *Terebellaria ramossissima* (Lamouroux, 1821), спирали, либо концентрическим навиванием, как у *Multisparsa lamellosa* (Michelin, 1846). При этом мшанкам *T. ramossissima* было свойственно формировать энантиоморфные ветви, лево- и правозавернутые (Taylor, 1978; Вискова, 2012). В среднем келловее ВЕП впервые появляются инкрустирующие дисковидные колонии выше упомянутых мшанок *D. mosquensis* и *S. radiolobata*, характеризующие закрытый тип роста, а также сложные кубковидные колонии *C. retshitsiensis*, относящиеся к комбинированному типу роста. С формой колонии связаны эффективность их орошения токами воды, несущими пищевые ресурсы, занимаемая ими площадь субстрата, защита от заиливания, обрастания и т.п. Как и вариации в расположении автозооидов и гетерозооидов в самой колонии, разнообразные жизненные формы имели не только огромное адаптивное значение, но и играли важную роль в процессах диверсификации юрских мшанок.

Итак, в средней и поздней юре ВЕП эндемичными оказались 31 вид и три среднекелловейских рода – *Stoporatoma* Viskova 2006, *Spirodella* Viskova, 2008 и gen. et sp. nov. из семейства Oncousoeciidae (Вискова, в печати). Особый интерес представляют среднекелловейские виды, принадлежащие родам *Diplosolen* Canu 1018, *Disporella* Grey, 1848, *Ceata* Strand, 1928, *Cellulipora* d'Orbigny, 1849, *Elea* d'Orbigny, 1853 и *Siphodictyum* Lonsdale, 1849 с разными типами гетерозооидов. Раньше эти роды не были известны из отложений древнее раннего мела. Более того, находки в среднем келловее трех видов рода *Elea* свидетельствуют о становлении отряда Melicerititida в средней юре, а не в раннем мелу, как считалось ранее.

Следует подчеркнуть, что большинство морфологических новаций появились у *Stenolaemata* одновременно в течение среднего келловоя (протяженностью около 1 млн лет), что изменило существовавшее представление о том, что у мшанок этого класса новации возникали равномерно на протяжении 100 млн лет (Jablonski et al., 1997, с. 513) – с позднего триаса до середины мела.

Исследования проведены при поддержке РФФИ, грант № 13-05-004-59.

РАДИОЛЯРИИ ИЗ ВОЛЖСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ

В.С. Вишневская

ГИН РАН, Москва, *valentina.vishnaa@mail.ru*

В волжских отложениях России радиолярии распространены широко: от Баренцево-морского бассейна на западе (Льюров, Вишневская, 2000; Vishnevskaya, Kozlova, 2012) до полуострова Нордвик на севере (Брагин, 2011) и бассейна р. Анной на северо-востоке (Вишневская, Филатова, 2012), а также в Среднем Поволжье (Вишневская, Барабошкин, 2001) и Западной Сибири (Козлова, 1983, 1984; Амон, 2011).

Еще Г.Э. Козлова (1983), выделяя средневожжский, средне-верхневожжский и верхневожжский радиоляриевые комплексы Западной Сибири, которые были использованы в стратиграфической схеме верхней юры Западной Сибири (Решение..., 2004), обратила внимание на присутствие в них многочисленных парвицингулид. Г.Э. Козлова первой показала присутствие тихоокеанских видов радиолярий в волжских ассоциациях Западной Сибири (Брадучан и др., 1984) и Тимано-Печерской области (Козлова, 1994) – это *Parvicingula khabakovi* (Zhamoida).

Э.О. Амон (2011), пересмотрев комплексы Г.Э. Козловой, отметил в них присутствие представителей высокоширотного семейства эхинокампин, описанного из волжских отложений п-ва Нордвик, которые были встречены в ассоциации с парвицингулидами: *Parvicingula khabakovi* (Zhamoida), *Praeparvicingula rotunda* Hull, *P. cf. sencilla* Hull (Брагин, 2011).

Детальное исследование волжских радиоляриевых ассоциаций из баженовской свиты Западной Сибири (Вишневская, 2013; Панченко и др., 2013) позволило не только установить присутствие многочисленных тихоокеанских видов, среди которых *Parvicingula blowi* Pessagno, *P. jonesi* Pessagno, *P. excelsa* Pessagno et Blome, *P. blomei* Yang, *P. khabakovi* (Zhamoida), *Praeparvicingula holdsworthi* (Yang), *P. aff. sencilla* Hull, но и проследить филогенетическую последовательность ряда видов и выделить четыре биогоризонта с радиоляриями *Parvicingula blowi* → *P. jonesi* → *P. haeckeli* → *P. khabakovi* снизу вверх по разрезу в пределах волжских отложений. В средневожжском комплексе из баженовской свиты Западной Сибири отмечено максимальное (Вишневская, 2013) число камер (до 15-20) у представителей рода *Parvicingula* из комплекса *Parvicingula jonesi*, что ранее было известно только у представителей рода *Parvicingula* из синхронных отложений тихоокеанской провинции (Вишневская, Филатова, 2012).

Многие из перечисленных тихоокеанских видов радиолярий являются маркирующими видами средне-поздневожжского комплекса радиолярий бассейна р. Пеша Баренцево-морского региона (Рис.), причем число камер у волжских радиолярий Восточно-Европейской области не менее 10. *Parvicingula blowi*, *P. jonesi* – зональные индекс-виды Среднего Поволжья (Vishnevskaya, Kozlova, 2012). Только род *Spinicingula* (Рис.) до настоящего времени остается северо-атлантическим эндемиком.

Таким образом, волжские радиолярии России, благодаря присутствию тихоокеанских видов, могут быть использованы как при расчленении и корреляции разрезов России, так и для целей межрегиональной корреляции.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 12-05-00690.

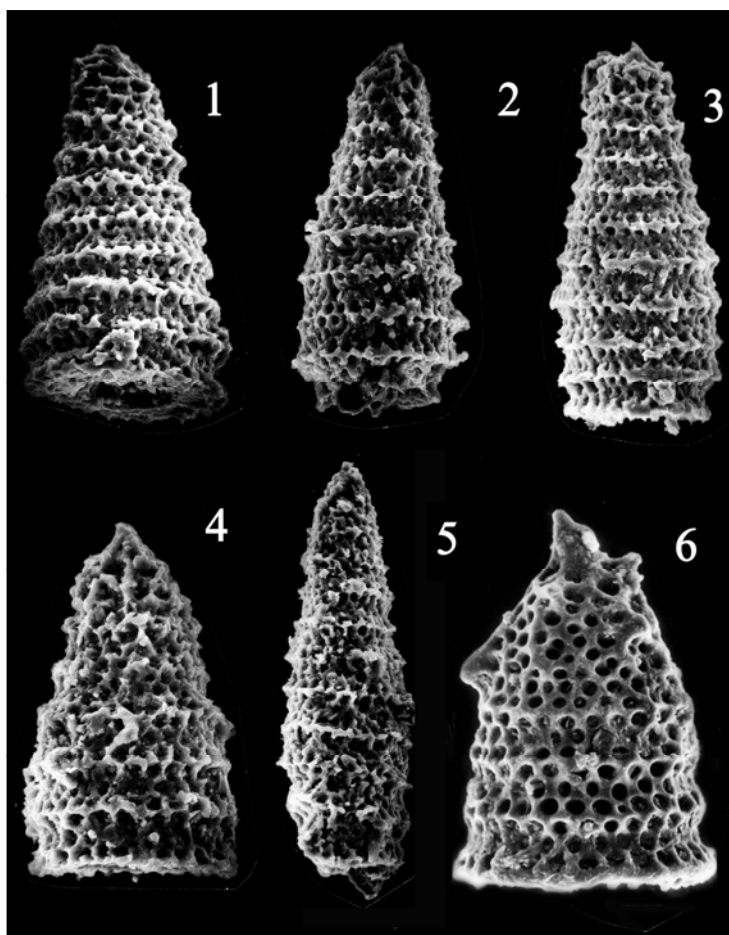


Рис. Радиоларии из волжского комплекса бассейна р. Пеша (фиг. 1-5) и Нарьян-Мар (фиг. 6) Баренцевоморского региона.
 1 – *Praeparvicingula* aff. *sencilla* Hull; 2, 3 – *Parvicingula* cf. *jonesi* Pessagno;
 4 – *Praeparvicingula* *holdsworthi* (Yang); 5 – *Parvicingula* cf. *obstinata* Hull;
 6 – *Spinicingula* *ceratina* Kozlova et Vishnevskaya.

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ФОРАМИНИФЕР ОТРЯДА ENDOTHYRIDA И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ В ПОДМОСКОВНОМ МОРСКОМ БАССЕЙНЕ В ПОЗДНЕВИЗЕЙСКО–СЕРПУХОВСКОЕ ВРЕМЯ (РАННИЙ КАРБОН)

Н.Б. Гибшман¹, А.С. Алексеев^{1,2}

¹ПИН РАН, ²МГУ, Москва, nilyufer@bk.ru

Проанализирована динамика диверсификации (Дв) фораминифер отряда Endothyrida Fursenko, 1958, широко распространенного в раннем карбоне (Раузер-Черноусова, 1948; Рейтлингер, 1958, 1964, 1973, 1977, 1980; Справочник..., 1996). Эти фораминиферы обладали весьма сложным строением раковины и чутко реагировали на изменения условий среды обитания, поэтому могут служить хорошими экологическими маркерами.

Дв рассмотрена с учетом литологических особенностей визейско-серпуховских известняков и палеогеографии бассейна (Швецов, 1935, 1954; Бирина, 1953; Осипова, Бельская, 1962-1983; Осипова и др., 1972), изменений относительного уровня моря (Alekseev et al., 2004), смены микрофаций и обстановок осадконакопления (Кабанов, 2003; Гибшман, 2003; Кабанов и др., 2013). В качестве исходного материала послужили литературные данные (Раузер-Черноусова, 1948; Рейтлингер, 1958, 1964, 1973, 1977, 1980; Фомина, 1960, 1962, 1969, 1977; Махлина, Жулитова, 1984; Махлина и др., 1993) и результаты собствен-

ных исследований авторов (Гибшман, 2003; Gibshman et al, 2009; Гибшман и др., 2011; Алексеев и др., 2013; Гибшман, Алексеев, 2013). Длительность горизонтов принята в соответствии с моделью, аргументированной в DCP-2003 (Menning et al., 2006) (Табл.).

Тульское время (3,5 млн лет). Комплекс эндотирид однообразен, но численность этих фораминифер была весьма высокой. Они появились в бассейне в конце тульского времени, хотя и не повсеместно, когда континентальные условия бобриковского и ранне-тульского времени сменились морскими. Их раковины составляют ~ 3% биокластов в известняках. Не вполне благоприятные условия для существования эндотирид были связаны с интенсивным поступлением в бассейн седиментации терригенного материала и только периодическим установлением нормально-морского режима. Морской режим привел к быстрому росту разнообразия эндотирид (10 родов, 17 видов).

Алексинское время (2,5 млн лет). Разнообразие эндотирид по сравнению с поздне-тульским временем возросло в два раза (15 родов, 33 вида) за счет быстрого появления многих новых таксонов, хотя в это время и продолжали существовать все тульские формы за исключением одного вида – *Cribrospira rara*. Новые роды и виды обладали яркими морфологическими признаками: крупные размеры, сложное альвеолярное и многослойное строение их стенки, ситовидный устьевой аппарат. Массовые скопления их раковин (10-15% биокластов в карбонатных породах) локально приводили к появлению эндотироидных микрофаций. Оптимальные экологические условия определялись увеличением глубины бассейна, нарастанием трансгрессии и широкими связями с другими морскими акваториями, что обусловило расцвет эндотироидных фораминифер в алексинское время.

Михайловское время (2,0 млн лет). Ассоциация эндотирид (14 родов, 32 вида) незначительно отличается от алексинской: исчезли 7 видов, появились 4 новых, и два рода вымерли. Роль раковин эндотирид в структуре известняков снижается до ~ 5-7%. Стабилизация разнообразия и падение скорости Дв происходило на фоне дальнейшего повышения уровня моря и сохранения широких связей с другими бассейнами. Однако углубление бассейна могло оказать определенное влияние на эволюцию эндотирид, поскольку в это время возникла *Janishewskina typica* – форма со сложным устьевым аппаратом (межсептальные, базальные устья и устьевой щит). Можно осторожно предположить, что эти признаки свидетельствуют в пользу планктонного образа жизни данного вида.

Веневское время (6,0 млн лет). Ассоциация веневских эндотирид по сравнению с михайловской значительно обеднела (12 родов, 20 видов), сохранились только формы, толерантные к большим глубинам и более низкой (?) температуре водной среды. Заметное падение суммарного разнообразия эндотирид для наиболее продолжительного отрезка времени (веневский интервал был в два-три раза длиннее других, хотя это требует проверки) является их реакцией на некоторое похолодание и дальнейшее углубление Подмосквового бассейна.

Серпуховский век. Тарусское время (0,75 млн лет). Ассоциация тарусских эндотирид (9 родов, 19 видов) унаследовала около половины поздневизейских видов, но кроме того, появились 2 новых рода и 9 новых видов. Оба новых рода (*Planoendothyra* и *Rectoendothyra*) отличаются от поздневизейских принципиально иной морфологией скелета (плоскостиральное навивание раковины, небольшие размеры, тонкая стенка раковины). Появившийся вид *Janishewskina delicata* в отличие от визейского предка *J. typica* имеет существенно иное строение межсептального устьевого аппарата. С учетом кратковременности этого интервала можно говорить о значительном ускорении Дв.

Стешевское время (1,75 млн лет). В стешевское время разнообразие эндотирид резко сократилось до 3 родов и 4 видов, появился только один новый вид. Очевидно, это было связано, скорее всего, с привнесом в бассейн обильного терригенного материала обширной речной системой с юго-запада, с развитием мягких грунтов и с недостатком кислорода и заморными условиями.

Виды / Региональные горизонты	V3t	V3al	V3mh	V3vn	S tr	S st	S pr
<i>Haplophragmella tetraloculi</i>	+	+					
<i>Lituotubella glomospiroides</i>	+	+	+	+	+		
<i>Endothyranopsis compressa</i>	+	+	+	+			+
<i>Eogloboendothyra parva</i>	+	+					
<i>Globoendothyra globula</i>	+	+	+	+	+		+
<i>Priscella prisca</i>	+	+	+	+	+		
<i>Endothyra similis</i>	+	+	+	+	+		+
<i>Plectogyranopsis convexa</i>	+	+					
<i>Omphalotis</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Omphalotis exilis</i>	+	+	+				
<i>Cribrospira mira</i>	+	+		+			
<i>Cribrospira panderi</i>	+	+	+	+	+		
<i>Cribrospira mikhailovi</i>	+	+	+				
<i>Cribrospira rara</i>	+		+				
<i>Omphalotis minima</i>	+	+	+				
<i>Endothyra devexa</i>	+	+	+				
<i>Endothyra obsoleta</i>		+	+				
<i>Spinothyra pauciseptata</i>		+	+	+	+		
<i>Mikhailovella gracilis</i>		+	+	+			
<i>Omphalotis explicata</i>		+					
<i>Omphalotis omphalotis</i>		+	+	+			
<i>Omphalotis samarica</i>		+	+				
<i>Mirifica mirifica</i>		+	+				
<i>Omphalotis frequentata</i>		+	+	+	+		
<i>Omphalotis tatianae</i>		+	+				
<i>Omphalotis tantilla</i>		+	+				
<i>Omphalotis wjasmensis</i>		+					
<i>Omphalotis infrequentis</i>		+	+	+			
<i>Omphalotis chariessa</i>		+	+	+			
<i>Lituotubella magna</i>		+	+				
<i>Endothyranopsis crassa</i>		+	+	+	+		+
<i>Janischewskina minuscularia</i>		+					
<i>Bradyina rotula</i>		+	+	+	+		
<i>Endothyranopsis sphaerica</i>			+	+	+	+	
<i>Plectogyranopsis regularis</i>			+	+			
<i>Endothyra bowmani</i>			+	+			
<i>Pojarkovella nibelis</i>			+				
<i>Janishewskina typica</i>			+	+	+		
<i>Planoendothyra</i> sp.					+	+	
<i>Planoendothyra aljutovica</i>					+	+	+
<i>Endothyranopsis plana</i>					+		+
<i>Planoendothyra spirilliniformis</i>					+		+
<i>Endothyra phrissa</i>					+		
<i>Janishewskina delicata</i>					+		+
<i>Planoendothyra minuta</i>					+		+
<i>Planoendothyra irinae</i>					+		+
<i>Rectoendothyra</i> sp.					+		
<i>Rectoendothyra latiformis</i>						+	+
<i>Endothyranopsis umbonata</i>							+
<i>Bradyina cribr stomata</i>							+

Таблица. Диверсификация фораминифер отряда Endothyrida Fursenko, 1958 (part) визейско-серпуховского Подмосковного бассейна.

Протвинское время (1,75 млн лет). Ассоциация протвинских эндотирид отличалась от таковой стешевского времени значительно более высоким разнообразием (8 родов, 14 видов). На этом коротком отрезке появились два новых вида. Восстановление разнообразия связано со сменой преимущественно терригенного осадконакопления на вновь почти чисто карбонатное, и появлением благоприятных условий для существования этих фораминифер.

Таким образом, темпы Дв и разнообразие эндотирид менялись синхронно с основными экологическими событиями, которые происходили в Подмосковном поздневизейско-серпуховском бассейне (тульское–протвинское время).

Работа выполнена в лаборатории протистологии ПИН РАН по программе фундаментальных научных исследований №233-р, пункт 44. Биологическое разнообразие.

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ МОРСКОЙ ДИАТОМОВОЙ ФЛОРЫ В ДЕТАЛИЗАЦИИ ЗОНАЛЬНОЙ ШКАЛЫ НЕОГЕНА СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

А.Ю. Гладенков

ГИН РАН, Москва, agladenkov@ilran.ru

Начиная с неогена, морские диатомовые водоросли получили широкое развитие в Мировом океане и стали преобладать в фитопланктоне высоких–средних широт. Высокая разрешающая способность диатомей при стратиграфических построениях, наряду с широким распространением их остатков в осадочных отложениях, позволяет с успехом использовать эту группу для детального расчленения толщ верхнего кайнозоя и обоснованных корреляций разрезов. В частности, это относится к Северотихоокеанскому региону, где остатки карбонатного планктона в разрезах неогена редки.

Наиболее значительные результаты, которые дали возможность подойти к разработке зональных шкал неогена по диатомеям, были достигнуты при изучении разрезов океанического дна. Такие данные были получены по материалам глубоководного бурения, стартовавшего во второй половине 60-х годов прошлого столетия. Обработка разрезов глубоководных скважин позволила проследить в относительно полных разрезах пелагических фаций последовательную смену разновозрастных комплексов диатомей в различных регионах, что явилось основой для расчленения вмещающих отложений на зональной основе. Выделение границ зон базировалось на выявлении стратиграфически важных видов (в том числе описанных впервые), для которых определялись возрастные пределы их распространения в разрезах. В результате были созданы первые варианты океанических зональных шкал неогена–квартера по диатомеям для низких широт, южных и северных высоких–средних широт. Появление новых материалов и данных позволило к настоящему времени значительно усовершенствовать и детализировать шкалы, и этот процесс продолжается. В этом отношении диверсификация диатомовой флоры, прослеживаемая в неогене (в частности, вспышки разнообразия в пределах отдельных родов), предоставляет ценную информацию, в которой заложен большой потенциал для дальнейшей детализации зональных шкал.

Диверсификация морской неогеновой диатомовой флоры связана, прежде всего, с бурным развитием и видовым разнообразием планктонных представителей рода центрических диатомей *Thalassiosira* (иногда диатомологи называют неоген «талассиозировой эпохой»), а также появлением и быстрой эволюцией таких родов пеннатных шовных диатомей как *Nitzschia*, *Crucidenticula*, *Denticulopsis* и *Neodenticula*. Детальное изучение морфологии кремнистого панциря позволяет выявлять в составе этих родов десятки видов, ряд из которых имеет устойчивые пределы стратиграфического распространения. Уровни появления или исчезновения таких форм (часто имеющих узкий возрастной диапазон существования) используются в качестве обоснования границ неогеновых зон по диатомеям в шкалах, ко-

торые разработаны для различных регионов. Наглядным примером служит зональная шкала неогена Северной Пацифики – региона, который является основным объектом исследований автора. В настоящее время эта шкала включает более 15 зон, и для границ большей их части использованы интервалы распространения представителей родов *Crucidenticula*, *Denticulopsis* и *Neodenticula*, возникших в результате эволюции на разных уровнях неогена от различных видов рода *Nitzschia* (Yanagisawa, Akiba, 1990). Входящие в состав этих родов виды являются типичными элементами морского планктона, большинство из которых характерны для разрезов осадочного неогена всей Северотихоокеанской области. Быстро эволюционировавшие роды *Crucidenticula* и *Denticulopsis* относятся к вымершим. Род *Crucidenticula*, который появился в раннем миоцене и исчез в конце среднего миоцена, включает 6 видов, возникших на протяжении около 2,5 млн лет. Период существования рода *Denticulopsis* (возник вблизи границы между ранним и средним миоценом и вымер в середине позднего миоцена, к уровню около 8,5 млн лет назад) длился около 8 млн лет. За это время в его составе появилось, по крайней мере, 10 видов (по мнению некоторых исследователей 17 видов), не считая разновидностей. Род *Neodenticula*, появившийся в конце позднего миоцена (7,4 млн лет назад), включает 3 вида, один из которых (*N. seminae*) типичен для состава современных планктонных ассоциаций. При изучении этих родов удалось проследить закономерности последовательной смены выявленных стратиграфически важных форм. Для ряда представителей упомянутых родов, широко развитых в регионе, установлена устойчивость пределов их стратиграфического распространения в разрезах. Именно уровни появления или исчезновения (датированные уровни) видов, для которых получены необходимые доказательства их изохронности в пределах региона, используются в качестве маркеров границ подразделений океанической зональной шкалы (Barron, Gladenkov, 1995).

Биоразнообразие, связанное с быстрой эволюцией нескольких родов диатомей в неогене, дает также возможность устанавливать внутри зон дополнительные датированные уровни, некоторые из которых в дальнейшем могут служить в качестве границ более мелких зональных подразделений. «Наполняя» зоны в определенной последовательности, такие уровни играют роль важных биостратиграфических маркеров при анализе диатомовых ассоциаций и оценке их возраста на инфразональной основе. Например, в качестве инфразональных единиц шкал по диатомеям могут выделяться подзоны, которые представляют смыкаемую последовательность (из двух и более) внутри зоны. После апробации возможности их прослеживаемости и использования при корреляциях в пределах региона некоторые из таких подразделений могут получать впоследствии статус зон. В других случаях, комплекс подзоны может не прослеживаться достаточно широко, то есть изменяться в пространстве, что может быть обусловлено зависимостью от условий фациальных условий и проч. При этом он характеризует внутризональное подразделение, которое используется на относительно ограниченном пространстве внутри региона, в котором его удастся трассировать. Подобные подразделения можно относить к реперам, которые позволяют проверять или уточнять те или иные корреляции. Такие реперы очень важны при изучении разрезов относительно мелководных морских толщ. Представленные в них отложения содержат диатомовую флору, в составе которой обычно преобладают формы, характерные для неглубоководных зон, в том числе неритические виды, некоторые из которых в глубоководных осадках не встречаются. По этой причине, часто достаточно трудно сопоставлять ассоциации, формировавшиеся в разных частях окраинных бассейнов и открытого океана, так как они имеют разный таксономический состав. Поэтому в ряде случаев требуется выделение местных или локальных стратиграфических подразделений, охарактеризованных в основном мелководными диатомовыми ассоциациями. В этом отношении большое значение имеет выявление и прослеживание узких стратиграфических интервалов, к которым приурочены появившиеся на различных уровнях разнообразные представители рода *Thalassiosira*. Особенно широкое развитие в неритическом планктоне они получили с

позднего миоцена. Отдельные виды этого рода приурочены к определенным фациям или развиты в пределах ограниченных областей, для которых служат ценными биостратиграфическими реперами.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 13-05-00115 и Программы № 28 фундаментальных исследований Президиума РАН.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ СЕВЕРОТИХООКЕАНСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ В КАЙНОЗОЕ (ЭТАПЫ И ТРЕНДЫ РАЗВИТИЯ, ДИВЕРСИФИКАЦИЯ БИОТ)

Ю.Б. Гладенков

ГИН РАН, Москва, gladenkov@ginras.ru

Замечательный российский ученый, палеонтолог и геолог Б.С. Соколов, развивая идеи В.И. Вернадского о биосфере, более 30 лет назад отметил: «Эволюционный процесс при всей его непостижимой длительности можно представить как эволюцию экосистем» (Соколов, 1980). К сожалению, многие особенности развития экосистем прошлого пока остаются далеко не понятными. Вот почему изучение «былых» экосистем (ЭС) становится насущной задачей. Без ее решения трудно рассчитывать на расшифровку биосферных процессов.

Исследования, проведенные в последние десятилетия в Северной Пацифике (СП) и в районах ее обрамления и сопровождавшиеся детальным изучением различных палеонтологических групп, позволили выявить ряд особенностей эволюции этой крупной морской ЭС в кайнозое. Среди этих особенностей можно отметить несколько основных:

1. СП существовала долгое время, в течение палеогена и миоцена, т.е. около 60 млн лет, как полузамкнутая система (типа гигантского океанического залива, ограниченного с севера, запада и востока сушей). Открытие системы на север произошло только около 5,3-5,4 млн лет назад, когда возник Берингов пролив (А. Гладенков, Ю. Гладенков, 2004).

2. В течение палеоцена и эоцена в этой ЭС господствовал паратропический климат, что способствовало повсеместному развитию тепловодных сообществ, как бентосных, так и планктонных. Это время характеризовалось слабо дифференцированной и во многом сходной биотой разных частей экосистемы. При этом многие таксоны СП были сходны с таковыми Североатлантической области (СА), связь между которыми обеспечивалась через океан Тетис.

3. В олигоцене произошло глобальное похолодание, которое привело к возникновению психросферы и постепенному (в интервале не менее 10 млн лет) формированию в СП и СА биотических сообществ бореального типа. Именно в олигоцене в СП возникла четко выраженная климатическая зональность и произошла широкая дифференциация биоты, сопровождаемая диверсификацией североазиатских и североамериканских сообществ.

4. Перестройка этих экосистем, сопровождавшаяся в олигоцене закрытием Тетиса и ликвидацией транстетических связей, привела к определенной изоляции бореальных биот Северной Пацифики от бореальных ассоциаций Северной Атлантики. Это определило последующую эволюцию североатлантической и северотихоокеанской экосистем как достаточно изолированных, с самостоятельным «параллельным» развитием, что отразилось, в частности, в становлении шельфовых сообществ, которые на видовом уровне заметно отличались друг от друга. С открытием в конце миоцена Берингова пролива были установлены связи СП и СА через Арктический бассейн и возник обмен между биотическими сообществами упомянутых экосистем, который реализовывался через встречные миграции биот (Гладенков, 1978).

Приведенный пример показывает, как важно при анализе экосистем специальное внимание уделять дешифровке особенностей развития биотических сообществ, а не только отдельных таксонов. Этим создается база для выявления специфики эволюции разных экосистем (глобальной, региональных и провинциальных), а также этапности и направленно-

сти их развития, зависимости от влияния внешних и внутренних факторов и др. Только при таком подходе мы сможем приблизиться к пониманию особенностей исторического развития Геомериды и Биосферы, о чем в последние годы не устал повторять Б.С. Соколов.

В 2013 г. по освещенным выше проблемам было подготовлено несколько публикаций, в том числе монография Ю.Б. Гладенкова, В.Н. Синельниковой, В.Н. Беньямовского и Н.А. Фрегатовой «Стратиграфия морского палеоцена и нижнего эоцена Западной Камчатки (палеонтологическая характеристика, палеогеографические обстановки)» (М.: Геокарт, ГЕОС, 2013, 160 с.).

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 13-05-00115 и Программы № 28 фундаментальных исследований Президиума РАН.

РАЗВИТИЕ ПЛАТФОРМЕННЫХ КОНОДОНТОВ В ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНОМ МОСКОВСКОМ БАССЕЙНЕ И ПРОБЛЕМЫ ЯРУСНЫХ ГРАНИЦ

Н.В. Горева¹, А.С. Алексеев^{2,3}

¹ГИН РАН, Москва; ²ПИН РАН, Москва; ³МГУ, Москва; goreva@ginras.ru

Изучение конодонтов московского, касимовского и гжельского ярусов Восточно-Европейской платформы позволило проследить основные черты изменений морфологии платформенных элементов мультиэлементных аппаратов и выявить главные тенденции их развития на протяжении пенсильвания (позднего карбона) (Барсков, Горева, 1982; Горева, 2010, 2012; Сунгатуллина, 2009, 2012). В отложениях этого возраста на изученной территории основную роль играют представители родов *Declinognathodus*, *Idiognathoides* (только в нижней части московского яруса), *Neognathodus*, *Idiognathodus*, *Streptognathodus* и *Swadelina*. Виды родов *Hindeodus*, *Adetognathus* и *Diplognathodus* встречаются спорадически. Ни один новый род не возник в течение рассматриваемого интервала, а их Ра-элементы представляют собой морфологические типы, возникшие значительно раньше, еще в башкирское время.

Почти все виды верейского времени относятся к родам *Declinognathodus* и *Idiognathoides*, типичным для башкирского века. Комплекс конодонтов каширского времени характеризовался существенно иным морфологическим обликом, а в таксономическом отношении резко отличался от верейского. В это время исчезли доминировавшие в верейском комплексе виды родов *Declinognathodus* и *Idiognathoides*, хотя терминальные представители последнего ненадолго пережили этот рубеж. Характерными таксонами становятся виды родов *Neognathodus*, *Idiognathodus* и *Swadelina*. С начала каширского времени в развитии рода *Neognathodus* выделяются несколько линий, ведущих начало от верейского вида *N. atokaensis*. Морфологические изменения, связанные с редукцией наружного парапета Ра-элемента, происходили в двух ветвях: *N. bothrops*–*N. medatultimus*–*N. medexultimus*–*N. roundyi*–*N. dilatatus* и линии, ведущей свое начало от *N. colombiensis*. Последовательная смена видов первой ветви легла в основу детального зонального расчленения московского яруса (Горева, 1984; Махлина и др., 2001). Другой ветвью, отделившейся от первой филогенетической линии в начале каширского века, является группа *N. tsnensis*–*N. kasiriensis*. Представители этой ветви существовали только в каширское время и характеризовались сближением наружного парапета с осевым гребнем за счет изгиба последнего. Остается неясным положение вида *N. nataliae*, известного из верхней части верейского и низов каширского горизонта, и происхождение вида *N. inaequalis* из верхней половины подольского и мячковского горизонта. Род *Neognathodus* завершил свою эволюцию в конце московского века (в традиционном понимании), что произошло несколько раньше, чем в бассейне Мидконтинента Северной Америки (Heckel et al., 1999).

Род *Idiognathodus* возник в середине башкирского века и был весьма разнообразен в бассейнах московского времени, когда его виды составляли основной фон конодонтовых

комплексов. Некоторое снижение видового разнообразия имело место в касимовском веке, и род закончил существование к середине гжельского века. Для этого рода намечены основные эволюционные тенденции, заключающиеся в формировании, по крайней мере, трех эволюционных ветвей, объединяющих виды со сходной морфологией Ра-элементов. Первая ветвь объединяет формы с широкой и короткой платформой – это *I. volgensis* и *I. robustus* в московское время, а также *I. arendti* и *I. fischeri* в касимовское. Ко второй ветви (*I. aljutovensis*–*I. praeobliquus*–*I. obliquus*–*I. podolskensis*) принадлежат виды, имеющие вытянутую ланцетовидную платформу. Древнейший вид этой ветви, *I. aljutovensis*, появившийся в верейское время, вероятно, ведет свое происхождение от башкирского *I. sinuosis*. Комплекс каширских идиогаподид резко отличается от верейского. Основу характерного облика конодонтов каширского горизонта определяют наиболее часто встречающиеся виды *I. praeobliquus* и *I. obliquus*. Тенденция к расширению и уплощению верхней стороны платформы в ее задней части, сопровождавшаяся перемещением дополнительных лопастей вперед и уменьшением их орнаментации, привела к обособлению в начале подольского времени вида *I. podolskensis*. В конце подольского века, по-видимому, происходили весьма существенные морфологические изменения в пределах рода *Idiognathodus*. В это время появляется новая эволюционная линия, связанная своим возникновением с древним персистентным видом *I. delicatus* и доминировавшая в касимовском веке: *I. trigonolobatus* → *I. turbatus* → *I. mestcherensis*. Во второй половине касимовского века, с начала дорогомилловского времени, по-видимому, от этого ствола обособляется новая ветвь развития *I. toretzianus* → *I. lobulatus* → *I. tersus*, Ра-элементы которой характеризуются постепенной редукцией дополнительных лопастей. В начале гжельского века (в понимании Heckel et al., 2009) произошла резкая диверсификация с появлением большого числа (до 10) морфологически близких видов, объединенных в группу *I. simulator* (*I. simulator*, *I. luganicus*, *I. kalitvensis*, *I. auritus* и др.). Все эти виды характеризуются асимметричным положением неглубокой срединной борозды и различаются степенью развитости и количеством дополнительных боковых лопастей.

Башкирские, московские и частично касимовские виды с Ра-элементами, снабженными глубоким осевым желобом и длинным осевым гребнем, не могут относиться к роду *Streptognathodus*, и их систематическое положение должно быть пересмотрено, возможно, с выделением одного или большего числа новых родов.

Представители рода *Swadelina* в разрезах Восточно-Европейской платформы появляются в середине каширского горизонта (*Sw. dissecta* и *Sw. conncina*). Их Ра-элементы характеризуются глубоким осевым желобом и коротким осевым гребнем. Пока их трудно связать с более древними видами. Неясно, можно ли отнести к этому роду вид «*Streptognathodus*» *transitivus*, встречающийся в верхней части верейского горизонта. В свою очередь, от *Sw. dissecta* может быть прослежена отчетливая эволюционная линия (но, в основном, за пределами Московского бассейна), ведущая к кревьякинскому виду *Sw. makhlinae*.

Таким образом, наиболее заметные перестройки таксономического состава конодонтового компонента морской биоты были приурочены к рубежу верейского и каширского времени московского века (Goreva, Alekseev, 2013) и началу гжельского века. Прогресс в таксономическом и филогенетическом изучении позднекаменноугольных конодонтов позволяет надежнее обосновать положение ярусных границ и ведет к уточнению зональной шкалы, построенной на поступательном развитии морфологических изменений, характеризующих последовательно возникающие виды.

Работы поддержаны РФФИ, проект 12-05-00106.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ АММОНИТОВ БОРЕАЛЬНОГО СЕМЕЙСТВА CARDIOCERATIDAE В СРЕДНЕЙ ЮРЕ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ

Д.Б. Гуляев

Ярославль, dgulyaev@rambler.ru

Семейство аммонитов *Cardioceratidae* просуществовало в морях Северного полушария с раннего байоса до конца кимериджа (Callomon, 1985; Меледина, 1994, 2013 и др.). При этом его представители, как правило, были единственными или доминирующими в комплексах аммонитов бореальных и суббореальных бассейнов.

Семейство чаще всего подразделяется на четыре сменяющих друг друга в процессе эволюции подсемейства: *Arctoceratitinae* (ранний байос–средний бат), *Cadoceratinae* (поздний бат–средний келловей), *Quenstedtoceratinae* (средний–верхний келловей) и *Cardioceratinae* (оксфорд–кимеридж).

Эволюция самых ранних арктоцефалитин (*Cranoccephalites* s. l.) шла довольно медленно. Но на границе фаз Rompеккji и Arcticus позднего байоса происходит быстрое увеличение involутности последнего оборота раковины и редукция скульптуры. К этому же времени приурочено первое дивергентное событие в семействе. В фазу Arcticus среди непосредственных потомков *Cranoccephalites* s.s. наряду с пахиконовыми *Arctoccephalites* появляются сфероконовые *Greencephalites* (Poulton, 1987; Callomon, 1993). Дальнейшая эволюционная судьба их потомков различна.

Медленно эволюционирующие преимущественно по пути увеличения involутности оборотов *Greencephalites* к фазе *Cranoccephaloide* среднего бата приобретают облик широкого кадикона, характерный для *Cadoceras* s. s. (Митта, Альсен, 2013), относящегося уже к подсемейству *Cadoceratinae*. Представители этого рода продолжают по-прежнему медленно эволюционировать, главным образом по пути тахиморфной редукции ребристости и увеличения ее дифференцированности, а так же – увеличения involутности внутренних оборотов. После вымирания в раннем келловее представителей другой ветви кардиоцератид (потомков *Arctoccephalites*), именно потомки *Cadoceras* s. s. дают все последующее разнообразие рассматриваемого семейства.

В свою очередь в филолинии *Arctoccephalites* происходит сравнительно быстрое увеличение высоты оборотов и сужение их вентральной стороны, что к началу фазы Ishmae раннего бата приводит к формированию дискоконовых ранних *Arcticoceras* (Рис.). После этого эволюционная тенденция меняется. В фазу *Cranoccephaloide* среднего бата у поздних *Arcticoceras* наблюдается быстрое уменьшение involутности и высоты оборотов, в результате раковина приобретает форму умеренно эволютного пахикона; кроме того, происходит брадиморфное распространение грубой ребристости на всю конечную жилую камеру. Дальнейшая эволюция в этом направлении приводит к формированию в начале фазы Variabile позднего бата раковины переходной между пахиконом и кадиконом, характерной для подрода *Paracadoceras* (*Catacadoceras*). У его последовательных представителей в течение позднего бата происходит расширение пупковой воронки и уменьшение высоты оборотов, что приводит к формированию умеренно вздутого кадикона; кроме того, наблюдается прогрессивная редукция скульптуры на последнем обороте и увеличение дифференцированности ребер на внутренних оборотах (Гуляев, 2009).

В самом начале келловей представители *Paracadoceras* разделяются на три географически дифференцированные филетические ветви, условно отнесенные ранее к разным подродам: *P.* (*Paracadoceras*), *P.* (*Rossicadoceras* MS) и *P.* (*Opisthocadoceras* MS) (Гуляев, 2011, 2012). Эта сегрегация связана, по-видимому, с начавшейся в конце бата обширной трансгрессией в Северном полушарии, способствовавшей широкому расселению кардиоцератид. При этом *Paracadoceras*, в отличие от *Cadoceras* находившийся в фазе интенсивных эволюционных преобразований, имел большие предпосылки для активной диверсификации. Две основные амфибореально дифференцированные филетические ветви

P. (Paracadoceras) и *P. (Rossicadoceras MS)* эволюционировали параллельно по унаследованной от *P. (Catacadoceras)* тенденции (Рис.).

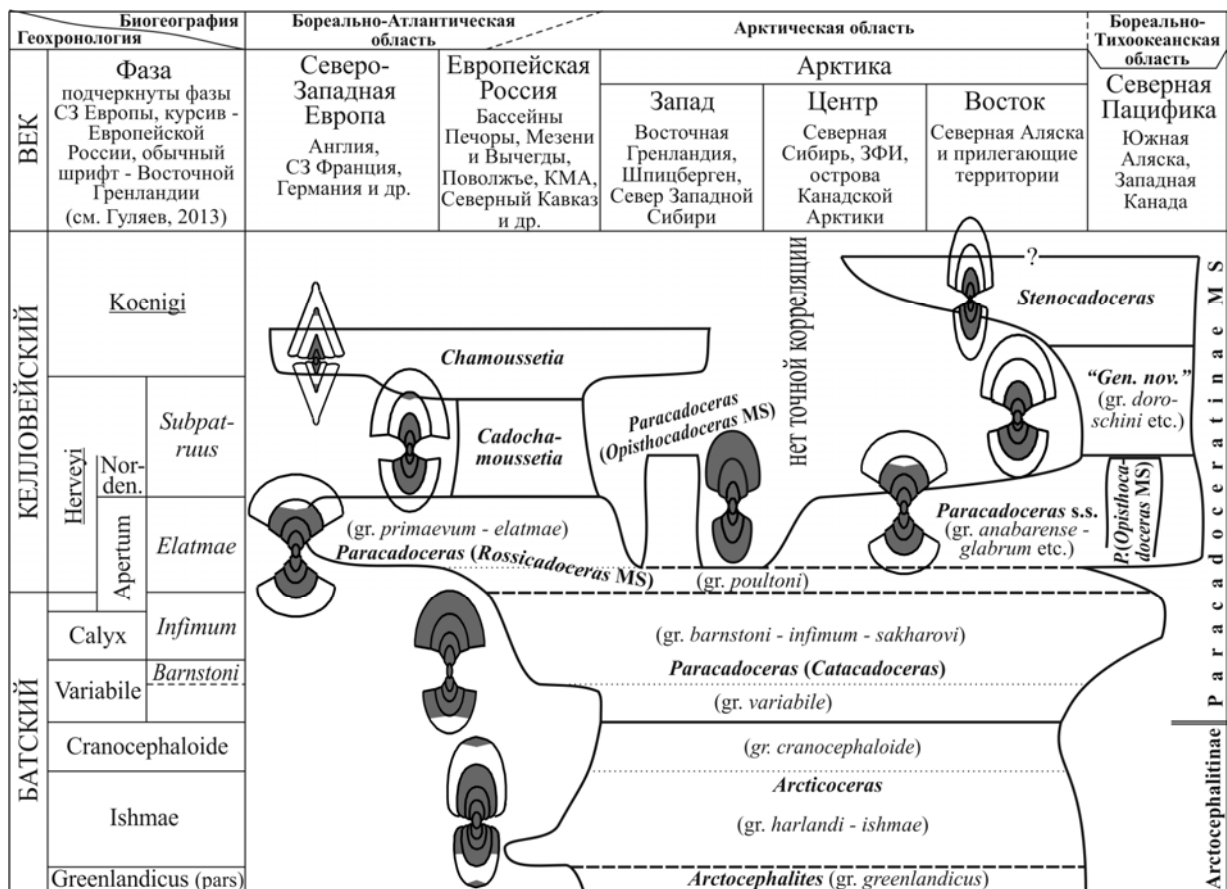


Рис. Эволюционно-биогеографическая схема развития потомков *Arctocephalites s.s.*

На уровне интервалов распространения отдельных таксонов приведены уменьшенные в 6-7 раз схематические сечения взрослых раковин, на которых темной заливкой обозначены обороты, покрытые ребрами. Фазы/зоны приведены в масштабе количества установленных в них гемер/биогоризонтов. Сокращения: Norden. – Nordenskjöldi.

Во второй половине фазы *Herveyi* направление эволюции в каждой из них изменилось, а скорость филогенетических преобразований, видимо, еще более увеличилась. При этом пути этих преобразований оказались так же до известной степени параллельными. Потомки *P. (Paracadoceras)* в итоге трансформировались в инволютно-платиконовые *Stenocadoceras*, а потомки *P. (Rossicadoceras MS)* – в оксиконовые *Chamoussetia*. Оба этих рода, по-прежнему амфибореально дифференцированные, географически были более широко распространены, чем их непосредственные предки, однако вскоре вымерли по инадаптивному сценарию (в терминологии А.П. Расницына, 1986). Представители третьей ветви – *P. (Opisthocadoceras MS)* – были распространены весьма локально. Они достоверно известны лишь в Восточной Гренландии (Callomon, 1985) и Южной Аляске (Inlay, 1953) (Гуляев, 2012). Эволюция этой группы пошла неожиданным путем реверсивной реставрации грубой ребристости на последнем обороте, что неоднократно сбивало с толку исследователей, считавших такие формы архаичными.

Своеобразие эволюционной истории рода *Paracadoceras* и его потомков, составивших короткоживущую, но активно диверсифицирующую боковую инадаптивную ветвь *Cardioceratidae*, дает основания для таксономического обособления ее в особое подсемейство, условно именуемое здесь *Paracadoceratinae subfam. nov. MS*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект 12-05-00380-а.

ПЕРВАЯ НАХОДКА СЛЕДОВ *CRUZIANA* И *RUSOPHYCUS* В ОРДОВИКЕ
ПРИАНАБАРЬЯ И ЕЕ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

А.В. Дронов¹, В.Б. Кушлина²

¹ГИН РАН, Москва; ²ПИН РАН, Москва; dronov@ginras.ru

В ходе полевых исследований ордовикских отложений Северо-Востока Сибирской платформы в опорном разрезе по р. Мойеро (юго-западный склон Анабарского щита), летом 2013 г. в отложениях верхов мойеронской свиты (средний ордовик) были впервые обнаружены многочисленные следы жизнедеятельности *Cruziana d'Orbigny*, 1879 и *Rusophycus* Hall, 1842. Эти следы обычно интерпретируются как следы зарывания трилобитов или каких-то трилобитоподобных членистоногих (Seilacher, 2007). При этом, по этологической классификации А. Зейлахера (1964) следы *Cruziana* относятся к категории *Repichnia*, т.е. следов перемещения, а *Rusophycus* к категории *Cubichnia*, т.е. следов лежания или покоя, хотя и те и другие могли быть оставлены одним и тем же организмом.

Местонахождение расположено на левом берегу р. Мойеро, в 3,5 км выше впадения в нее р. Бугарикта, в устье небольшого ручья. Скальные выходы пород среднего (киренско-кудринский горизонт) и верхнего (чертовской, баксанский и долборский горизонты) ордовика в этом месте известны как «Обнажение № 70», согласно нумерации, разработанной О.И. Никифоровой в 1952 г., которая соблюдалась всеми последующими исследователями (Мягкова и др., 1963; 1977; Каныгин и др., 2007). Следы *Cruziana* и *Rusophycus* обнаружены в нижней части (нижние 2 м) семиметровой пачки кварцевых песчаников, относящейся к верхней части мойеронской свиты киренско-кудринского горизонта среднего ордовика (Каныгин и др., 2007). Эта песчаная пачка образует отдельный седиментационный ритм, начинающийся с эрозионной поверхности, отмеченной гравийными конгломератами в основании, и заканчивающийся хорошо выраженной эрозионной поверхностью на границе мойеронской и джеромской свит. По-видимому, он составляет отдельную осадочную секвенцию внутри выделенной ранее киренско-кудринской секвенции (Dronov et al., 2009; Kanygin et al., 2010).

Всего найдено 7 крупных (0,5×1,0 м) плит песчаника с многочисленными следами *Cruziana* и *Rusophycus*, проявленных на их нижней поверхности в виде выпуклого гипорельефа, а также 15 образцов более мелкого размера. Индивидуальных следов различной степени сохранности идентифицировано 87 штук. Ихнофоссилии *Rusophycus* представлены характерными билобатными следами, напоминающими по форме кофейные зерна, часть из которых несет на своей поверхности штриховку из гребешков и валиков, расположенных в «елочку». По размеру эти следы разбиваются на две группы: 1) более крупные (от 7×5 см до 10×6 см) – 32 следа и 2) средние (от 3×1,4 см до 2,5×4,5 см) – 22 следа. Размеры этих следов, по всей видимости, соответствуют размерам животных-следаобразователей. Ихнофоссилии *Cruziana* представлены длинными лентообразными, местами слегка изгибающимися двухлопастными следами с центральной бороздой, разделяющей выпуклые валики, покрытые штриховкой в «елочку». По размеру (ширине) они также могут быть разбиты на две группы: 1) более широкие (от 7 до 10 см) – 6 следов и 2) более узкие (от 1,3 до 3,0 см) – 27 следов. По ним можно судить только о ширине животного.

В наиболее хорошо сохранившихся следах *Cruziana* можно наблюдать характерные пучки царапин, образованные окончаниями эндоподий и экзоподий, по которым (по числу царапин в пучке) обычно устанавливается «когтевая формула» (claw formula) (Seilacher, 2007), являющаяся основанием для отнесения следа к тому или иному ихновиду. В этом отношении все найденные следы *Cruziana* распадаются на две группы: 1) *Cruziana* А – это следы, где грубая штриховка в «елочку» из глубоких борозд и валиков сходится к медианной линии под тупым углом от 110° до 170°. Штриховка образована эндоподиями с «когтевой формулой» от 4 до 6 борозд. Плевральные линии отсутствуют. 2) *Cruziana* В – это билобатные следы с хорошо сохранившейся штриховкой, оставленной как эндоподиями,

так и экзоподиями. Внутренняя штриховка, оставленная эндоподиями, сходится к осевой линии под углом менее 90°. По краям следа на грубую внутреннюю штриховку накладывается тонкая внешняя штриховка из 8-12 борозд, оставленная экзоподиями. Борозды внешней штриховки расположены почти параллельно краям следа. Как *Cruziana A*, так и *Cruziana B* не имеют прямых аналогов среди ордовикских ихновинов, описанных из других регионов. По-видимому, они представляют собой новые ихнотаксоны.

Следы жизнедеятельности трилобитов *Cruziana* и *Rusophycus* широко используются при стратиграфических и палеогеографических построениях для нижнего палеозоя (Seilacher, Crimes, 1969; Magwood, Pamberton, 1990; Jensen et al., 2011). В частности, с их помощью оказывается возможным диагностировать фрагменты Гондванского материка, которые в настоящее время включены в состав складчатых систем других материков (Seilacher, 2007). В ордовике Сибирской платформы следы *Cruziana* и *Rusophycus* известны пока только из отложений вихоревского и киренско-кудринского горизонтов среднего ордовика, что затрудняет какие-либо ихнотрафические построения. При этом, гигантские *Rusophycus* из вихоревских отложений (Байкитские песчаники) Подкаменной Тунгуски (Дронов, Кушлина, 2009; Kushlina, Dronov, 2011) резко отличаются по размеру, общей морфологии и «когтевой формуле» от обнаруженных в 2013 г. на реке Мойеро следов *Cruziana* и *Rusophycus* из отложений киренско-кудринского горизонта. Они явно относятся к различным ихнотаксонам.

Те и другие, однако, связаны с распространением специфических кварцево-песчаных фаций, аналогичных «Нубийским фациям» Гондваны и могут служить косвенным свидетельством произошедших в это время палеоклиматических изменений (Dronov, 2013). Кроме того, последние находки следов *Cruziana* и *Rusophycus* в ордовике Сибирской платформы дают основание для заключения об эндемичности Сибирской ихнофауны этого времени. Это особенно интересно в связи с новыми находками следов *Cruziana semiplicata* в верхнем кембрии Северной Земли (о-в Октябрьской Революции), которые известны из одновозрастных отложений Балтики и Гондваны (Jensen et al., 2011). Данные факты свидетельствуют о разобщенности и удаленности Арктиды и Сибири в раннем палеозое.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант №13-05-00746-а и является вкладом в международный проект IGCP 591.

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ И ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИИ КОНОДОНТОВ В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ПАЛЕОЗОЕ

А.В. Журавлев

ЗАО «Поляргео», Санкт-Петербург, micropalaeontology@gmail.com

Таксономическое разнообразие и темпы формообразования конодонтов позднего девона–перми оценивались на родовом уровне. В основу была положена реконструкция филогенезов, выполненная на основе анализа морфологических и гистологических параметров (Журавлев, 2004). В качестве временной шкалы использованы длительности веков и фаз по данным Gradstein, Ogg (2004) с некоторыми уточнениями по Fordham (1992) для позднего фамена–турне, и по Sandberg, Ziegler (1996) для франа–среднего фамена.

В средне-позднепалеозойской истории конодонтов намечается крупный цикл в динамике их таксономического разнообразия. В позднем силуре–позднем девоне происходит последовательное нарастание разнообразия, а с конца раннего карбона до поздней перми наблюдается тенденция к его сокращению. При этом происходит возрастание доли сложно построенных и функционально узкоспециализированных аппаратов и полная или частичная элиминация простых и слабо функционально специализированных.

Общая тенденция осложняется относительно кратковременными периодами резкого повышения или снижения таксономического разнообразия. В целом, периоды низкого и

высокого разнообразия хорошо коррелируются с эпохами ледникового и парникового типов климата соответственно. Кроме того, динамика родового разнообразия конодонтов в позднем палеозое в общих чертах хорошо согласуется с динамикой изменения площади эпиконтинентальных морей. С глобальным изменением температур и колебаниями уровня моря согласованность несколько слабее (Журавлев, 2005) (Рис.).

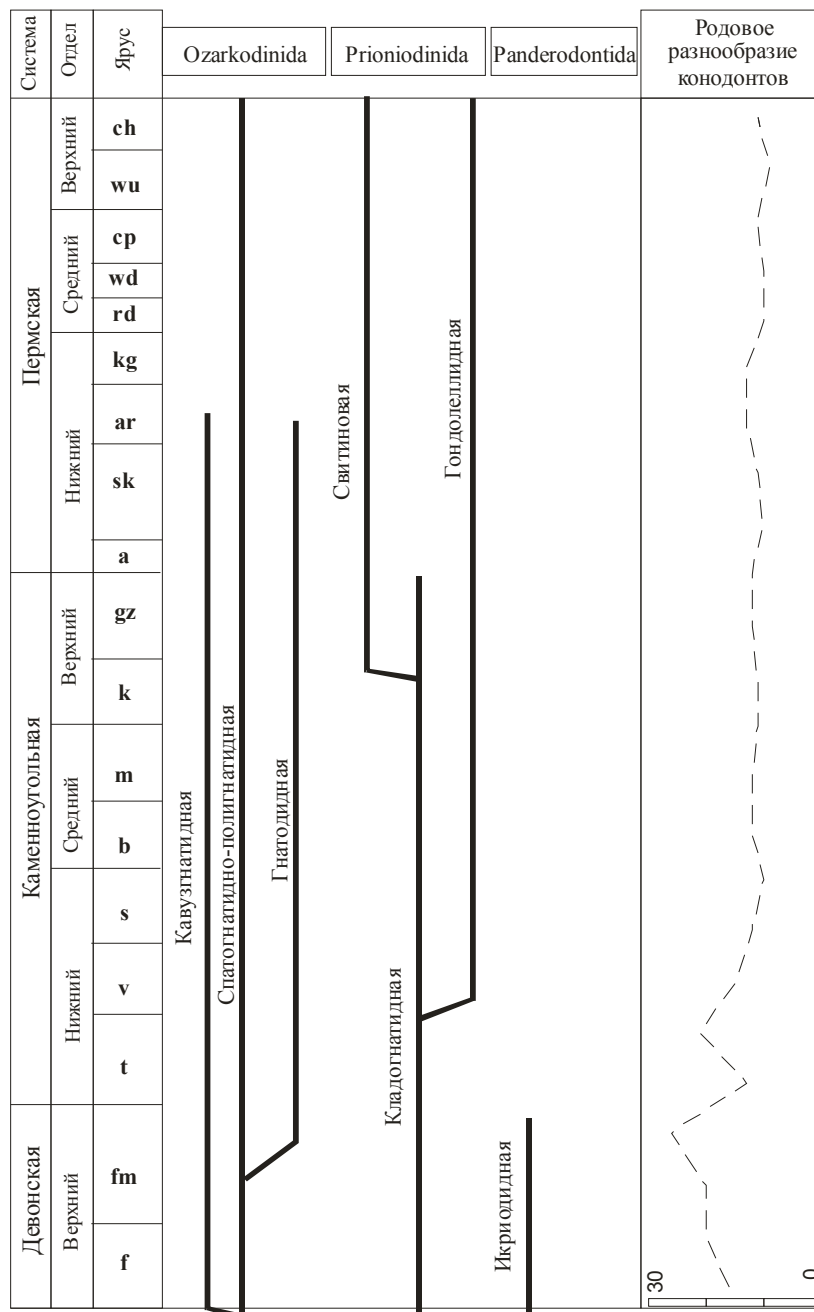


Рис. Схема предполагаемых соотношений основных филетических ветвей средне-позднепалеозойских конодонтов и динамика родового разнообразия.

Отчетливые максимумы родового разнообразия отмечаются в позднем фамене, позднем турне и в позднеартинско-кунгурское время, а минимумы – в раннетурнейское, серпуховское, сакмарское, роуд-вордское и ушапийское время (Котляр, Коссовая, Журавлев, 2004).

Скорости эволюции оценивались для родов в целом (учитывалась длительность существования рода и количество видов в нем) и более точно для отдельных филетических ветвей внутри родов *Polygnathus*, *Youngquistognathus*, *Neopolygnathus*, *Palmatolepis*, *Si-*

phonodella, Scaliognathus, Idioprioniodus, Mestognathus, Mashkovia, Patrognathus, Tanaisognathus, Lochriea, Antognathus, Gonolelloides, Jinogondolella, Clarkina, Kamagnathus. Принимая во внимание то, что большинство родов конодонтов отвечают скорее градам, чем кладам, общие оценки интенсивности видообразования в пределах родов слабо связаны с микроэволюционными процессами. Скорости последних корректнее характеризуются данными по отдельным филетическим линиям.

При учете преобладающей экологической (топической) специализации таксонов, выявляются некоторые закономерности: низкими скоростями эволюции характеризуются обитатели приповерхностной зоны и открытых мелководий (0,1-0,4 видов/млн лет), более высокими – обитатели прибрежного мелководья (0,4-0,6 видов/млн лет), и наибольшими – обитатели средней и нижней частей водного столба (0,4-1,3 видов/млн лет). Повышенные скорости видообразования наблюдаются у таксонов, обитавших в дифференцированных и/или стабильных биотопах, а низкие – у обитателей слабо дифференцированных и нестабильных биотопов (Журавлев, 2010).

Оценки скорости эволюции на родовом уровне в пределах отдельных филетических линий менее точны. В целом, для средне-позднепалеозойских конодонтов, скорости родообразования варьировали от 0,04 до 0,15 родов/млн лет. При этом высокие темпы эволюции характерны для спатогнатидно-полигнатидной, гнатодидной и икриодидной ветвей, а низкие – для кладогнатидной, гондолеллидной, свитиновой и кавузгнатидной ветвей. В различные интервалы геологического времени вклад тех или иных групп конодонтов в динамику таксономического разнообразия менялся. Пики родового разнообразия в позднем фамене и позднеартинско-кунгурское время связаны со спатогнатидно-полигнатидной ветвью, в позднем турне – с кавузгнатидной и спатогнатидно-полигнатидной ветвями.

О ДРЕВНЕЙШИХ НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКАХ ИЗ НИЖНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ГОРНОГО АЛТАЯ

А.В. Зверева¹, В.В. Силантьев²

¹СНИИГГиМС, Новосибирск, ana--rim@mail.ru

²Казанский федеральный ун-т, Казань

Как известно, двустворчатые моллюски семейства *Amnigeniidae* Khalfin, 1948 (= *Archanodontidae* Modell, 1957; = *Archanodontidae* Weir, 1969) являются самыми первыми представителями класса *Bivalvia*, освоившими солоноватоводные и пресноводные бассейны. В современной системе *Bivalvia* семейство условно отнесено к вымершему парафилетическому отряду *Actinodontida* (Carter et al., 2011).

В семейство, включающее «...очень крупные, как правило, толстостенные неравносторонние равномускульные беззубые раковины...» (Weir, 1969, p. N402), входят такие роды как *Amnigenia* Hall, 1885 (нижний–верхний девон), *Paramnigenia* Khalfin, 1948 (нижний девон), *Archanodon* Howse, 1880 (верхний девон–нижний карбон) и *Asthenodonta* Whiteaves, 1893 (верхний карбон (пенсильваниан)). Два первых рода из приведенного списка являются наиболее древними и вызывают наибольший интерес. Род *Amnigenia* Hall, 1885 (тип *Cypricardites catskillensis* Vanuxem, 1842) впервые был установлен из отложений верхнедевонской формации Catskill, штат Нью-Йорк, США (Hall, 1885). Позже его представители были выявлены в среднем девоне Рейнского бассейна (Beushausen, 1892), а затем – в нижнедевонских отложениях Азии (Халфин, 1948). Совместно с представителями *Amnigenia* из отложений барагашской свиты (эмский ярус) Горного Алтая Л.Л. Халфиным (1948, 1974) были установлены новые роды *Paramnigenia* Khalfin, 1948, *Modiomorphella* Khalfin, 1948 и *Lauriskia* Khalfin, 1948.

В 2013 г. авторами были проведены специальные исследования коллекционного материала Л.Л. Халфина, хранящегося в Центральном сибирском геологическом музее Си-

бирского отделения РАН (г. Новосибирск). Дополнительная информация по морфологии и палеоэкологии представителей *Amnigenia* (= *Archanodon*) из верхнедевонской формации Catskill (штат Нью-Йорк, США) была получена от американских коллег, проводивших в последние годы специальные исследования местонахождений этих моллюсков (Chamberlain et al., 2002, 2003).

Наиболее древнее местонахождение *Amnigenia* (= *Archanodon*) известно из отложений барагашской свиты Горного Алтая, которая по морской фауне относится к эмскому ярусу. Здесь в мелкозернистых песчаниках и алевролитах зеленовато-серого цвета, в различной степени карбонатных, включающих маломощные (до 5 см) прослои и линзы песчаных известняков определен следующий комплекс двустворчатых моллюсков: *Amnigenia altaica* Khalf., *Paramnigenia sphenotiformis* Khalf., *P. bicarinata* Khalf., *P. ussovi* Khalf., *Lauriskia attenuate* Khalf., *L. ovalis* Khalf., *L. lata* Khalf., *Modiomorphella korovini* Khalf., *M. sphenotiformis* Khalf., *M. simulans* Khalf., *Goniophora lamelligera* Khalf. (Халфин, 1948; Елкин, 1963). Интересно, что совместно с двустворчатыми моллюсками породы содержат остатки трилобитов, ругоз, криноидей, брахиопод и мшанок, т.е. типично морской фауны. Считается, что разрез барагашской свиты представлен непрерывным полифациальным бассейновым циклом осадконакопления, включающим трансгрессивную терригенную фазу, нормально морскую фазу с карбонатным осадконакоплением и регрессивную фазу с преимущественно терригенной седиментацией. К последней регрессивной мелководной фазе приурочены находки двустворчатых моллюсков (Туркин, Федак, 2008).

В отличие от алтайских местонахождений, позднедевонские местонахождения рода *Amnigenia*, расположенные на территории Северной Америки и Европы, кроме остатков двустворчатых моллюсков, включают только чешую рыб и фрагменты наземных растений, и совершенно лишены даже признаков наличия морской фауны.

Соглашаясь с взглядами Л.Л. Халфина (1948, 1974) о неморской природе родов *Amnigenia*, *Paramnigenia*, *Modiomorphella* и *Lauriskia*, можно сделать предположение о том, что раннедевонские местонахождения неморских двустворчатых моллюсков Горного Алтая представляют собой самую начальную стадию диверсификации морских *Bivalvia*, отражающую первые попытки их адаптации к опреснению бассейна обитания. Из четырех родов двустворчатых моллюсков, пытавшихся в раннем девоне адаптироваться к солоноватоводным условиям, завершить этот процесс удалось только представителям рода *Amnigenia* Hall, 1885, который просуществовал до конца периода, и возможно, дал начало таким родам, как *Archanodon* Howse, 1880 и *Asthenodonta* Whiteaves, 1893.

О ГРАНИЦЕ СЕРПУХОВСКОГО И БАШКИРСКОГО ЯРУСОВ В ЛЬВОВСКО-ВОЛЫНСКОМ УГОЛЬНОМ БАСЕЙНЕ ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

А.В. Иванина, Е.И. Гоник

Львовский национальный ун-т, Львов, Украина, ant_iv@mail.ru,

Львовско-Волынский угольный бассейн (ЛВБ) расположен в пределах Вольно-Подольской окраины Восточно-Европейской платформы. Определение уровня границы серпуховского и башкирского ярусов невозможно без рассмотрения вопросов об объеме и стратиграфическом положении бужанской свиты – главной промышленно-угленосной толщи бассейна. Бужанская свита выделена П.Л. Шульгой в 1952 г. в объеме между известняками N_3 и V_1 без описания стратотипа. До 70-х годов XX в. ее относили к намюрскому ярусу нижнего карбона. Согласно «Стратиграфической схеме каменноугольных отложений западных областей Украины» (1993 г.) бужанская свита отнесена к верхнему серпухову–нижнему башкиру. В 2002 г. В.Ф. Шульга и А. Здановски на основании корреляции каменноугольных разрезов Львовско-Волынского и Люблинского бассейнов и по фауне аммоноидей отнесли

бужанскую свиту к среднему карбону. Следует отметить, что до сих пор не определен этапный разрез свиты, а объем и стратиграфическое положение ее вызывают дискуссию.

С целью получения более подробной характеристики свиты нами проведены послойные литолого-фациальные и палинологические исследования разреза в керне скважины № 6899–Тяглов Южный, которая наиболее полно вскрывает отложения свиты. Основные методы исследований – послойный литолого-фациальный анализ по методике В.Ф. Шульги (Шульга и др., 1992) и метод палиноориктоценозов (Иваніна, 1997). Последний является разновидностью палинологического анализа и предусматривает комплексный подход к изучению микроорганики для получения более полной информации о генезисе, стратиграфическом положении и возрасте толщ, а также позволяет использовать полученные данные для палеогеографических реконструкций и корректных биостратиграфических заключений.

Скважина № 6899–Тяглов Южный пробурена в пределах Тягловского угольного месторождения. Она вскрыла терригенные отложения бужанской свиты, а также подстилающие образования лишнянской и перекрывающие морозовицкой свит. В разрезе скважины по особенностям литолого-фациального состава и палинологической характеристики выделены две пачки.

Нижняя пачка выделена в интервале 854–710 м между известняком N₃ и угольным пластом п₇, сложена преимущественно алевролитами и песчаниками. По фациальному составу доминируют континентальные фации, а именно песчаные и алевритовые отложения низовьев рек и алевритовые, песчаные и глинистые отложения пойм рек.

Из аргиллитов и алевролитов пачки определены споры палинозоны *Raistrikiia nigra*–*Bellisporites nitidus* (NN), которая выделена по характерным видам *Raistrikiia nigra* Love и *Bellisporites nitidus* (Horst) Sull. Всего из отложений пачки определено 74 вида: 43 транзитных и 33 характерных таксона, из которых десять видов (*Triquitrites marginatus* Hoff., Staplin et Melloy, *Anapiculatisporites concinnus* Playf., *Raistrikiia nigra* Love, *Diatomozonotriletes saetosus* Hughes et Playf., *Potoniesporites delicatus* Playf., *Rotaspora fracta* Schemel, *Auroraspora micromanifesta* (Hacq.) Rich., *Tripartites trilinguis* (Horst) Smith et Butt., *Monilospora mutabilis* Staplin) исчезают вверху разреза, и один – *Potoniesporites novicus* Bhard., появляется в низах палинозоны. По составу палиноморф палинозона NN ЛВБ соответствует верхней части зоны NC (*Bellisporites nitidus*–*Reticulatisporites carnosus*), зоне ТК (*Stenozonotriletes triangulus*–*Rotaspora knoxi*) и нижней части зоны SO (*Lycospora subtriquetra*–*Krauselisporites ornatus*) Северной Англии, Шотландии (Clayton et al., 1977), верхней части палинозоны Tr (*Tripartites rugosus*) и зоне Chp (*Chaetosphaerites pollenisimilis*) Люблинского и Нижнесилезского угольных бассейнов Польши (Kmieciak, 1997), зоне CL (*Reticulatisporites carnosus*–*Propriisporites laevigatus*) и нижней части зоны DS (*Arcuatissporites densoarcuratus*–*Acanthotriletes splendidus*) Донецкого бассейна Украины. Это дает основание относить данные отложения к серпуховскому ярусу нижнего карбона и считать их аналогами верхней части стешевского, протвинского, нижней части запалтубинского горизонтов региональной шкалы Восточно-Европейской платформы или, возможно, верхней части пендлейского и нижней части арнсберского региояруса намюра А Западной Европы. Мощность нижней пачки 144 м.

Верхняя пачка выделена в интервале 710–630 м между угольным пластом п₇ и известняком В₁, сложена преимущественно алевролитами с подчинённым значением песчаников. Возрастает содержание аргиллитов и угля. Фациальный состав отложений верхней пачки пестрый. Здесь отмечается одинаковое участие образований как континентального происхождения, так и фаций переходной группы.

Из отложений верхней пачки определены споры палинозоны *Neoraistrikiia splendidus*–*Raistrikiia fulva* (SF), которая является комплексной конкурентно-ранговой зоной, определенной по характерным *Neoraistrikiia splendidus* (Neves) Ivanina и *Raistrikiia fulva* Artruz, диапазоны распространения которых взаимно перекрыты. Из отложений пачки оп-

ределено 63 таксона: 34 транзитные и 29 характерные формы, из которых *Raistrikia fulva* Artruz, *Cirratiradites saturni* (Ibr.) Sch., Wilson et Bentall, *Florinites similis* Koz., *Alatisporites pustulatus* Ibr., *Radiizonates aligerens* (Knox) Staplin et Jans. появляются у нижней границы зоны, а *Chaetosphaerites pollenisimilis* Felix, *Neoraistrikia splendidus* (Neves) Ivanina, *Vallatisporites irregularis* (Andr.) Oshurk., *Leiotriletes subintortus* (Waltz) Isch. исчезают у ее верхней границы. По составу миоспор палинозона SF сопоставляется с нижней частью зон: KV (*Crassispora kosankei*–*Grumosporites varioreticulatus*) Северной Англии, Шотландии, *Lycospora pellucida* Северной Америки, Rc (*Reticulatisporites carnosus*) Люблинского и Dv (*Densosporites variabilis*) Верхнесилезского угольных бассейнов Польши (Menning et al., 2006), LM (*Vestispora lucida*–*Microreticulatisporites microreticulatus*) Донецкого бассейна Украины. Отложения палинозоны SF и, соответственно, верхней части бужанской свиты ЛВБ имеют башкирский возраст и являются возрастным аналогом пород нижней части краснополянского горизонта региональной шкалы Восточно-Европейской платформы, и, возможно, нижней части киндерскутского регионаруса намюра В Западной Европы (Ogg et al., 2008). Мощность верхней пачки 80 м.

Таким образом, на уровне угольного пласта п₇, который является границей между пачками, зафиксировано существенное изменение споровых комплексов (исчезновение десяти видов и появление пяти). Поэтому границу между серпуховским и башкирским ярусами в ЛВБ следует проводить по подошве угольного пласта п₇.

VENDIA SOKOLOVI И РАСЦВЕТ ПРОАРТИКУЛЯТ НА МИКРОБНЫХ ПОЛЯХ ПОЗДНЕГО ДОКЕМБРИЯ

А.Ю. Иванцов, М.А. Закревская

ПИН РАН, Москва, ivancov@paleo.ru

50 лет тому назад буровая установка, работавшая на юге Архангельской области в районе г. Яренск, подняла на поверхность колонку керна позднедокембрийской породы с полным отпечатком высокоорганизованного животного (Стратиграфия СССР, 1963). Отпечаток напоминал трилобита, но происходил из отложений, накопившихся в то время, когда членистоногих, кажется, еще не существовало. Незадолго до этого события Б.С. Соколов на основании исследования древнейших пород осадочного чехла Восточно-Европейской платформы выделил новую – вендскую геологическую систему, предшествовавшую кембрийской. Вендский комплекс отложений начинал собой фанерозойский этап осадконакопления на платформе, но почти не содержал остатков макроорганизмов. Поэтому поразительная находка из Яренска произвела настоящую сенсацию. Б.М. Келлер, обнаруживший это ископаемое, назвал его *Vendia sokolovi* – по наименованию последней системы докембрия и в честь ее первооткрывателя (Томмотский ярус..., 1969). Выяснение природы вендии с самого начала вызвало дискуссию. Уже при первом ее описании возникло три гипотезы, по которым она интерпретировалась как: 1) трилобитоподобный организм (Б.С. Соколов), 2) пеннатулярия, близкая к «морским перьям» из Эдиакары (В.В. Меннер), 3) медуза, лежащая на боку (А.Ю. Розанов). Но ни одна из этих гипотез не могла выдержать даже самой поверхностной критики. Наименее вероятным Б.М. Келлеру казалось сопоставление вендии с трилобитами. Действительно, боковые отростки у нее располагаются не попарно друг напротив друга, но со смещением, а асимметричное переднее поле не имеет ни одного элемента морфологии головного щита трилобитов (Томмотский ярус..., 1969). Сравнение с Arthropoda могло быть возможным, если допустить достаточно проблематичную посмертную деформацию тела ископаемого. Но сопоставление его с кишечнополостными требовало еще менее вероятных допущений. Между тем, из австралийской Эдиакары к тому времени уже были известны сходные с *Vendia* ископаемые *Dickinsonia* (Sprigg, 1947), *Spriggina* (Glaessner, 1958), *Praecambridium* (Glaessner, Wade, 1966),

интерпретированные как отпечатки тел полихет и артропод. Смещение правых и левых половин сегментов относительно друг друга было характерно и для этих форм, однако австралийские исследователи считали его следствием посмертной деформации мягкого тела, исходно строго билатерально-симметричного. За первичность симметрии скользящего отражения в организации тел ряда вендских животных высказался М.А. Федонкин (1983), положивший этот признак в основу диагноза установленного им типа Proarticulata. По мнению М.А. Федонкина (1983, 1985, 1987), проартикуляты представляли древнюю ветвь Bilateria, ведущую к типичным Articulata. А В.В. Малахов (2004) производит от них не только всех фанерозойских билатерий, но и книдарий.

К настоящему времени описано не менее 17-19 родов проартикулят, объединяемых в 3-4 семейства, 3 класса (Cephalozoa, Dipleurozoa, Vendiamorpha), и теперь этот тип представляет собой вторую по объему группу докембрийских макроорганизмов. Но ареал обитания проартикулят, по-видимому, ограничивался только палеобассейнами Южной Австралии и Восточной Европы. Интервал стратиграфического распространения их остатков, выявленный в разрезах Белого моря, также достаточно узкий и соответствует временному отрезку длительностью не многим более 3 млн лет. Однако широкое разнообразие строения позволяет предполагать, что время существования типа было более длительным. Накопленный обильный фактический материал дает возможность реконструировать многие черты морфологии, анатомии и онтогенеза проартикулят, их экологии и поведения. У цефалозой (роды *Andiva*, *Archaeaspinus*, *Cyanorus*, *Ivovicia*, *Marywadea*, *Lossinia*, *Praecambridium*, *Spriggina*, *Yorgia*) на одном из концов тела присутствовала более или менее обширная нерасчлененная область. Судя по найденным следам, эта часть тела обычно не принимала участия в сборе пищевых частиц, а при перемещении организма всегда занимала переднее положение. В ее пределах у некоторых видов формировалась дендровидная внутренняя структура, напоминающая пищеварительные железы головного отдела примитивных членистоногих. Все это позволяет гомологизировать нерасчлененную часть тела проартикулят с головным отделом эуметазой. У диплеврозой (*Dickinsonia*, «*Epibaion*», «*Phyllozoon*») головная лопасть заметна лишь у ювенильных экземпляров, по мере взросления организма ее относительные размеры уменьшаются, и она становится неотличимой от «полусегментов» – изомеров. Тело вендиаморф (*Kharakhtia*, *Paravendia*, *Podolimirus*, *Vendia*) было полностью поделено на изомеры. Отдельная головная лопасть у них отсутствует и ее, в какой-то мере, заменяют увеличенные изомеры передней пары. У представителей четвертой группы нерасчлененная область со всех сторон охватывает изомеры (*Onega*, *Tamga*). Эти очень маленькие ископаемые, возможно, фиксируют ювенильную стадию каких-то, пока не определенных проартикулят.

Остатки проартикулят встречаются на поверхностях напластования слоев, изобилующих складчатыми и морщинистыми структурами, многим из которых приписывается микробное происхождение (Noffke, 2009). Обнаружение большого количества таких структур в докембрийских осадочных породах привело к мнению о широком распространении микробных матов в морях того времени. Однако остатки самих матообразователей в ископаемом состоянии практически не встречаются. Нами, при исследовании микробных поверхностей из венда Белого моря, были выявлены пиритизированные нити, возможно, принадлежащие матообразующим организмам. По своим размерам и морфологии они разделяются на 3 группы, при этом остатки I группы сопоставляются с эукариотическими водорослями, III группы – с нитчатыми прокариотами, а принадлежность нитей II группы остается спорной. Известно, что ископаемые, похожие на нити I группы, образовывали крупные переплетающиеся скопления в отложениях надсерии Лонгминд в Англии (Callow, Brasier, 2009). Приуроченность остатков проартикулят к таким поверхностям может свидетельствовать о том, что микробный мат являлся субстратом обитания этих животных и играл важную роль в их жизнедеятельности. А находки следов питания доказывают, что мат служил им также и источником пищи (Иванцов, Малаховская, 2002; Gehling, 2005). Уста-

новлено, что некоторые проартикуляты разрушали верхний, вероятно состоявший из фотосинтезирующих организмов, слой микробных матов, выскребывая его каким-то, еще не установленным способом. Собранные частицы мата поступали в протяженные, открытые по всей своей длине, пищеварительные карманы, располагавшиеся на вентральной стороне тела животного (Иванцов, 2008; Ivantsov, 2011). Однако для многих видов проартикулят следы питания не известны. Вместе с разнообразием морфологии это может указывать на то, что способы питания представителей разных групп не были одинаковыми. Своеобразная структура, обнаруженная у одного близкого к дикинсониям организма, может быть интерпретирована как внутренняя пищеварительно-распределительная система (Dzik, Ivantsov, 2002; Иванцов, 2008). Справедливость такой интерпретации будет означать, что переход от наружно- к внутренне-полостному пищеварению совершился в пределах этого типа Metazoa. Процесс становления «типичной» метамерности, вероятно, остался незавершенным у проартикулят, поскольку мы пока не находим остатков полностью билатеральных его представителей. Однако не исключено, что потомки вендских проартикулят будут обнаружены среди разнообразных сегментированных кембрийских многоклеточных.

**ПЕРМО-ТРИАСОВЫЙ БИОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС:
КОМПЛЕКСНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗРЕЗОВ АРМЕНИИ
И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ГЛОБАЛЬНЫХ СОБЫТИЙ
М.М. Йоахимски¹, А.Г. Григорян², А.С. Алексеев^{3,4}, Ю.А. Гатовский³**

¹Геоцентр Северной Баварии, Ун-т Эрланген-Нюрнберг, Германия, Michael.joachimski@fau.de

²Институт геологических наук АН Армении, Ереван, Армения

³МГУ, Москва; ⁴ПИН РАН, Москва

Разрезы пограничных отложений перми и триаса на территории Армении давно известны своей полнотой и хорошей обнаженностью, неоднократно изучались (Руженцев, 1965 и др.), в том числе с целью поиска на границе следов импактного события в виде аномальных концентраций иридия (Nazarov et al., 1983), которые, впрочем, не были обнаружены. Однако сейчас появились новые методы, с применением которых события рассматриваемого интервала геологической истории во многих пунктах Земного шара исследованы с небывалой полнотой, в связи с чем переизучение этих разрезов, особенно наиболее полного разреза Чанахчи, весьма актуально.

В 2011 и 2013 гг. международной группой специалистов были комплексно исследованы разрезы Чанахчи, Веди-2 и Огбин, расположенные на юге Армении. Наиболее информативным оказался разрез Чанахчи (ранее также назывался Советашен). Верхняя пермь (вучапинский и чансинский ярусы) сложена темно-серыми известняками верхней части хачикской свиты (5-7 м) и красноцветными желваковыми известняками ахуринской свиты небольшой мощности (суммарно около 10 м), формировавшимися в условиях крайне медленной седиментации. Выше так называемой «пограничной глины» (до 0,3 м) располагается протяженный пласт строматолитовых известняков (основание карабаглярской свиты) без тонкой слоистости (тромболиты), состоящий из отдельных куполовидных построек высотой до 3 м. Нижняя граница триаса, определяющаяся по первому появлению конодонтов *Hindeodus parvus* (Kozur et Pjatakova), фиксируется в верхней части строматолитов. Строматолитовый пласт перекрыт темно-серыми и черными тонкослоистыми известняками иногда с тонкими прослоями черных глин. В этих породах полностью отсутствуют признаки биотурбации, а из макрофауны в осыпи найдены лишь единичные раковины двустворчатых моллюсков рода *Claraia*. Примерно в 1 м выше подошвы тонкослоистых известняков находится основание широко распространенной конодонтовой зоны *Isarcicella isarcica* (1,7 м), а в 10 м выше – маломощный интервал с раковинами мелких беззамковых брахиопод. Первые признаки восстановления донного населения (биотурбация) отмечены

примерно в 65 м от кровли строматолитов, а постоянная мощная биотурбация – с уровня 85 м, ниже пачки зеленых глин. На этом уровне обнаружены послойные плотные скопления сферических тел 2,5-3 см в поперечнике, которые очень похожи на аналогичные образования, присутствующие в смитском подъярусе (США) (=верхнеоленекский подъярус) и интерпретируемые как лиссакидные губки (Brayard et al., 2011). Здесь же найден неполный скелет рыбы. Таким образом, в разрезе Чанахчи восстановление донных сообществ после пермо-триасового кризиса произошло в самом конце динерского (позднеиндского) времени (интервал с *Eurygnathodus paracostatus*) (Григорян, 1990).

Аналитически пока изучены отложения только верхней перми и самой нижней части нижнего триаса общей мощностью около 30 м.

Конодонты. В пермской части разреза (исключая строматолиты) конодонты в большинстве образцов многочисленны (до нескольких тысяч элементов на килограмм), среди них доминируют представители глубоководного рода *Clarkina*. В «пограничной глине» и выше в строматолитах конодонты становятся единичными и среди них преобладают мелкие и мельчайшие элементы рода *Hindeodus*. На отдельных уровнях существенную долю составляют элементы рамиформных аппаратов. Такие же особенности характерны для вышележащих тонкослоистых известняков. Идентичная смена облика конодонтовых ассоциаций зафиксирована и в разрезе Веди-2.

Рыбы. В верхней части хачикской свиты и в нижней части ахуринской свиты остатки рыб обычно многочисленны. Они имеют крупные размеры, среди них есть чешуя и зубы акул, а также большие чешуи, по-видимому, палеонисков. Начиная с чансинского яруса (верхняя часть ахуринской свиты) ихтиолиты становятся редкими, встречены только чешуя акул и мелкие конические зубы. Вблизи основания «пограничной глины» количество рыбных остатков еще более сокращается, а в строматолитовом пласте присутствуют только конические зубы. В нижней части нижнетриасовых отложений ихтиолиты полностью отсутствуют.

Изотопный состав углерода. Изучен изотопный состав карбонатного углерода (более 150 проб). В большей части пермских карбонатов значение $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ составляет от +2‰ до +3‰ VPDB, но с зоны *Clarkina nodosa* оно начинает постепенно снижаться, достигая минимума –3‰ в строматолитовом пласте и в самой подошве тонкослоистых известняков (фактически на границе перми и триаса в ее современной интерпретации). Затем изотопный состав углерода сдвигается в сторону утяжеления, достигая в 8 м выше строматолитового пласта значения $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ +1‰, после чего колеблется в пределах от 0 до +1,4‰.

Изотопный состав кислорода фосфата конодонтовых элементов. Считается, что изотопный состав кислорода в фосфатных элементах конодонтов сохраняет свои первичные отношения, тогда как во вмещающих карбонатных породах они существенно искажаются при диагенезе, и это позволяет определить температуру морских вод. В собственно пермской части разреза $\delta^{18}\text{O}$ весьма стабильно и составляет от +19,5‰ до +20‰ SMOW, что может быть интерпретировано как температура воды в пределах 27-30°C, что соответствует положению Иранского киммерийского блока в то время несколько южнее палеоэкватора. В «пограничной глине» зафиксировано почти мгновенное резкое снижение $\delta^{18}\text{O}$ до почти +17‰. Это означает, что за геологически очень короткое время морские воды прогрелись до 40°C и сохраняли свою температуру на этом крайне высоком уровне (35-40°C) всю оставшуюся (изученную) часть раннего триаса.

Выявленные в разрезах Армении изотопные сдвиги совпадают с данными, установленными в разрезах Южного Китая (Joachimski et al., 2012; Sun et al., 2012) и прилегающих к Армении районов Ирана (Джульфа) (Chen et al., 2013). Это подтверждает глобальный характер экстраординарных климатических изменений, имевших место на рубеже пермского и триасового периодов и интерпретируемых обычно как следствие выделения огромных объемов метана из каменноугольных угленосных толщ Тунгусской синеклизы при подъеме горячего плюма, и углекислого газа из базальтов Сибирских траппов (Brand et al., 2012).

**ПРИНЦИП ДОПОЛНИТЕЛЬНОСТИ В СТРАТИГРАФИИ:
СООТНОШЕНИЕ ИСТОРИКО-ГЕОЛОГИЧЕСКИХ И ХРОНОМЕТРИЧЕСКИХ
КРИТЕРИЕВ ГРАДУИРОВКИ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ШКАЛ**

А.В. Каныгин

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, KanyginAV@ipgg.sbras.ru

Стратиграфия – первая в истории геологии научная дисциплина, основополагающие принципы которой и правила их использования стали регламентироваться международными соглашениями. Они были выработаны, в основном, на первых восьми сессиях Международного геологического конгресса (1878-1900 гг.), которые были специально учреждены с первоначальной целью разработки единой для всего мира геохронологической шкалы («геологического хронографа» по Е. Реневье) на основе стандартизации исторически сложившейся стратиграфической номенклатуры (главным образом, при изучении геологии Европы). Отсутствие общепринятых критериев для обоснования и использования стратонов разного ранга способствовало нарастанию терминологической и номенклатурной инфляции в этой области. Это было главным препятствием для выполнения трех главных функций стратиграфии, определяющих ее базовое значение для геологии: 1) глобальных корреляций и историко-геологических обобщений на основе единой геохронологической метрики; 2) сопоставимости и преемственности всех базовых геологических карт независимо от их масштаба, территориальных границ и времени составления на основе интернационального и стабильного языка геологической картографии; 3) периодизации геологической истории и хронологической основы для составления календаря глобальных и региональных событий в эволюции Земли по единым геохронометрическим критериям.

Среди установленных в этот период обязательных правил принципиально важными для обеспечения стабильности МСШ и ее региональных эквивалентов оказались: 1) правило установления и использования стратотипов как эталонных характеристик стратонов, отвечающих определенным историко-геологическим этапам; 2) правило приоритета, лимитирующее предельно допустимые номенклатурные изменения в стратиграфических шкалах. В дальнейшем по мере накопления данных по разным регионам и необходимостью уточнения первоначально установленных стратотипов были введены дополнительные категории (голо-, лекто-, нео-, парк-, гипостратотипы). Фактически по принципу дополненности, который официально не провозглашался, но реально использовался при внесении изменений в стратиграфическую номенклатуру, были канонизированы стратоны регионального и местного ранга (главным образом в рамках национальных стратиграфических кодексов). В конечном счете это привело к замене концепции универсальной (единой) для всего мира шкалы концепцией функциональной и номенклатурной автономности и взаимодополнительности разномасштабных стратиграфических шкал (общей, региональных и местных). При этом именно региональные шкалы стали главными «аккумуляторами» данных о геологической истории Земли, обеспечивающими уточнение градуировки МСШ, так как при изучении конкретных седиментационных бассейнов путем комплексования расширяющегося спектра методов корреляции разрезов можно выявить не только региональные, но и глобальные событийные сигналы в геологической летописи.

Введение на примере уточнения границы силура и девона нового критерия обоснования глобальных стратотипов и уточнения градуировки МСШ на основе лимитотипов в дополнение к суммарной характеристике самих стратонов (т. е. стратотипов) открыло возможность дальнейшего совершенствования МСШ без существенных нарушений исторически сложившейся стратиграфической номенклатуры. Однако в принятом впоследствии Международной комиссией по стратиграфии подходе к реформированию МСШ лимитотипы, вопреки их первоначальной трактовке как дополнительных, а не основных критериев градуировки МСШ, был провозглашен принцип их самодостаточности. Но лимитотип, как и GSSP, в эталонном разрезе и, соответственно, на стратиграфической шкале фик-

сирует только границу между двумя интервалами геологического времени, соответствующими определенным этапам эволюции Земли. Материальным выражением таких этапов, объективно отражающих их историко-геологическую сущность и отличия от предшествующего и последующих этапов, являются стратотипы. Градуировка МСШ на основе опережающего выделения лимитотипов и провозглашения их самодостаточности, как это происходит в настоящее время при реформировании ярусного и надъярусного расчленения кембрийской, ордовикской и пермской систем, методологически несостоятельна, так как МСШ при такой градуировке существенно ограничивает возможность реализации двух ее важнейших функций: 1) периодизации геологической истории на основе выявления эволюционной этапности, поскольку лимитотип в отличие от стратотипа может служить только хронометрическим репером, не обязательно соответствующим переломным событиям в истории Земли; 2) использования метода передачи корреляционной функции через систему взаимозаменяемых признаков стратотипа МСШ и его региональных эквивалентов. Лимитотип, которому придается статус универсального индикатора изохронного корреляционного уровня, устанавливаемого по единственному признаку (обычно по первому появлению в разрезе какого-либо зонального таксона), на самом деле за пределами фиксированной точки глобального стратотипа (GSSP) даже в идеальном случае может только уменьшить интервал неопределенности между смежными стратонами из-за неизбежных искажений предполагаемой одновременности появления таких таксонов в эволюции биот, миграционными, тафономическими, диагенетическими и другими факторами. Поэтому лимитотип должен рассматриваться как дополнительный, а не самодостаточный стратотип с сохранением статуса основного за стратотипом. Ортодоксальное использование лимитотипов без стратотипов для корректировки региональных стратиграфических шкал, которые пока не установлены для некоторых интервалов МСШ и формально выделяются только как интервалы между смежными GSSP, не способствуют, а осложняют использование МСШ в регионально-геологических работах. В докладе будут приведены конкретные примеры, иллюстрирующие это положение.

КЛИМАТИЧЕСКИЙ ОПТИМУМ ЭОЦЕНА И ЕГО ОТРАЖЕНИЕ В ПАЛИНОКОМПЛЕКСАХ КАЙНОЗОЯ ВЕРХНЕГО ПРИАМУРЬЯ

Т.В. Кезина

Амурский государственный ун-т, Благовещенск, tkezina@mail.ru

На территории Верхнего Приамурья широко распространены кайнозойские осадочные отложения, которые изучаются автором по разрезам и карьерным выработкам бурогольных месторождений более 20 лет (Кезина, 2000, 2005), а также по керну скважин приразломных впадин шовной зоны Южно-Туруингского разлома и Верхнезейской впадины (Кезина, 2000; Кезина, Олькин, 2000).

Возраст кайнозойских отложений обосновывается в основном палеофлористическими, в том числе и палинологическими данными. Исследованиями установлено (Криштофович, 1953; Федотов 1974; Ахметьев и др., 2002; Кезина, 2000, 2005 и др.), что в туфопесчаниках и глинах райчихинской свиты (средний–верхний эоцен) по палинологическим данным фиксируется климатический оптимум.

Типовой комплекс райчихинской свиты изучен автором в точках наблюдения 305 и 306 «Северо-Восточного» разреза и в надугольной пачке разреза «Широкий» (пробы 25-27) Райчихинского бурогольного месторождения; в центральной и северо-восточной частях Ерковецкого месторождения по скв. 229, 236 (Мальцева, Кезина, 1985), скв. 43, 278, 2139, 2849 (Кезина, Литвиненко, 2007); в юго-западной части Верхнезейской впадины, на Снежногорском углепроявлении по скв. 59А, 59Б, 59В (в интервале глубин 23,3-30,6 м) (Кезина, Олькин, 2000), а также по пробам из слоев буроватых глин в разрезах скв. 02 и 03

Пиканской впадины (спк-05А); по скв.1, 6, 212, 218 (в интервале глубин 70-24 м) Урканской впадины (Кезина, 2005).

Характерными признаками эоценового палинокомплекса можно считать: таксономическое разнообразие и абсолютное доминирование покрытосеменных (70% и более); превалирование трехборздных, трехборзднопоровых и трехпоровых морфотипов; многочисленность представителей семейства *Ulmaceae* (до 50%); дальнейшее усиление (по сравнению с палеоценовыми) роли мелколистных березовых. В составе голосеменных превалируют таксодиевые (до 20,7%), меньше сосновых, единичны ногоплодниковые, араукариевые и эфедровые (*Ephedra eocenipites*). Среди споровых, наряду с *Polypodiaceae* (до 5%) и приуроченных к прибрежно-водным фитоценозам *Osmunda*, *Azolla* и *Salvinia*, постоянно участвуют редкие *Cyatheaceae*, *Gleicheniaceae* и *Leiotriletes* sp.

Аналогичные палинокомплексы были описаны Г.М. Братцевой (1969) в надугольных отложениях, относимых ею к раннему эоцену. В работах М.В. Зива (1973) они относятся к палеоцен–эоцену.

Палинокомплексы, отвечающие этапу формирования эоценовой флоры Верхнего Приамурья, охарактеризованы типовым палинокомплексом (ТПК–V) *Fothergilla gracilis*–*Pistillipollenites macgregorii* (Кезина, 2005).

Характерными таксонами эоцена в этом комплексе являются: *Fothergilla gracilis* Pan., *Pistillipollenites macgregorii* Rouse, *Platycarya* sp., *Engelhardtia* sp., *Carya exilis* Pan., *Carya spacmania* Trav., *Quercus graciliformis* Boitz., *Castanea* sp., *Ulmoideipites tricostatus* And., *Anacolosidites* sp., *Tricolpites gracilis* Bratz., при участии *Nyssa* sp., *Tilia* sp., *Grewia* sp., *Vitis* sp, представителей *Betulaceae*, *Myrtales*, *Nymphaeaceae*, *Pandanaceae*, *Moraceae*.

Характерным для данного возрастного интервала является и участие пыльцы типа *Ulmoideipites*, особенно *U. krempii* And. и *U. planeraeformis* And. При этом суммарное содержание типа *Ulmoideipites* может составлять от 5 до 50%. Повсеместно для этого интервала характерно увеличение, по сравнению с ниже и вылежущими интервалами, пыльцы трехборздного, трехборзднопорового строения – до 20% (*Quercus*, *Acer*, *Ilex*, *Castanea*, *Rhus*, *Aralia*, *Salix* и др.).

Особо следует отметить наличие пыльцы *Pistillipollenites macgregorii* Rouse, *Fothergilla gracilis* Lubm., *Quercus graciliformis* Boitz, *Castanea* sp., *Anacolosidites* sp., известных из эоценовых отложений Сибири (Кулькова, 1973) и Дальнего Востока (Братцева, 1969). Их руководящее значение для корреляции эоценовых отложений неоднократно подчеркивалось исследователями. Райчихинская палинофлора имеет много общих элементов с современными флорами Японии и Юго-Восточной Азии.

Детальный анализ таксономического состава эоценовой флоры показывает, что она полидоминантна по своему составу и является наиболее теплолюбивой из всех кайнозойских флор Зейско-Буреинского бассейна. М.А. Ахметьев (1973) сравнивал райчихинскую флору со среднеэоценовой флорой Такасима юго-западной Японии, и существует большая вероятность, что период ее развития совпадал с периодом климатического оптимума эоцена (Tanai, Huzioka, 1966; Tanai, 1972).

Изученные палинокомплексы имеют и некоторые различия. Так, в палинокомплексе Урканской впадины в отличие от Райчихинского не столь велика роль пыльцы, сближаемой с ильмовыми, восковниковыми и березовыми (*Tripoporollenites*, *Triatriopollenites*), а участие и разнообразие термофильных широколиственных и представителей семейства *Taxodiaceae* значительно больше. По своему систематическому составу выявленный палинокомплекс ближе к среднеэоценовым комплексам юго-западной Японии (Ахметьев, 1974; Wolf, 1977), а по соотношению основных таксонов лучше сопоставляется с палинокомплексами тастахской свиты (средний эоцен) севера Средней Якутии (Кулькова, 1973; Баранова и др., 1979).

В определенной степени возраст палинокомплекса подтверждает и комплекс макрофоссилий, выявленный в толще туфопесчаников Райчихинского бурогоугольного место-

рождения: *Limnobiophyllum scutatatum* (Dawson) Krassil., *Zingiberopsis magnifolia* (Knowlt.) Hickey, *Peltandra zaisanica* (Fedot.) Fedot., *Potamogeton* sp., Sapindaceae(?), *Cardiospermum* sp., *Nelumbo protospeciosa* Sap., *Salvinia* sp., Marsileaceae (Ахметьев и др., 2002).

СООТНОШЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ОТРЯДЕ АСТИНОЦЕРИДА С ТЕМПАМИ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ СИФОНАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА

Г.Н. Киселев

СПбГУ, Санкт-Петербург, genkiselev@yandex.ru

Динамика разнообразия древних головоногих моллюсков является отражением эволюции таксонов разного ранга, результатом морфологических и эволюционных преобразований. Эти особенности для актиноцератид выявляются на основе морфоструктурного анализа раковины, изучения внутреннего строения и выяснения функционального значения элементов сифонального комплекса. Большинство исследователей считает (Киселев, 1998), что у представителей данной группы древних наружнораковинных цефалопод со сложным строением сифонального комплекса собственно сифонального тяжа еще не было.

О строении апикальных частей мягкого тела актиноцерид, функционально связанных с образованием прижизненных внутрисифонных отложений, можно судить по строению сифонального комплекса в раковине. Сохраняющиеся внутрисифонные образования у данной группы цефалопод представлены системой внутрисифонных каналов: продольных и радиальных, а также периспатиумов. Существует шесть вариантов строения данного комплекса (Киселев, 1998).

Предположение о возможном предназначении системы каналов и лакун в полости сифона для функционирования упрощенной кровеносной системы высказывалось разными исследователями и поддерживается автором данной статьи. Наиболее убедительно это представлено в работе М. Вейд в 1977 г., где высказывается предположение о существовании не менее двух подсистем: артериальной, которая могла включать продольные и радиальные каналы, и венозной, в составе которой присутствовали аксиальные синусы, сегментальные синусы, лакуны аксиальной полости и периспатиумы (Wade, 1977). О наличии двух типов систем сосудов, относящихся предположительно к артериальной и венозной системам моллюска в сифоне ископаемых аммоноидей, говорится и в ряде других работ (Друщиц, Догужаева, Алексеев, 1981, 1982; Барсков, 1990).

Наличие разных типов каналов в структуре сифона, как возможное отражение различного строения кровеносной системы, послужили основой для выделения семейств (Wade, 1977) и подотрядов (Киселев, 1998, 2009). Морфологические преобразования сифонального комплекса во взаимосвязи с другими частями раковины в раннем ордовике отнесены ко второму морфологическому событию в эволюции неаммоноидных цефалопод (Барсков, 1989; Киселев, 2000). Данные морфоструктурные преобразования в полости сифона, представленные щелевидными полостями и лакунами между развитыми внутрисифонными отложениями, характерны для семейства *Polydesmiidae* – наиболее древних представителей актиноцерид.

Т. Кобаяси в 1978 г. на основе строения сифонносудистой системы описывает новое семейство *Discoactinoceratidae*. Основными признаками обоснования выделения таксона являются: аксиальная полость, продольные каналы (их положение, количество, характер соотношения с радиальными каналами), радиальные каналы, сегментальные синусы, дистрибутарики (каналы распределители), периспатиумы, интераннулюсы. Различные типы каналов и полостей объединены в следующие композиции (Киселев, 1998). **1. Дендроидный тип.** Характеризуется многочисленными тонкими радиальными трубочками, которые сложно разветвляются в направлении стенки сифона. Места разветвлений от продольных

каналов значительно смещены вдоль оси раковины в сегменте в сторону устья. Характерен для семейства *Polidesmidae*. **2. Сетчатый тип.** Представлен арковидными каналами, которые разветвляются и пересекаются в форме сеток вблизи продольного канала. Характерен для большинства родов семейства *Armenoceratidae*. **3. Арковидный тип.** Радиальные каналы в форме полуокруглых арок, соединяющихся с продольным каналом (или каналами) в области перегородочного отверстия. Прослеживаются в двух соседних сегментах. Эта группа подотряда арменоцератин выделена в самостоятельное семейство. Разновидностью арковидного типа является ректиilinearный вариант строения сифоннососудистой системы. В этом варианте арковидные трубки начинаются в средней части сегмента и протягиваются в направлении к периспатиуму. Наиболее характерным представителем данной группы является род *Elrodoceras*. **4. Изогнутые каналы.** Радиальные каналы отходят от продольного на уровне перегородочного отверстия, изгибаются в направлении вершины фрагмокона на протяжении одного сегмента, затем заворачиваются в направлении устья и подходят к средней части соединительного кольца в виде одной ветви или слабо ветвятся (наиболее часто у арменоцератид). **5. Крестообразный тип.** Прямые радиальные каналы без ветвления отходят почти под прямым углом от продольного канала в средней части сегмента и протягиваются к срединной области соединительного кольца. Наиболее характерным представителем является род *Deiroceras*. **6. Каналолакунный тип.** Продольные каналы неправильной формы присутствуют в сагиттальном сечении. От этих каналов на разных уровнях сегмента отходят радиальные каналы неясных контуров. Наиболее характерными представителями являются дискоактиноцератиды.

Строение сифонального комплекса и его преобразования во времени позволяют выявить у представителей отряда Actinocerida корреляционную связь между важными морфоструктурными перестройками и таксономическим разнообразием на уровне семейств и подотрядов. Так, раннеордовикские полидесмииды со сложной системой каналов имеют предков среди позднеордовикских протактиноцератид. Некоторое изменение сетчатой системы каналов наблюдается у ордовикских циртонибиоцерасов. Значительно упрощается эта система у среднеордовикских и позднеордовикских арменоцератид и актиноцератид, где радиальные каналы чаще изогнутые и реже арковидные. Увеличение среди актиноцератид количества представителей с арковидной формой каналов и появление таксонов с прямыми радиальными каналами имело место в раннем силуре. В позднем силуре существовали актиноцератиды с упрощенной арковидной системой каналов (род *Elrodoceras*). В девоне и карбоне произошло уменьшение разнообразия в строении сифонального комплекса, который характеризовался, в основном, слабо изогнутыми и прямыми радиальными каналами.

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ СРЕДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

А.Г. Константинов

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, KonstantinovAG@ipgg.sbras.ru

В настоящее время достаточно хорошо изучены систематический состав и распространение среднетриасовых аммоноидей Северо-Востока Азии (Дагис, Ермакова, 1981; Константинов, 1987; 1990; 1991; Дагис, Константинов, 1997; Dagys, 2001). Для ряда семейств восстановлены филогенетические связи и выявлены закономерности их эволюции, что позволило создать детальные зональные и инфразональные шкалы среднего триаса (Дагис, Константинов, 1986; 1995; Dagys, 1998; 2001) и достаточно надежно, на филогенетической основе, синхронизировать события в истории развития аммоноидей.

В среднетриасовую эпоху территория Северо-Востока Азии входила в состав Сибирской провинции Бореальной палеобиогеографической области (Дагис и др., 1979), палеоакватории которой были населены однотипной обедненной фауной, которая характери-

зовалась, по сравнению с синхронной фауной Тетической области, низким таксономическим составом и высокой степенью эндемизма аммоноидей на уровне родов и семейств. Сообщества бореальных среднетриасовых аммоноидей состояли как из видов, филогенетически связанных между собой, образующих эндемичные филогенетические ветви, так и видов-иммигрантов из палеоакваторий Тетической области. В развитии среднетриасовых аммоноидей Северо-Востока Азии установлены необратимые изменения их таксономического состава, заключающиеся в вариациях морфологического и таксономического разнообразия, соотношения в комплексах эндемичных таксонов и таксонов-иммигрантов, доминировании представителей отдельных семейств (Константинов, 2008). Направленность этих изменений была обусловлена совместным влиянием ряда абиотических факторов среды, важнейшими из которых были изменения климата, размеров и глубин акваторий.

На рубеже раннего и среднего триаса на Северо-Востоке Азии вымерли сибиритиды, парананнитиды, оленекитиды, кейзерлингитиды и сагечератиды (Дагис и др., 1979; Вавилов, 1983; 1992), появились первые парапопаноцератиды и грамбергииды. В среднем триасе продолжали существовать лишь отдельные микоцератиды (*Karangatites*). Анизийский этап характеризовался высокими темпами эволюции бореальных аммоноидей и увеличением их таксономического разнообразия. В составе анизийских аммоноидей Северо-Востока Азии определено 36 родов, относящихся к 11 семействам. Зональная шкала яруса, базирующаяся на развитии эндемичных бореальных таксонов, состоит из 22 биостратонов в ранге зон и подзон. Среди анизийских аммоноидей присутствуют раковины большинства морфологических типов, известных в триасе: офиоконы, оксиконы, дискоконы, платиконы, сфероконы, пахиконы. Разнообразными у них были также скульптура и очертания лопастных линий. Такое морфологическое разнообразие анизийских аммоноидей позволяет предположить, что в их составе, вероятно, были представлены различные жизненные формы головоногих моллюсков – нектобентосные, бентопелагические и планктонные, что может свидетельствовать об освоении аммоноидеями практически всех адаптивных зон моря. Адаптивная радиация проявилась также в реализации различных направлений эволюции, выявленных у арктохунгаритид (Dagys, 2001), бейрихитид (Константинов, 1991) и у некоторых других таксонов, а также, в целом, в усилении формообразования в бореальных бассейнах на уровне родов и семейств. Так, только в Бореальной области были распространены грамбергииды, арктохунгаритиды, цветковитиды и большинство парапопаноцератид, а арктохунгаритиды были в основном характерны для Северо-Востока Азии (Dagys, 2001). На протяжении анизийского века в палеоакватории Северо-Востока Азии постоянно проникали роды-иммигранты из низких палеоширот (*Anagymnites*, *Danubites*, *Malletoptychites*, *Neocladiscites*, *Anagymnotoceras*, *Hollandites*, *Ptychites*, *Longobardites*), но они не давали потомков и не играли существенной роли в сообществах бореальных аммоноидей. Основной фон в фауне аммоноидей составляли бореальные таксоны, достигающие 70% их родового состава. Однако для периодов развития трансгрессий – обширной раннеанизийской и менее масштабной позднеанизийской, выразившихся в вещественном составе отложений в разрезах (аргиллиты, глинистые алевролиты) (Егоров, 1996; Курушин, 2001), характерно преобладание в комплексах аммоноидей панбореальных родов, нивелировка видового состава аммоноидей (Константинов, 1991; 2008). Существенную роль в комплексах аммоноидей во время развития трансгрессий играли формы с обтекаемой гладкой инволютной раковиной с узкой приостренной или округленной вентральной стороной, которые обычно считаются обитателями более открытого и глубокого моря (Шевырев, 1986): роды *Grambergia*, *Pearylandites*, *Groenlandites*, *Lenotropites* в раннем анизии; роды *Intornites*, *Longobardites*, *Arctogymnites* – в позднем. В среднеанизийское время наблюдается некоторое обмеление морского бассейна на севере Сибири (Дагис, Казаков, 1984; Егоров, 1996) и, как следствие, возрастание географической дифференциации аммоноидей, в составе которых господствовали арктохунгаритиды, распространенные в основном в палеоакваториях Северо-Востока Азии.

Таким образом, анизийский этап по доминирующим группам разделяется на три подэтапа: раннеанизийский этап характеризовался господством грамбергиид, среднеанизийский – арктохунгаритид и позднеанизийский – бейрихитид. В конце анизия вымирают парапопаноцератида и большинство бейрихитид, продолжают свое существование птихитиды, кладисцитиды, уссуритиды, лонгобардитиды и цветковитиды. Среди последних в начале ладинского века появляется род *Eonathorstites*.

Ладинский этап характеризовался замедлением темпов эволюции бореальных аммоноидей и сокращением их таксономического разнообразия почти в три раза. В составе ладинских аммоноидей Северо-Востока Азии присутствуют представители 13 родов из 8 семейств. Зональная шкала яруса, построенная на развитии эндемичных бореальных семейств, состоит из 8 зон. Преобладающим типом формы раковины у аммоноидей ладина были оксикон или дискокон с приостренной вентральной стороной, реже встречались пахиконы и сфероконы. Скульптура представлена слабыми радиальными ребрами и складками, струйками, спиральными штрихами. По-видимому, ладинские аммоноидеи, обитавшие в палеоакваториях Северо-Востока Азии, относились исключительно к бентопелагической жизненной форме и были обитателями открытого и глубокого моря. Стабильность условий среды определяла их относительно медленную эволюцию. Среди аммоноидей в бассейнах ладинского века преобладали панбореальные роды цветковитид (*Eonathorstites*, *Tsvetkovites*), натгорститид (*Indigirites*, *Nathorstites*, *Stolleyites*), птихитид (*Arctoptychites*), уссуритид (*Arctophyllites*), кладисцитид (*Sphaerocladiscites*), представленные небольшим числом одних и тех же или близких видов, распространенных во всей Бореальной области. Сибирскими эндемиками были лишь два рода: *Arctogymnites* и *Indigirophyllites*. Иммигрантами из южных палеоширот являлись *Longobardites*, *Aristoptychites* и *Lobites*.

Ладинский этап разделяется на два подэтапа. Первый подэтап соответствует фазам *oleshkoii*, *constantis* и *neraensis* и характеризуется доминированием в комплексах цветковитид; второй включает фазы *krugi*, *maclearni*, *macconnelli*, *lindstroemi* и *tenuis*, для него были типичны натгорститиды. На рубеже среднего и позднего триаса вымерли птихитиды, натгорститиды, род *Sphaerocladiscites* среди кладисцитид, и впервые в бассейне Северо-Востока Азии появились трахицератида: роды *Boreotrachyceras* и *Trachyceras*.

Работа выполнена при поддержке программ РАН № 23 и 28.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПЛАНКТОННЫХ ФОРАМИНИФЕР В МЕЛОВОМ ПЕРИОДЕ

Л.Ф. Копаевич

МГУ, Москва, lfkopaevich@mail.ru

История развития планктонных фораминифер (ПФ) складывалась в рамках последовательной изменчивости с постепенной трансформацией форм потомства во времени. Обычно новые таксоны закреплялись в эволюционном процессе, используя преимущество слабой конкуренции в периоды низкого таксономического разнообразия. Концепция развития, включающая непрерывное усовершенствование морфологических признаков, не может объяснить причину сохранения и устойчивости примитивных форм одновременно с вымиранием сложных, высокоспециализированных таксонов. Узкая специализация, обеспечившая себе комфортные условия для дальнейшего развития, в результате острой конкуренции в определенные моменты нестабильности среды становилась непригодной для продолжения развития. При этом длительное существование примитивных форм, оттесненных конкурентами на задний план, приносило им огромное преимущество в сфере борьбы за существование. Группы примитивных таксонов обеспечивали восстановление сообщества и были необходимы для устойчивости экологической системы (Красилов, 1986).

В условиях кризиса примитивные жизнеспособные таксоны заселяли большие пространства, подготавливая почву для более конкурентоспособных видов следующей стадии. Занимая освободившиеся экологические ниши, виды-космополиты вынуждены были менять свою жизненную стратегию, а вместе с этим и свою морфологию, усложняя и совершенствуя ее.

Эволюция ПФ, развитие новых структурных элементов раковины, характера орнамента были тесно связаны с океаническими обстановками. Развитие морфологически продвинутых таксонов определялось расширением умбиликальной площадки и главного устья, развитием дополнительных устьев на умбиликальной, реже на дорзальной стороне, развитием структур, окаймляющих главное устье, эволюцией кия от простого ряда пустул или бугорков до двойного кия у большинства глоботрунканид. Ярко выраженный киль являлся одним из наиболее характерных признаков раковин ПФ, начиная с альбского века (Кобаевич, Вишневецкая, 2008; Кобаевич, 2010, 2011). В процессе филогенеза наблюдается преимущественное развитие кия на дорзальной стороне, на умбиликальной он появляется позже. Этим можно объяснить более раннее появление однокилевых *rotaliporids*, чем двукилевых *globotruncanids* (Корчагин, 2003). Усложнение морфологии, наилучшим образом позволяло приспособиться к изменениям окружающей среды и оптимально использовать жизненные ресурсы. Эволюция ПФ шла постепенно от примитивной «глобигериноподобной» раковины с простым устьем к килеватым, сильно скульптурированным формам со сложно построенным устьевым аппаратом.

Развитие этих признаков происходило параллельно с возникновением новых таксонов в соответствии с теорией прерывистого равновесия, когда таксон мог долгое время существовать без изменений, а затем новые признаки быстро формировали совершенно новый морфотип. При этом развитие шло в разные этапы геологического времени разными путями: в одном случае накопление морфологических изменений происходило постепенно, с возникновением большого количества переходных форм (градуализм, кампанмаастрит). Во втором – новый таксон возникал скачкообразно, когда морфологические различия существенны, а переходные формы отсутствуют (пунктуализм, турон–коньяк).

ПФ юры и нижнего мела вплоть до готерива состоят из мелких трохоспиральных форм с простой «глобигериноподобной» раковиной, с шаровыми камерами, примитивным устьем и отсутствием орнамента и килей. Эти примитивные таксоны жили в неглубоких окраинных морях (Leckie, 1987). Адаптация фораминифер к планктонному образу жизни обеспечивалась изменением структуры раковины и цитоплазмы. Постепенно формы с раковиной различного типа строения и орнамента занимали зоны с отличающейся батиметрией и расстоянием от береговой линии (Hart, Bailey, 1979; Caron, Homewood, 1983; Горбачик, 1986; Горбачик, Кобаевич, 1992; Gorbachik, Kobaevich, 2011).

Благоприятным для развития планктонной биоты отрезкам времени соответствовали «политаксонные» периоды или периоды высокого таксономического разнообразия. В это время стабильных условий популяция подвергалась слабым воздействиям случайных колебаний параметров среды. Возникали плотные популяции относительно постоянного объема, в которых существовала активная конкуренция среди взрослых особей. При этом наиболее приспособленными к условиям среды оказывались крупные организмы с усложненной морфологией раковины. Популяциям такого типа присущ отбор, который характеризуется более растянутым во времени процессом размножения, более крупным и морфологически более специализированным потомством. Основные жизненные ресурсы при этом направлены на повышение выживаемости, что и влечет за собой усложнение морфологии раковины. Для моментов геологической истории, когда происходили крупные экологические перестройки, основную роль играли представители с высокой репродуктивностью и экологическим оппортунизмом, но низкой степенью выживаемости потомства. Вследствие такой стратегии органический мир способен к восстановлению своего потенциала.

Подсчет таксономического разнообразия, флуктуации морфологии раковины, появление специфических морфотипов (с удлинёнными, раздвоенными камерами) позволили выделить поли- и олиготаксонные периоды в меловой истории ПФ. К числу палеоокеанологических обстановок, влиявших на чередование этих периодов, следует отнести: возникновение обстановок дефицита кислорода, эпизоды похолодания и чередование трансгрессивно-регрессивных циклов. Таким образом, чередование политаксонных и олиготаксонных этапов в развитии ПФ помогает при палеоокеанологических реконструкциях и служит дополнительным подтверждением результатов, получаемых современными геохимическими и изотопными данными. Интересные результаты получаются при сравнении чередования поли- и олиготаксонных эпизодов у разных групп зоопланктона, например, ПФ и радиолярий (Vishnevskaya, Koraevich, 2013).

Коллапс биоты ПФ на рубеже маастрихта и дания мог иметь поликазуальную природу, которая определялась импактным событием, мощным трапповым вулканизмом и изменением параметров водной толщи.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 12-05-263, 12-05-00690-а и 12-05-00196-а.

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ ЭОДИСЦИДНЫХ ТРИЛОБИТОВ В РАННЕМ И СРЕДНЕМ КЕМБРИИ (СИБИРСКАЯ ПЛАТФОРМА)

Коровников И.В.

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, KorovnikovIV@ipgg.sbras.ru

Подотряд *Eodiscina Kobayashi*, 1939 является одной из важных групп трилобитов при определении возраста нижнекембрийских и среднекембрийских пород в пределах Сибирской платформы. Первые представители этой группы появились на платформе в середине атдабанского века раннего кембрия. Их находки приурочены к зоне *Delgadella anabara*. Последние представители этой группы были найдены в низах майского яруса среднего кембрия. Всего в настоящее время из нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы описано 53 вида и один подвид эодисцидных трилобитов, которые принадлежат 17 родам. Некоторые роды состоят из одного вида, в составе других родов имеется по несколько видов. Из более 50 видов только несколько встречаются за пределами Сибирской платформы, остальные являются эндемиками.

Первые представители эодисцидных трилобитов были обнаружены в среднем течении р. Лена в средней части пестроцветной свиты. Это *Triangulina parvula* (Репина, 1965) и *Delgadella anabara* (Ярусное расчленение нижнего кембрия, 1984). На севере Сибирской платформы в отложениях, сопоставляемых с зоной *Delgadella anabara*, кроме зонального вида встречены *Delgadella sakhaica* и *Delgadella pervulgata* (Репина и др., 1974). Таким образом, в середине атдабанского яруса на Сибирской платформе насчитывается сразу 4 вида, принадлежащих 2 родам. В более древних отложениях представители эодисцидных трилобитов не найдены. Дальнейшее развитие этих трилобитов происходит довольно стремительно. Уже из следующей зоны *Judomia-Uktaspis* (Prouktaspis) описано 15 видов. Появляются представители еще двух родов (*Hebediscus*, *Korobovia*) и увеличивается видовое разнообразие рода *Delgadella*.

Почти такое же количество видов (14) имеется в первой (нижней) зоне ботомского яруса. На этом уровне происходит практически полное обновление видового состава. Исчезают 10 видов, появляются 11 новых. Обновляется также и родовой состав – появляется 5 новых родов (*Calodiscus*, *Chelediscus*, *Neopagetina*, *Shevelicus*, *Lenadiscus*). Из второй зоны ботомского яруса известно только 6 видов эодисцидных трилобитов, принадлежащих 3 родам (*Calodiscus*, *Delgadella*, *Neopagetina*). Позднее продолжается уменьшение количества видов вплоть до конца ботомского яруса. В третьей зоне ботомского яруса насчитывает-

ся 5 видов, принадлежащих 2 родам, а в последней зоне – только два вида: *Neopagetina primaeva* и *Neopagetina rjonsnitzkii*.

Начало тойонского века раннего кембрия ознаменовалось новой вспышкой развития эодисцид, но менее существенной, чем в конце атдабанского и в начале ботомского веков. Для первой зоны тойонского яруса характерно 5 видов, принадлежащих 3 родам. Такое же количество видов и родов определено из второй зоны тойонского яруса. И, наконец, в верхах тойонского яруса, в пределах зоны *Anabaraspis splendens* присутствуют 3 вида: *Neopagetina orbiculata*, *Neopagetina venusta* и *Pagetia horrida*.

С началом среднего кембрия вновь наблюдается увеличение таксономического разнообразия эодисцидных трилобитов. В зоне *Ovatoryctosara* амгинского яруса встречено 8 видов принадлежащих 5 родам. На этом уровне имеет место практически полное обновление состава – из 8 видов здесь впервые появляются 7. Также обновляется родовой состав – появляются новые роды *Eodiscus* и *Pagetides*. Это же число видов имеет место во второй зоне амгинского яруса. Родов здесь 6, появляются новые: *Opsidiscus*, *Kiskinella*. Позднее в развитии эодисцид вновь наступает кризис. Во второй половине амгинского яруса количество видов сначала уменьшается до 2 (*Eodiscus oelandicus*, *Pagetia ferox*), а потом несколько увеличивается (до 5 видов). Самые поздние находки представителей подотряда *Eodiscina* приурочены к низам майского яруса среднего кембрия Сибирской платформы (зона *Anaprolenus henrici*). Они представлены двумя видами: *Eodiscus borealis*, *Eodiscus punctatus* (Егорова и др., 1982). В более молодых отложениях эодисцидные трилобиты не встречаются.

Таким образом, в развитии представителей подотряда *Eodiscina* на Сибирской платформе выделяется три этапа, начала которых характеризуются увеличением видового и родового разнообразия и в дальнейшем уменьшением их числа.

1 этап. После первого появления на платформе эодисцид в середине атдабанского века, в конце атдабанского и в начале ботомского веков имело место первое и наиболее значительное увеличение видового разнообразия. Однако в дальнейшем в ботомском веке происходит довольно резкое сокращение видового и родового состава эодисцидных трилобитов. В самом конце ботомского века в Сибирском палеобассейне существовало только два вида. Сокращение видов, вероятно, связано с углублением палеобассейна и последовавшей за этим резкой сменой фациальных обстановок, особенно в восточной части Сибирского палеобассейна.

2 этап. Такая же обстановка, но менее резкая, существовала в тойонском веке. В начале века происходит незначительное увеличение видового и родового составов эодисцидных трилобитов. Однако в конце века остается только три вида. Увеличение разнообразия, вероятно, можно объяснить тем, что в тойонском веке появились новые виды, которые жили в более глубоководных частях палеобассейна.

3 этап. Средний кембрий на Сибирской платформе начался для эодисцидных трилобитов с нового пика увеличения видового и родового разнообразия. В начале амгинского века появилось несколько новых родов, содержащих по несколько видов. Однако во второй половине века число родов уменьшается до двух. Соответственно уменьшается и численность видового состава. В конце амгинского века подотряд *Eodiscina* представлен 4 видами рода *Eodiscus* и одним видом рода *Opsidiscus*. В самом начале майского яруса два вида рода *Eodiscus* оказались последними из существовавших в кембрии эодисцидных трилобитов.

Следует отметить, что в начале майского века в Сибирском палеобассейне произошли существенные изменения в условиях осадконакопления. В обширной восточной, относительно глубоководной части, где шло накопление черносланцевых толщ, начали накапливаться терригенно-карбонатные осадки. Вероятно, это могло стать одной из причин исчезновения эодисцидных трилобитов на Сибирской платформе. Кроме этого, в начале амгинского века появились и начали стремительно развиваться представители подотряда *Agnostina* Salter, 1964, которые занимали в экосистемах сходные с эодисцидными трилобитами экологические ниши. Возможно, что конкуренция представителей двух близких подот-

рядов оказала влияние на угасание эодисцид. Следует отметить, что и в других регионах на начало майского яруса приходится их вымирание. Лишь в Австралии (Orlik, 1963; Jell, 1975) и Швеции (Westergaard, 1950) эодисциды встречены в более молодых отложениях кембрия.

Начала установленных этапов приурочены к границам веков. Так, начало первого этапа приходится на пограничный интервал атдабанского и ботомского веков. Начало второго этапа маркируется границей ботомского и тойонского веков. Третий этап приходится на границу тойонского и амгинского веков среднего кембрия.

В начале первого этапа развития эодисцид на Сибирской платформе появились и широко распространились представители этой группы. Это *Hebediscus attleborensis*, *Triangulaspis annio*, *Calodiscus schucherti*, которые могут быть использованы в качестве видов для маркировки нижней границы 4 яруса кембрия в разрабатываемом в настоящее время новом варианте Международной стратиграфической шкалы.

К ВОПРОСУ О ФИЛОГЕНИИ УСТРИЦ (BIVALVIA, OSTREOIDEA)

И.Н. Косенко

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, KosenkoIN@ipgg.sbras.ru

Проблема эволюции устриц и филогенетических отношений между ними затрагивалась в ряде работ (Чельцова, 1969; Pugaczewska, 1971; Treatise, 1971). В Международных основах палеонтологии (Treatise, 1971) использована наиболее близкая к современной (Carter et al., 2011) систематика устриц, однако и она к настоящему времени претерпела множество изменений.

Новые данные позволили также пересмотреть временные границы существования крупных таксонов устриц. Недавняя находка *Crassostrea tetoriensis* в келловейских отложениях Японии (Komatsu et al., 2002) увеличивает диапазон существования крассостреин с раннего мела до средней юры, делая их более древними, чем остреины. Исследование генома современных устриц родов *Lopha*, *Ostrea*, *Crassostrea* и *Saccostrea* показало близость современных представителей родов *Lopha* и *Ostrea* и их отдаленность от родов *Crassostrea* и *Saccostrea* (Foighil, Taylor, 2000). Эти данные доказывают правомерность выделения мезозойских лофоподобных устриц в отдельное семейство (Malchus, 1990; Carter et al., 2011) и смещают нижнюю временную границу существования современных лофеин до миоцена (Malchus, 1990; 1998).

Модель филогенетических связей крупных таксонов (уровня подсемейства и выше), основанная на современных данных, представлена на рисунке. Опираясь на нее, можно проследить основные этапы в эволюции устриц. В позднем триасе появляются первые устрицы: в карнии – грифеи в Арктическом бассейне и палеолофы в Тетис-Палеопацифике, в рэте происходит расселение лиострей в Европе. Вопрос о полифилетическом или монофилетическом происхождении палеолоф и грифей до сих пор остается дискуссионным, как и происхождение лиострей от грифей. В ранней юре происходит миграция грифей из Арктического бассейна и их активное распространение в Европе. В средней юре происходит бурная диверсификация устриц, появляются первые экзогирины (широко распространенные представители рода *Nanogyra*) и крассостреины в Палеопацифике. На границе юры и мела происходит резкое сокращение разнообразия грифейин, диверсификация экзогирин и появление пикнодонтин и остреин. Интересной особенностью является независимое появление хомат в различных ветвях устриц (у представителей *Exogyrinae*, *Rusnodonteinae* и *Ostreinae*). На поздний мел приходится расцвет всех устриц, в это время наблюдается наибольшее родовое разнообразие. К концу мела–началу палеогена вымирают практически полностью экзогирины и арктостреиды. В кайнозое происходит дальнейший расцвет крассостреин и остреин, в миоцене появляются современные лофеины. До настоящего времени продолжают существовать пикнодонтеины, однако их видовое разнообразие невелико.

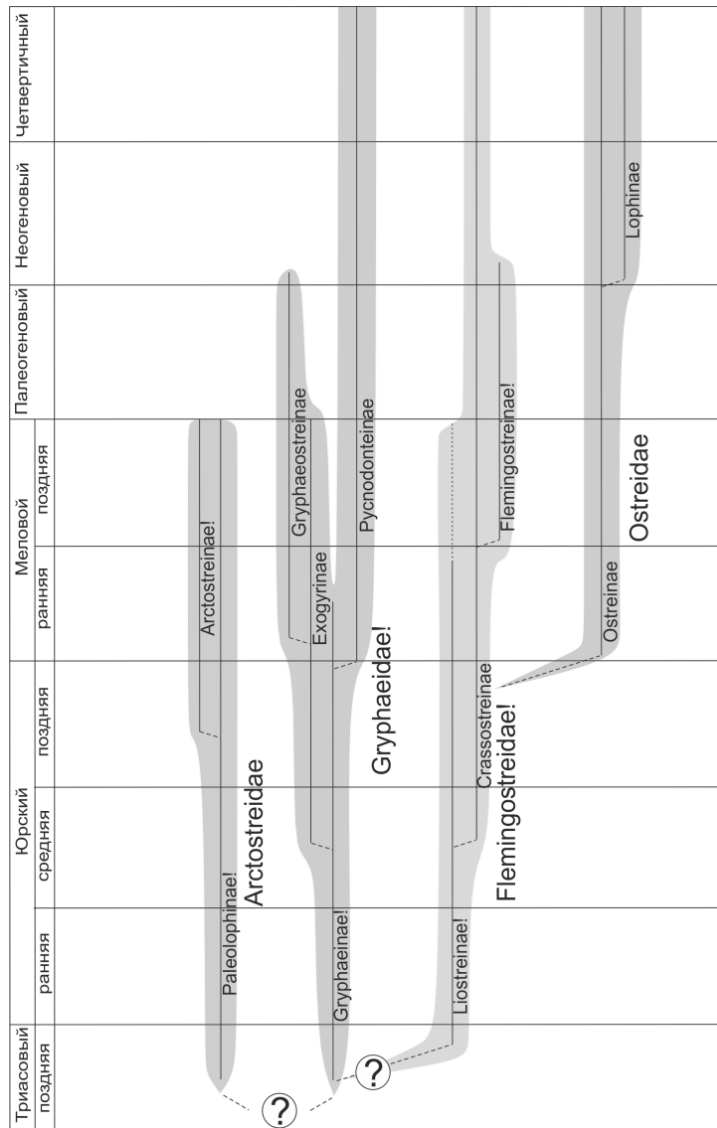


Рис. Модель филогенетических связей надсемейства Ostreoidea.

Устрицы в эволюционном плане являются консервативной группой, тип строения не менялся коренным образом практически с момента их появления. Главным событием, приведшим к диверсификации устриц, явился переход от прикрепленного образа жизни к обитанию на мягком субстрате (Seilacher et al., 1985). Этот переход в разных группах происходил за счет различных механизмов, часто приводя к возникновению новых крупных таксонов. Грифеи и экзогиры приспособились к жизни на мягком субстрате за счет изменения строения макушки, позволившего приподнять смычный край над поверхностью грунта. Другими путями решения этой проблемы были: облегчение раковины (Crassostreinae), приобретение ребристой скульптуры (Arctostreidae) и переход к вертикальному, погруженному в осадок положению (*Konbostrea*, *Saccostrea*, *Platygena*, *Deltoideum*) (Seilacher et al., 1985; Machalski, 1998). За изменением этиологии и морфологии зачастую следовали преобразования микроструктуры раковин (упрощение микроструктуры экзогирин или появление меловых камер и лигостракума у крассотреин) (Чельцова, 1969; Chinzei, 1995; MacDonald, 2011). Такие смены образа жизни происходили на протяжении существования устриц неоднократно, приводя к образованию гомеоморфных таксонов. Для грифей известны гомеоморфы, относящиеся к родам *Aetostreon*, *Texigryphaea*, *Pycnodonte*, *Sokolowia* и *Odontogryphaea*. Из них непосредственными потомками грифей являются только *Texigryphaea* и

Ryncodonte (Treatise, 1971). Современные представители Lophinae гомеоморфны вымершим Arctostreidae и отличаются от них микроструктурой и скорее всего особенностями размножения (Malchus, 1990; Foighil, Taylor, 2000). Независимое появление хомат и камер в микроструктуре раковин в различных ветвях устриц объясняет модель «лежащей в основе синапоморфии» (Saether, 1979; Malchus, 1998). Модель предполагает существование одного исходного вида, генетический код которого развивается в ходе эволюции, но не задает однозначно сам фенотип. Потомками наследуется генетический код, но не всегда фенотип предка. Повторяющаяся независимая активация генетического кода, срабатывающая от определенных факторов среды, дает основу параллельной эволюции последовательных линий. Модель также объясняет и распространенность гомеоморфизма у устриц.

Таким образом, главным фактором, определяющим появление новых признаков у устриц и дальнейшее увеличение разнообразия, является смена субстрата, провоцирующая смену этологии моллюсков. Причиной вымирания крупных таксонов устриц, на наш взгляд, является конкуренция с более адаптированными к новым условиям родственными таксонами устриц. Глобальными факторами, влияющими на эволюцию устриц, несомненно, являются климатические изменения и, возможно в большей степени, колебания уровня моря.

Работа выполнена при поддержке по программам РАН № 23 и № 28 и РФФИ, проект № 12-05-00453.

ТЕРМИНАЛЬНАЯ ДИВЕРСИФИКАЦИЯ И БИОГЕОГРАФИЯ КУНГУРСКИХ–ПОЗДНЕПЕРМСКИХ КОРАЛЛОВ БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

О.Л. Коссова¹, Д. Вайер²

¹*ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, Olga_Kossovaya@vsegei.ru*

²*Музей естествознания, Берлин, Германия*

Пермские кораллы Бореальной области представлены только одиночными формами с простым строением скелета. В целом группа может быть названа «non-colummelata» по отсутствию осевых образований, в отличие от типичных «циатаксониевых» кораллов, характерных, в основном, для глубоководных и умеренно-температурных обстановок (Kossovaya, 2007). Исключение составляет единичная находка *Leonardophyllum* sp. из формации Kaps Stosch Восточной Гренландии (Flugel, 1973; Fedorowski, Vamber, 2001).

В основу проведенного анализа положены авторские материалы и ревизия кораллов из фондов Палеонтологического института РАН из кунгурских отложений по разрезу Кожим, из верхней перми Омолонского массива (сборы В.Г. Ганелина), кораллы из разрезов Шпицбергена (сборы D. Blomeier), авторские сборы и сборы коллег из стратотипических разрезов байтуганских и камышлинских слоев казанского яруса в районе дер. Байтуган и Камышла Самарской области. Также проведена ревизия коллекций пермских кораллов Шпицбергена к публикациям E. Ezaki (1992) и G. Tidten (1972). Анализ кунгурско-позднепермских сообществ различных регионов Бореальной области (бассейна Свердруп Канадского Арктического архипелага, Архипелага Шпицберген, Гренландии, Омолонского массива, Приполярного Урала) и включенной в нее широкой зоны относительно теплого умеренного пояса (Восточно-Европейская платформа и Цехштейн) показывает морфологическое однообразие фауны в целом. Обширная биогеографическая провинция, в которую нами включен и Омолонский массив, была названа каллофиллумовой по роду *Calophyllum Dana*, присутствовавшему во всех рассматриваемых местонахождениях (Fedorowski, Vamber, 2007). По-видимому, каллофиллумовая провинция охватывала теплую и холодную части умеренного пояса. Развитие кораллов Бореальной области происходило в период неоднократных осцилляций климата, что существенным образом сказалось на численности и составе сообществ.

Наиболее существенным признаком комплекса в целом является появление и широкое распространение рода *Calophyllum* Dana. Род может быть отнесен к «Lazarus taxa», т.е. таксонам, периодически пропадающим в геологической летописи. Для второй половины кунгурского века (в объеме МСШ) характерно присутствие исключительно мелких форм. Это относится и к впервые появившимся представителям *Calophyllum* sp. nov. 1, к видам *Soschkineophyllum* из разреза Кожим и видам *Euryphyllum* из толщи Vøtingen основания формации Кап Старостин (Kapp Starostin) в разрезе Фестинген (Ezaki, 1992). Выявлено сходство *Calophyllum* sp. nov. 1 со значительно более поздними представителями данного рода из глауконитовых известняков в среднем течении р. Хивач (Омолонский массив) (Соколов, 1960). Кунгурский возраст отложений Шпицбергена основан на данных по конодонтам. Здесь встречены конодонты *N. pnei*, *N. svalbardensis*, *Sweetognathus whitei* (Nackrem et al., 2013).

По изменчивости таксономического разнообразия и численности установлены сообщества «к» и «г» типов. Сообщество со стратегией «к» типа, к которому отнесен комплекс, встреченный в байтуганских и камышлинских слоях эпиконтинентального бассейна Восточно-Европейской платформы, представлено доминирующими *Calophyllum columnare* (Schlotheim). В комплексе байтуганских слоев встречаются мелкие калофиллумы, близкие *Calophyllum baituganensis* (Soshkina) (Сошкина и др., 1941). Сообщество характеризуется низким разнообразием и большим количеством экземпляров каждого вида. По находкам аммоноидей, сходных с комплексом из формации Assistance, возраст вмещающих отложений рассматривается как роадский (Леонова, 2004). Совместно с комплексом аммоноидей в формации Assistance бассейна Свердруп указан вид конодонтов *Mesogondolella idahoensis* – зональный таксон роадского яруса (Beauchamp et al., 2009). Возможно, этому уровню отвечает толща 5 разреза Фестинген, так как форма, изображенная из этого разреза (Ezaki, 1992) близка именно казанским экземплярам *Calophyllum columnare* (Schlotheim). Сопоставление подтверждается находками *Mesogondolella idahoensis* из формации Кап Старостин и п-ва Трескелен на Хорнсунде (Szaniawski, Malkowski, 1979).

Вордско-кэптенский комплекс, распространенный на Шпицбергене и в бассейне Свердруп (Арктическая Канада) характеризуется максимальным разнообразием и интерпретируется как сообщество типа «г». Из вордской части разреза Трескелен описан разнообразный комплекс, содержащий *Euryphyllum*, *Allotropiochisma*, *Calophyllum* (Chwieduk, 2007). По последним данным объем формации Кап Старостин в разных частях архипелага различен. На п-ве Трескелен формация представлена только своей средней частью и имеет сокращенную мощность (5 м). Ее датировка ограничивается вордом (Chweduk, 2007), но не исключен и кэптенский возраст на основании сопоставления со сходными комплексами бассейна Свердруп, хорошо датированными по конодонтам (Beauchamp et al., 2009). На востоке Шпицбергена и, возможно, в разрезе Фестинген, формация Кап Старостин охватывает и более высокую лопингскую часть разреза (Blomeier et al., 2013). К составу комплекса, известному на Шпицбергене, можно добавить роды *Lytvolasma* и *Ufimia* из формации Trold Fiord и фациально ее замещающей формации Degerbøls бассейна Свердруп. На основании находок конодонтов возраст рассматривается как вордско-кэптенский. Здесь в нижней части указаны *Mesogondolella phosphoriensis* и в верхней части – *M. bitteri* (Beauchamp et al., 2009).

В верхней части разреза Фестинген в толще 8 указана *Sassendalia turgidiseptata* Tidten (Tidten, 1972; Ezaki, 1992). Это вид также известен из верхней части (в 130 м выше основания) формации Trold Fiord и из осыпи формации Degerbøls (Bamber, Fedorowski, 2001). Верхняя часть разреза формации Trold Fiord может относиться к кэптену на основании известных отсюда находок конодонтов *M. bitteri*.

Среди образцов из верхов хивачского горизонта ручья Правый Водопадный и р. Малая Ауланджа определен *Soschkineophyllum zavadovskiyi* Sokolov (Соколов, 1960). Крупные формы *Soschkineophyllum* из верхов формации Кап Старостин также близки к этой

группе. Присутствие сходных кораллов рода *Soshkineophyllum* и *Sassendalia* в верхней части (последний морской прослой) формации Кап Старостин и гижигинском горизонте позволяет предполагать наличие лопингских (татарских) отложений в верхней части свиты Кап Старостин в разрезе Фестинген (толща 8). По совокупности данных интервал распространения *Sassendalia turgidiseptata* Tidten – кэптенский–лопингский.

В бассейне Цехштейн (Германия) кораллы встречаются в базальном циклите (Werra cycle), который сопоставляется со средней частью вучапинского яруса. Два вида *Calophyllum columnare* (Schlotheim) and *Calophyllum quadrifidum* (Howse) близки к представителям данного рода из казанских отложений. Кораллы можно считать типичными для различных фаций в пределах умеренного пояса, поскольку они были найдены как в гетерозойных рифовых фациях, так и в более глубоководных и холодноводных обстановках центральной части бассейна Цехштейн, охватывавшего Англию, Литву и Германию. Внутренний эпиконтинентальный остаточный бассейн Цехштейна был связан с открытым океаном Восточной Гренландии, где сообщества более разнообразны. Наиболее богатая фауна описана из «Productus Limestone» и «Martinia Limestone» (Flügel 1973; Fedorowski 1982), относящихся по присутствию конодонтов зоны *Merillina divergens*–*Mesogondolella rosenkranzi* к вучапинию.

Формирование кораллового комплекса Бореальной области было связано со становлением холодного климата в Северном полушарии, что подтверждается не только распространением специфического комплекса кораллов, но и таксономическим составом других групп организмов. Характерные для теплого умеренного климата конодонты родов *Neostreptognathodus* и *Sweetognathus*, еще встречающиеся в начале кунгурского века, сменяются холодноводными *Mesogondolella* и *Merillina* (Mei, Henderson, 2001; Mei et al., 2002). Для позднекунгурского–роадского интервала Восточной и Северной Пангеи характерно проникновение родов *Epijuresanites*, *Tumaroceras* и несколько позже *Sverdrupites* из более северных районов Бореальной области (Верхоянье) (Кутыгин, 2004; 2012). Их появление, также как и более поздняя миграция кораллов из Омолонского бассейна на северо-запад могли быть связаны с расширением зоны холодного умеренного климата в кунгурском веке. Последовавшее потепление вордско–кэптенского времени привело к увеличению разнообразия кораллов в береговых бассейнах Пангеи и формированию более богатых сообществ в мелководных обстановках и более угнетенных в глубоководных.

Палеогеографические связи северной и южной калофиллумовой провинцией в кэптене (Kossovaya, 2009) осуществлялись через северный транзитный пояс, где существовали смешанные фауны. Однако только полипровинциальные таксоны характерны для северо-западного направления миграции, в отличие от перигондванских форм, для которых характерна многоступенчатая миграция из Южного полушария на север и северо-восток в субэкваториальную зону Палеопацифики.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект 11-05-00053а.

ЭВОЛЮЦИЯ И СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПЕРМСКИХ БРАХИОПОДОВЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНО- И ВОСТОЧНОБОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТЕЙ

Г.В. Котляр

ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, Galina_Kotlyar@vsegei.ru

Брахиоподы являются одной из представительных групп северных бассейнов Бореальной надобласти. Таксономический состав и пространственное распределение комплексов брахиопод свидетельствует об их принадлежности двум крупным биохориям – Западно- и Восточнобореальной областям. Сообщества пермских брахиопод Западнобореальной области приурочены к бассейнам Шпицбергена, Гренландии, севера Русской плиты, Печорского бассейна, Северного Тимана и Новой Земли, п-ова Канин, Пай-Хоя, о-ва Вайгач и Ка-

надского Арктического архипелага. Пермские брахиоподы Восточнобореальной области известны в Таймырском, Верхояно-Охотском, Колымо-Омолонском и Юконском бассейнах.

Ассельско-артинские брахиоподы Западнореальной области представляют собой тетический тип сообществ приэкваториальной климатической зоны. По экологическому типу они принадлежат к рифовым ассоциациям, характеризуются значительным таксономическим разнообразием и наследуют позднекаменноугольный тип ассоциаций. Наиболее представительные, разнообразные и детально изученные комплексы тетических брахиопод известны в северотиманском и североуральском бассейнах, образуя тимано-уральский тип сообществ. Для ассельского и сакмарского ярусов наиболее характерны и многочисленны *Quadrochonetes*, *Neochonetes*, *Chaoiella*, *Reticulatia*, *Echinoconchus*, *Calliprotonia*, *Marginifera*, *Urushtenia*, *Retaria*, *Linoproductus*, *Krotovia*, *Fimbriaria*, *Juresania*, *Brachitirina*, *Choristites*, *Purdonella*, *Eliva*, *Tiramnia*, *Wellerella*. В Северотиманском бассейне присутствует, кроме того, ряд единичных представителей родов *Sowerbina*, *Waagenoconcha*, *Kochiproductus*, *Schrenkiella*, *Indigia*. Среди спириферид широко развиты *Sulaella* и *Spiriferella*, многочисленны хонетиды. Различия таксономического состава в остальных биохориях Западнореальной области сводятся к уменьшению видового разнообразия.

Комплексы брахиопод конца сакмарского и артинского веков характеризуются обедненным таксономическим составом, что связано с постепенным возрастанием изоляции между западнореальными и приэкваториальными бассейнами. Характерна смена карбонатного осадконакопления на преимущественно терригенное и постепенная смена теплолюбивых ассоциаций брахиопод фаунами умеренных широт. Значительная часть теплолюбивых брахиопод тимано-уральского сообщества вымирает. Их сменяют представители родов *Anidanthus*, *Muirwoodia*, *Uraloproductus*, *Sowerbina* и *Spiriferella*. Характерно появление в Печорском и Новоземельском бассейнах единичных представителей рода *Jakutoproductus*.

Брахиоподы Восточнобореальной области этого периода характеризуются реликтовым резко обедненным систематическим составом, так называемым верхоянским типом сообществ (Ганелин, 2001), унаследованным с позднекаменноугольного периода. Полностью отсутствуют тетические элементы. Доминирующая роль в сообществе принадлежит представителям рода *Jakutoproductus*. Внутри якутопродуктусовой ассоциации установлена филогенетическая смена видов. Помимо доминантов в составе сообществ обычны *Tornquistia*, *Costotumulus*, *Achunoproductus*, *Tumulicosta*, *Rhynoleichus*, *Rhynchopor*, *Pseudosyringothyris*, *Tomioopsis*, *Neospirifer*, *Attenuatella*. В конце этапа разнообразие якутопродуктусовых сообществ брахиопод Восточнобореальной области увеличивается за счет появления местных родов *Vigdalia*, *Karnelli* и мигрантов из Западнореальной области – *Waagenoconch*, *Bathymionia*, *Spiriferella*.

Конец артинского и начало кунгурского веков связаны с крупной палеогеографической перестройкой. Окончательно сформировалась экосистема, характерная для зоны умеренных широт с терригенным типом осадконакопления. Устанавливается общность таксономического состава и структуры брахиоподовых сообществ всех бассейнов Бореальной надобласти. Помимо смены доминантов на разных стратиграфических уровнях происходит широкое взаимопроникновение таксонов разного ранга в бассейны этой надобласти. В результате широких миграционных связей между бассейнами Западно- и Восточнобореальной областей возник смешанный печоро-колымский тип сообществ. Характерна существенная общность брахиоподовых ассоциаций, выраженная наличием ряда общих родов и видов. Среди них *Komiella*, *Lissochonetes*, *Tornquistia*, *Waagenoconcha*, *Anidanthus*, *Megousia* (*M. kulikii*), *Yakovlevia*, *Uraloproductus*, *Costotumulus*, *Striapustula* (*S. coninckiana*), *Kolymaella*, *Pseudosyringothyris*, *Spiriferella*, *Timaniella*, *Neospirifer*, *Attenuatella*. Вместе с тем, характерными для ассоциации брахиопод Западнореальной области (Печорский бассейн) остаются многочисленные и разнообразные хонетиды – *Arctitreta*, *Dyoros*,

Svalbardia, а также *Thuleproductus*, *Sowerbina*, *Anemonaria*, *Kochiproductus*, *Arculina*, *Kaninospirifer*, *Cyrtella*.

Существенная перестройка и обновление брахиоподового сообщества происходит в это время и в бассейнах Восточнобореальной области. Исчезает большинство более древних родов и, что особенно важно, якутопродуктусовый тип сообществ. Характерно широкое распространение анидантид. Монотипные биотопы сообществ верхоянского типа сменяются политипными печоро-колымского. Происходит смена доминантов. Таксономический состав брахиоподовых сообществ определяется наличием коренных представителей Восточнобореальной области – *Anidanthus*, *Tumarinia*, *Pseudosyringothyris*, *Taimyrella*, возникших в более древних сообществах, и мигрантов – *Uraloproductus*, *Waagenoconcha*, *Striapustula*, *Timaniella*. Появление тимано-уральских и печорских родов и видов свидетельствует о расширении миграционных связей, вызванных трансгрессией этого времени и выравниванием климатических условий. С этого времени и до конца ранней перми брахиоподовые сообщества бассейнов Восточнобореальной области теряют свой ярко выраженный ранее эндемизм и приобретают значительное сходство с сообществами Западнобореальной области. В Таймырском бассейне смешанный состав брахиопод выражен еще контрастнее. Он представлен родами *Arctitreta*, *Spitzbergenia*, *Megousia*, *Anidanthus*, *Anemonaria*, *Tomioopsis*, *Attenuatella*. В Баренцевоморском бассейне, помимо перечисленных, присутствует род *Svalbardoproductus*.

Биармийский этап характеризуется существенным обеднением брахиоподовых ассоциаций Западнобореальной области, что связано с общей регрессией этого времени. В биармийское время североевропейские брахиоподы представлены родами *Aulosteges*, *Anemonaria*, *Globiella*, *Terrakea*, *Canocrinella*, *Camarophoria*, *Rhynchopora*, *Licharewia*, *Tumarinia*, *Permospirifer*, *Blasispirifer*, *Odontospirifer*, *Spiriferellina*, *Pinegathyris*, *Beecheria*. Одновозрастные комплексы других бассейнов Западнобореальной области весьма ограничены географически и характеризуются обедненным таксономическим составом. В Баренцевоморском бассейне комплекс брахиопод крайне беден и состоит из родов *Megousia* и *Spitzbergenia*, на п-ве Канин – *Wimanoconcha* и *Licharewia*, на Шпицбергене – *Megousia* и *Licharewia*.

В бассейнах Восточнобореальной области в биармийское время возникает новый эколого-палеогеографический тип брахиоподового сообщества – омонский. В сообществах, представленных моно- и олигомиктовыми ассоциациями, преобладали тонкоструйчатые линопродуктиды – *Omolonia*, *Terrakea*, *Magadania*. Помимо перечисленных в эту ассоциацию брахиопод входили страфолазиации – *Mongolusia*, *Strophalosia*, *Canocrinelloides*, *Anidanthus*, *Megousia*, *Anemonaria*, лихаревииды – *Tumarinia*, *Olgerdia*, *Rhynchopora*, *Kungella*, *Alispiriferella*, *Neospirifer*, *Tomioopsis* и *Attenuatella*. Роды *Canocrinella*, *Terrakea*, *Magadania*, *Alispiriferella*, *Neospirifer* известны в различных биохориях Западнобореальной области. В бассейне Таймыра близкая ассоциация брахиопод – *Arctitreta*, *Megousia*, *Strophalosia*, *Spitzbergenia*, *Terrakea*, *Magadania*, *Olgerdia*. Таксономический состав брахиопод Восточнобореальной области, по мнению В.Г. Ганелина (1984), свидетельствует о генетических связях с более древними кунгурскими брахиоподами, что выражается в наличии общих родов *Arctitreta*, *Megousia*, *Spitzbergenia*, *Anidanthus*, *Anemonaria*, *Tomioopsis*, *Attenuatella*.

Татарский этап в Западнобореальной области охарактеризован брахиоподами бассейнов нижнего Цехштейна Германии, Англии и Прибалтики. Для них свойственны роды *Streptorhynchus*, *Aulosteges*, разнообразные *Strophalosia*, *Horridonia*, *Canocrinella*, *Camarophoria*, *Pterospirifer*, *Crurithyris*, *Punctospirifer*, *Cleiothyridina*. В формации Верра Калининградской области впервые совместно с брахиоподами обнаружены конодонты *Merrellina divergens* – космополитный вид, широко распространенный в бассейнах Палеотетиса, Северной Америки, Перигондваны, Гренландии. В бассейнах Шпицбергена брахиоподы представлены крайне обедненным комплексом, состоящим всего из двух видов

рода *Haydenella* – *H. wilczeki* и *H. gefoensis* – типичных представителей приэкваториальных бассейнов, что свидетельствует о возобновлении палеогеографических связей с Палеотетисом и потеплении климата. Виды *Haydenella wilczeki* и *Pterospirifer alatus* присутствуют также в бассейне северо-восточной Гренландии (Фолдвик Крик формация) совместно с разнообразным комплексом брахиопод умеренно-широтной зоны Восточнотетической подобласти Палеотетиса (Котляр, 1978; 2013). О возобновившихся связях в конце пермского периода свидетельствует также присутствие тетического рода *Compressoproductus* в Ново-земельском бассейне

Брахиоподы Восточнобореальной области татарского времени представлены родами *Canocrinelloides*, *Stepanoviella Whindhamia*, *Penzhinaella*. Конец татарского времени ознаменован вспышкой видового разнообразия.

В развитии пермских брахиопод Бореальной надобласти могут быть выделены четыре крупных этапа: ассельско-артинский, кунгурско-соликамский, биармийский и татарский. Рубежи этапов характеризуются резким изменением таксономического состава брахиопод и определяются событиями увеличения или спада видового разнообразия. На отдельных этапах отмечено наличие палеогеографических связей с бассейнами Палеотетиса и потепление климата.

Наличие биполярных видовых и родовых таксонов брахиопод отмечается в каждом из рассмотренных этапов, что, очевидно, связано с крупными трансгрессиями, способствовавшими взаимопроникновению отдельных таксонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты 11-05-00950, 11-05-00053, 13-05-00642.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФОРАМИНИФЕР НА РУБЕЖЕ ДЕВОНА И КАРБОНА

Е.И. Кулагина, Н.В. Фазлиахметова

ИГ УНЦ РАН, Уфа, elenkul@mail.ru

На рубеже девона и карбона в развитии фораминифер отмечаются существенные перестройки. Происходит угасание квазиэндоитрин и зарождение чернышинеллид (Дуркина, 1984; Рейтлингер, 1961, 1970, 1989; Рейтлингер, Дуркина, 1988). Вымирание квазиэндоитрин произошло в короткое время, но не одновременно по регионам. На Южном Урале последним их представителем является примитивный вид *Quasiendothyra communis*, который известен в конодонтовой зоне *Siphonodella. sulcata*. В некоторых районах, например, в Моравии, крупные специализированные квазиэндоитры распространены в зоне *S. sulcata* (Kalvoda, 2000; 2013).

В пограничных отложениях девона и карбона Южного Урала определено более 110 видов из 30 родов, относящихся к отрядам *Parathuramminida*, *Earlandiida*, *Tournayellida*, *Endothyrida*, и формы *incertae sedis* (Кочеткова и др., 1985, 1987; Kulagina, 2013). Однокамерные и двухкамерные фораминиферы представлены родами: *Parathuramina*, *Parathuramminites*, *Archaesphaera*, *Vicinesphaera*, *Bisphaera*, *Rauserina*, *Cribrosphaeroides*, *Diplosphaerina*, *Eotuberitina*, *Earlandia*, *Eovolutina*. Остальные роды относятся к эндоитридам и турнейллидам. В зоне *Q. communis* насчитывается более 40 видов фораминифер. В средней части зоны *Q. kobecitana*, отвечающей расцвету квазиэндоитр, число видов приближается к 80. Такое увеличение видового разнообразия обусловлено радиацией *Quasiendothyra* (*Endothyrida*) и родов из отряда *Tournayellida* (*Septatournayella*, *Septaglomospiranella*, *Septabrunsiina*, *Tournayellina*).

Начало турнейского века характеризуется низким таксономическим разнообразием фораминифер (зоны *Tournayellina pseudobeata*, *Earlandia minima*). Наименьшее видовое разнообразие наблюдается в зоне *Earlandia minima*, где число видов равно 26, при этом по-

давляющее большинство их относится к однокамерным формам (*Archaeosphaera* – 3 вида, *Vicinesphaera* – 3, *Parathuramina* – 5, *Parathuramminites* – 3, *Bisphaera* – 5, *Eotuberitina* – 2). Двухкамерные формы представлены *Rauserina notata*, *Earlandia minima* и *Caligella antropovi*. Из многокамерных фораминифер встречены лишь *Glomospiranella rara* и *Tournayellina* cf. *pseudobeata*.

Нижняя граница каменноугольной системы или турнейского яруса в ОСШ принята в основании зоны *Tournayellina pseudobeata*. Зональный вид *T. pseudobeata* в настоящее время известен во Франко-Бельгийском бассейне, в Казахстане, на Урале, в Тимано-Печорской провинции (Вевель, 2009), в Чехии (Kalvoda, 2013). На Южном Урале зоне *T. pseudobeata* соответствуют слои с доживающими квазиэндотирами (верхняя часть зоны *Quasiendothyra kobeitusana* s. l.) (Кочеткова и др., 1985; 1987). Внутри этих слоев зафиксировано первое появление конодонта *S. sulcata* – маркера нижней границы каменноугольной системы (Pazukhin et al., 2009).

Появление первых турнейеллин произошло в фамене. *Tournayellina primitiva* известна в литвинском горизонте на западном склоне Южного Урала (Кочеткова и др., 1985), в зоне *Q. kobeitusana* Прикаспийской впадины (Гибшман, 2005), в средней части фамена Мелекесской впадины на Восточно-Европейской платформе (Зайцева, 2012). *T. vulgaris* встречается в турнейских отложениях восточного склона Среднего Урала, режевском горизонте разреза Першино (Постоялко и др., 1999), в отложениях верхнего фамена Талассо-Угамского региона Казахстана (Жаймина, 2007). Из верхнего подгоризонта режевского горизонта определены *T. insueta*, *T. septata* (Постоялко и др., 1999).

Появление зонального вида *Tournayellina pseudobeata* отмечено на разных стратиграфических уровнях, начиная с верхнего фамена, вблизи границы девона и карбона. В Берчогурской мульде единственный экземпляр найден в слоях с *Quasiendothyra kobeitusana substricta* (скв. БС-1, обр. 36), тогда как многочисленные экземпляры этого вида приурочены к слоям с гониатитами *Acutimitoceras* (Кочеткова и др., 1987). На западном склоне Южного Урала этот вид известен в основании упинского горизонта разреза Рязук (Kulagina, 2013), на Среднем Урале – в средней части нижнего подгоризонта режевского горизонта разреза Першино (Постоялко и др., 1990; 1999). В Тимано-Печорской провинции вид *T. pseudobeata* происходит из конодонтовой зоны *Patrognathus crassus* турнейского яруса (Вевель, 2009).

В пограничных отложениях девона и карбона распространены представители семейства Earlandiidae отряда Earlandiida: *Earlandia minima*, *E. elegans*, *E. aljutovica*, *E. magna*. Род *Earlandia* имеет широкое стратиграфическое распространение (силур–триас; Справочник..., 1993), однако появление некоторых видов может быть использовано для определения нижней границы каменноугольной системы.

Вид *Earlandia elegans* впервые описан из отложений серпуховского яруса разреза р. Таруса Подмосковского бассейна (Раузер-Черноусова и др., 1940), позже – из турнейских отложений Волго-Уральской области и западного склона Среднего Урала (Липина, 1955). В стратотипе гумеровского горизонта на Южном Урале совместно с конодонтами зоны *S. sulcata* этот вид встречается довольно часто (Пазухин и др., 2009). Он широко распространен в нижнем карбоне Урала, Русской платформы, Южного Тимана, Донецкого бассейна, Кузбасса, Казахстана, Омолонского и Колымского массивов, Средней Азии (Богущ, Юфев, 1966, 1980; Гроздилова, Лебедева, 1960; Пронина, 1963). Виды *E. minima*, *E. elegans*, *E. magna* появляются в зоне *Earlandia minima*–*Bisphaera malevkensis* Большого Каратау (Жаймина, 2007). Самое раннее стратиграфическое появление *E. elegans* отмечено Н.К. Быковой (Быкова, Поленова, 1955) в живетском ярусе на р. Чусовая. Таким образом, за исключением одного местонахождения, *Earlandia elegans* не встречен ниже турнейского яруса.

Вид *Earlandia minima* впервые описан из слоев этрень Русской платформы и близких к ним по стратиграфическому положению отложений Казахстана (Бирина, 1948). О.А. Липиной (1955) данный вид описан из турнейских отложений Русской платформы.

Вид распространен в интервале от зоны *Septatourmayella gausera* фамена до серпуховского яруса включительно на Русской платформе, Урале, Северном Тянь-Шане, в нижнем турне Донбасса, карбоне Омолонского и Колымского массивов, верхнем турне Кузбасса, в турнейском и визейском ярусах Северного Хараулаха (Богущ, Юферев, 1962, 1966, 1970; Бражникова, Вдовенко, 1971; Кочеткова и др., 1985; Постоялко и др., 1999).

Вид *Earlandia aljutovica*, описанный из верейского горизонта московского яруса Русской платформы (Рейтлингер, 1950), присутствует также в низах турнейского яруса Казахстана (Жаймина, 2007). Близкая форма происходит из гумеровского горизонта разреза Зиган на Южном Урале (Пазухин и др., 2009).

Представители семейств Earlandiidae и Tournayellininae могут рассматриваться как вспомогательные маркеры для определения нижней границы каменноугольной системы.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ВИДА «*SYRINGOPORINUS*» *ASEPTATA* (КОРАЛЛЫ) ИЗ СИЛУРИЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОДНЯТИЯ ЧЕРНОВА (БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКАЯ ТУНДРА)

В.Ю.Лукин

ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, lukin@geo.komisc.ru

Присутствие силурийских отложений в Большеземельской тундре впервые было установлено Г.А. Черновым в 1941 г. при описании коренных выходов на реках Тарью и Падымейтывис. Более детальные исследования в этих районах проводили В.С. Князев в 1952 г., Г.А. Чернов в 1961 и 1964 гг., А.И. Антошкина в 1973 г. и др. В результате этих исследований было установлено широкое распространение силурийских отложений в пределах полосы развития дислоцированных палеозойских пород, названной в честь А.А. Чернова поднятием Чернова (каньоны рр. Тарью, Падымейтывис, Сизимцелебейшор, Ховрашор и Кайтошор).

Разрез силурийских отложений на поднятии Чернова сложен в основном карбонатными породами – известняками и их глинистыми и доломитовыми разностями, имеющими в основном позднесилурийский возраст.

Особый интерес для исследований представляет разрез силура по руч. Безымянный, левому притоку р. Падымейтывис. В нижнем течении ручья наблюдается уникальный для всей площади поднятия непрерывный разрез карбонатной толщи, сложенной как нижнесилурийскими (лландовери, венлок), так и верхнесилурийскими (лудлов) отложениями общей мощностью около 200 м.

В данном разрезе имеются прослои органогенных известняков, основную массу которых составляют крупные колонии строматопороидей, трубчатые табуляты и одиночные ругозы. Возможно, это переходные слои между венлокскими и ллудловскими отложениями.

Из одного такого слоя В.Ф. Барская (из коллекции Г.А. Чернова) описала вид *Syringoporus aseptata* (Барская, 1967), родовая принадлежность которого должна быть пересмотрена. Представители этого вида не образуют полипник как таковой, а встречаются в виде скоплений многочисленных трубчатых кораллитов. Они переплетаются между собой, разветвляются, обрастая колонии строматопороидей, табулят и остатки другой фауны. При этом соединительные образования между кораллитами не наблюдаются. В некоторых случаях кораллиты врастают в ценостеум строматопорат. Установлено, что своеобразное строение кораллитов, заключающееся в отсутствии соединительных образований и развитии воронкообразных дниц с осевым каналом, пересеченным горизонтальными диафрагмами, свидетельствуют о принадлежности этого вида к роду *Aulocystella* отряда Auloporida. Род *Aulocystella* в силурийских отложениях встречается в разрезах восточного склона Урала и впервые был отмечен в силурийских отложениях на поднятии Чернова.

Подобные прослои, состоящие практически из монотаксонных трубчатых табулят, обнаружены в нижнесилурийских разрезах арктических островов. Метровый прослой с *Syringopora* sp. описан М.А. Смирновой из отложений верхней части венлока п-ова Е. Хатанзея (Новая Земля); эта форма очень близка к *Aulocystella aseptata*.

В стратотипическом разрезе среднинской свиты (верхи лландовери) на о-ве Октябрьской революции (арх. Северная Земля) отмечены два биострома (мощностью 1,8 и 3 м), сложенных желваковыми колониями строматопорат и в меньшей степени трубчатыми табулятами, среди которых определен *Syringocystis* sp. Род принадлежит отряду Auloporida и семейству Aulocystidae и отличается от рода *Aulocystella* лишь более крупными и толсто-стенными кораллитами и не всегда выраженной осевой трубкой. Виды рода *Syringocystis*, образующие скопления, распространены также в отложениях верхнего лландовери Эстонии.

Таким образом, описанный ранее вид *Syringoporinus aseptata* Barskaja не имеет каких-либо соединительных образований и по отсутствию сообщения между кораллитами он должен быть отнесен к инкоммуникатным табулятам, а именно к аулопоридам с родовым названием *Aulocystella*.

Нижнесилурийские отложения во многих регионах характеризуются сменой комплексов с доминированием трубчатых табулят (теличий–шейнвуд) на комплексы, состоящие преимущественно из цилиндрических колоний парастриатопорид (гомер). На некоторых уровнях они представлены скоплениями, образующими органогенные постройки, и часто являются пороодообразующими. Такие слои и пачки являются надежными стратиграфическими маркерами.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы», проект № 12-П-5-1015.

МИОСПОРЫ И БИОТИЧЕСКИЕ КРИЗИСЫ НА РУБЕЖАХ ПОЗДНЕГО ФРАНА (НА ПРИМЕРЕ РАЗРЕЗОВ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ)

В.Н. Манцурова

Филиал ООО «ЛУКОЙЛ-Инжиниринг» «ВолгоградНИПИморнефть»,
Волгоград, vmantsurova@lukoilvnm.ru

Принято считать, что биотические кризисы в континентальной биоте выражаются менее ярко (Алексеев и др., 2001), а в развитии наземных сосудистых растений вообще не фиксируются (Knoll, 1984). Тем не менее, резкие изменения в составе палинокомплексов указывают на два крупных эколого-биотических кризиса в развитии наземных растений (в рассматриваемом возрастном интервале): первый – вблизи границы среднего и верхнего франа и второй – вблизи верхней границы верхнего франа и фамена. И если второй (поздний) эколого-биотический кризис изучен многими исследователями-палеонтологами, то первый (ранний) остается малоизученным до настоящего времени, хотя ранг этого рубежа в сообществе наземных растений едва ли менее отчетлив по сравнению с поздним.

Биотический кризис вблизи границы среднего и верхнего франа охватил примерно одновременно наземные растительные сообщества на обширной территории Северного полушария. Изменения в составе палинокомплексов наблюдаются вблизи этого рубежа (граница семилукского и петинского горизонтов и/или граница нижнего и верхнего подгоризонтов семилукского горизонта) и четко прослеживаются не только в разрезах Русской плиты, но в разрезах Европы и Канады (McGregor, 1960, 1976; В. Owens, 1971 и др.). На этом уровне наблюдается прекращение абсолютного доминирования растений рода *Archaeopteris* (продуцировавших споры *Geminospora*) и широкое развитие растений, продуцировавших большое количество миоспор *Archaeoperisaccus* (до 50-80% в петинском горизонте), а также появление и широкое распространение многих новых видов миоспор с широкой пленчатой скульптурированной внешней оболочкой, принадлежащих плауновидным

растениям. Следует отметить, что исчезновение различных таксонов имело ступенчатый характер с наиболее резким его проявлением в кровле верхнесемилюкского подгоризонта, то есть на границе семилюкского и петинского горизонтов.

Четко проявлена эта граница и литологически (Манцурова, Цыганкова, 2004). Регрессивная фаза развития бассейна началась, по-видимому, еще в раннесемилюкское время, что подтверждается наличием в разрезах скважин прослоев песчаников (мощностью 2-12 м) в толще известняков. В позднесемилюкское время прослой песчаников (мощностью 2-26 м) накапливались вблизи многих поднятий, например, вдоль юго-западного склона Кудиновского поднятия, формируя линзовидные аккумулятивные тела типа регрессивных баров и подводных валов. Максимальное количество песчаников накопилось в начально трансгрессивную фазу развития бассейна, в раннепетинское время, после регионального перерыва в осадконакоплении на рубеже семилюкского и петинского времени, характерного для разрезов Русской плиты. Нижнепетинские песчаники повсеместно трансгрессивно залегают на семилюкских отложениях, отсутствуя на выступах фундамента, а также над сводами семилюкских биогермов. Для петинских отложений характерна большая фациальная изменчивость как по площади, так и по разрезу, и содержание, особенно в нижней части, гетерохронных фаунистических комплексов, поэтому истинный возраст вмещающих пород определяется по спорово-пыльцевым комплексам. Нижнепетинский подгоризонт сложен кварцевыми песчаниками, алевролитами, аргиллитами и неравномерно глинистыми известняками. В палинокомплексе преобладают *Archaeoperisaccus* (50-80%), *Verrucosiporites grumosus* (Naum.) Obukh., *Cristatisporites deliquescens* (Naum.) Arkh., *Auroraspora speciosa* (Naum.) Obukh., присутствуют *Lophozonotriletes torosus* Naum., *L. tylophorus* Naum., *L. concessus* Naum., *Cymbosporites vetlasjanicus* Med. et Obukh., *Hymenozonotriletes medius* Naum. и др. На Русской платформе многими исследователями (Наумова, 1953; Раскатова, Кононенко, Смирнова, 1976; Медяник, 1981; Обуховская, 1988; Умнова, 1995 и др.) в палиноспектрах петинского горизонта прослежено абсолютное доминирование миоспор *Archaeoperisaccus*, являющееся единственным четким критерием определения петинского возраста пород, особенно, в случае сходного глинисто-карбонатного литологического состава пограничных семилюкских и петинских отложений.

Как известно, биотический кризис вблизи границы франа и фамена (Kelwasser) вызвал массовое вымирание морской биоты: уровень вымирания морских животных, по данным Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1995), оценивается примерно в 15% для семейств и 50% для родов (исчезают многие представители аммоноидей, брахиопод, остракод, кораллов, строматопорат, а также тентакулиты и др.). На этом рубеже в развитии наземных растений тоже происходит крупный эколого-биотический кризис: на смену господству плауновидных растений, продуцировавших преимущественно споры с широкой пленчатой скульптурированной внешней оболочкой (*Hymenozonotriletes*, *Cristatisporites*, *Spelaeotriletes* и др.) и крупнобугорчатой скульптурой экзины (*Verrucosiporites*, *Lophozonotriletes*, *Lophotriletes*) приходят новые растения, продуцировавшие миоспоры с более плотной внешней оболочкой (*Cyrtospora*, *Cornispora*).

Раннефаменский этап развития наземной споровой растительности характеризуется существенным обновлением таксономического состава палинокомплексов, связанным с появлением ряда новых видов: *Geminospora vasjamica* (Tschib.) Obukh. et Nehr., *G. notata* (Naum.) Obukh. var. *microspinosus* Tschib., *Corbulispora vimineus* (Nehr.) Obukh. et Nehr., *C. semireticulata* (Tschib.) Tschib., *Cymbosporites boafeticus* (Tschib.) Obukh., *Lophotriletes multiformis* Tschib., *Punctatisporites famenensis* (Naum.) Obukh. и практически полным исчезновением типичных франских видов: *Cristatisporites deliquescens* (Naum.) Arkh., *Grandispora subsuta* (Naz.) Obukh., *Auroraspora speciosa* (Naum.) Obukh., *Chelinospora lepida* (Obukh.) Obukh., *Membrabaculisporis radiatus* (Naum.) Arkh., *Cymbosporites eximius* (Obukh.) Obukh., *Diducites hopericus* (Naz.) Obukh., *Cristatisporites trivialis* (Naum.) Obukh.

и др. Детальное изучение палинокомплексов показывает, что в посткризисном интервале отмечается сокращение родового и видового разнообразия миоспор.

В мелководно-шельфовых фациях в центральных районах Русской плиты на границе франа и фамена фиксируется стратиграфический перерыв, т.к. в разрезе отсутствует волгоградский горизонт (охарактеризованный конодонтами зоны *Palmatolepis triangularis* и спорами зоны *Corbulispora vimineus–Geminospora vasjamica*), осадки которого накапливались только в наиболее погруженных, окраинных частях Русской плиты, включая и Нижнее Поволжье. В глубоководных фациях Уметовско-Линевской депрессии на событийном уровне фиксируется прослой темно-серых, почти черных, тонкослоистых аргиллитов с повышенным содержанием рассеянного органического вещества (типа «черносланцевого» прослоя, формирование которого связывается с кратковременным существованием бескислородных условий).

Едва ли можно однозначно ответить на вопрос, были ли кризисы в сообществе наземных растений вызваны теми же причинами, что и кризисы в морских экосистемах? Однако эколого-биотические кризисы, отразившиеся на развитии сообщества наземных растений, были связаны, в первую очередь, с изменениями климата, вероятно, в немалой степени обусловленными эвстатическими колебаниями уровня Мирового океана, которые многими исследователями рассматриваются в качестве основной причины биотических кризисов.

ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЙ БИОРАЗНООБРАЗИЯ БРАХИОПОД В ОРДОВИКСКОМ ПАЛЕОБАССЕЙНЕ СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЫ: ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МЕЖФАЦИАЛЬНОЙ КОРРЕЛЯЦИИ РАЗРЕЗОВ

О.А. Маслова

СНИИГТумС, Новосибирск, maslova@sniiggims.ru

Брахиоподы, широко распространенные в карбонатных и терригенных фациях, являются одной из важнейших групп для расчленения ордовикских отложений Сибирской платформы. Палеонтологическая характеристика горизонтов традиционно основывается на изменении таксономического состава комплексов фауны. Автором был проведен пересмотр данных по изменению таксономического состава сообществ брахиопод в Игаро-Норильской, Мойеронской, Южно-Тунгусской, Ангарской и Ньюско-Джербинской структурно-фациальных зонах (СФЗ) и составлены графики изменения биоразнообразия на видовом уровне (Каныгин и др., 1977; 1984; 1989; 2007; Москаленко и др., 1978; Ядренкина и др., 1991). Биоразнообразие брахиопод существенно меняется в стратиграфически и географически смежных горизонтах и может служить дополнительным критерием при корреляции разрезов. Общие тренды в изменении динамики биоразнообразия совпадают во всех названных СФЗ. Особенно четко выделяются временные максимумы и минимумы таксономического разнообразия фаунистических сообществ. Периоды наибольшего таксономического разнообразия приходятся на кимайское, волгинское и чертовско-долборское время, периоды наименьшего – на вихоревское и киренско-кудринское время.

Раннеордовикские брахиоподы характеризуются довольно бедным родовым и видовым составом и представлены ортидами, редкими пентамеридами и беззамковыми брахиоподами.

В ныйское время в Игаро-Норильской и Мойеронской СФЗ распространены роды *Apheoorthis* и *Tetralobula*, южнее встречены брахиоподы рода *Finkelburgia*, в Ангарской СФЗ брахиоподы представлены монотипным сообществом беззамковых брахиопод рода *Obolus*.

В угорское время видовое разнообразие нарастает, появляются новые рода и продолжают существовать некоторые более древние таксоны. В Ангарской СФЗ обилие сменяются лингулидами, Во всех остальных СФЗ, кроме Южно-Тунгусской, продолжают

существовать *Finkelburgia*. В Нюйско-Джербинской появляются новые роды *Nanorthis* и *Lingulobolus*, которые известны также в Игаро-Норильской и Южно-Тунгусской СФЗ соответственно. В Мойеронской и Игаро-Норильской СФЗ появляется новый род *Ryselasma* и увеличивается видовое разнообразие рода *Finkelburgia*.

С начала дапинского века (кимайское время) наблюдается повсеместное увеличение разнообразия брахиопод, ранее известные рода – *Finkelburgia*, *Ryselasma*, *Nanorthis*, *Lingulella* – наращивают видовое разнообразие и распространяются на большие территории. В Ангарской, Южно-Тунгусской и Мойеронской СФЗ появляются *Angarella*. В Нюйско-Джербинской СФЗ известны представители нового рода брахиопод *Syntrophopsis*.

Раннедарривильский век (вихоревское время) на Сибирской платформе характерен резким уменьшением разнообразия брахиопод. Причиной этого, скорее всего, явилась обширная регрессия, когда в акваториях существовали только редкие беззамковые брахиоподы и *Angarella*, в это же время широко распространенные в Ангарской (захоронения типа «ракушняковых мостовых») и Мойеронской СФЗ (банки ангарелл).

В муктэйское время в северной части Сибирского палеобассейна были распространены беззамковые *Leontiella gloriosa*, а также прежние и новые виды ангарелл. В это же время в Южно-Тунгусской СФЗ существовали *Angarella jaworowskii*, в отложениях Нюйско-Джербинской зоны брахиоподы не известны, в Ангарской СФЗ появились новые виды беззамковых брахиопод – *Lingulella procera* и *Pseudolingula subquadrata*; продолжили существовать *Angarella jaworowskii* и появились новые *Angarella mirabilis*.

В волгинское время произошли наиболее резкие изменения в составе брахиоподовых сообществ. Появились новые отряды и полностью обновился родовой и видовой состав. Комплекс представлен родами *Platymena*, *Atelelasma*, *Evenkina*, *Hesperorthis*, *Multi-costella* и др., диагностируемыми почти на всей платформе. Только в Ангарской и Южно-Тунгусской СФЗ в это время общее таксономическое разнообразие в целом ниже, чем в других частях Сибирской платформы.

Позднедарривильский век – время киренско-кудринского регрессивного цикла на Сибирской платформе, когда разнообразие брахиопод вновь сокращается, что прослеживается во всех СФЗ. В Игаро-Норильской СФЗ – два новых рода *Lenatoechia* и *Rostricellula*. В Мойеронской распространены только беззамковые *Ectenoglossa* и *Rostricellula*. В Южно-Тунгусской СФЗ продолжали существовать только *Platymena amara*. В Ангарской СФЗ отложения этого возраста охарактеризованы ракушняковыми прослоями с *Ectenoglossa angusta* и *E. derupta*. В Нюйско-Джербинской СФЗ продолжали существовать *Evenkina* и *Platymena*, появились: новый вид *Hesperorthis insuetus* и новые рода *Evenkinorthis* и *Lenatoechia*.

Чертовское время (основание сандбийского яруса) характеризуется появлением новых родов и видов. Присущий для этого временного уровня комплекс распознается на всей Сибирской платформе, за исключением Ангарской СФЗ, где распространены лишь беззамковые брахиоподы. На этом уровне впервые появляются представители родов *Strophomena*, *Oepikina* и *Mimella*.

В баксанско-долборское время видовое и родовое разнообразие сообществ брахиопод продолжает увеличиваться и достигает максимума.

С середины катийского века (нирундинское время) происходит заметное сокращение комплексов брахиопод, распространены лишь ринхонеллиды и строфомениды. В позднекатийский век (бурское время) биоразнообразие вновь возрастает.

Ранее (Kanygin et al., 2011; Maslova, 2012) был составлен интегральный график изменений сообществ брахиопод для территории всего Сибирского палеобассейна и сопоставлен с Балтоскандинавским. Важным результатом этой работы стало подтверждение тесной связи динамики таксономического разнообразия с трансгрессиями и регрессиями. Изменения разнообразия брахиопод связаны с трансгрессивно-регрессивной цикличностью, т. е. изменения в таксономическом составе и структуре сообществ брахиопод происходили синхронно.

Таким образом, резкие изменения в биоразнообразии брахиопод могут быть использованы как дополнительный критерий при внутривнутрирегиональной корреляции и как биостратиграфический критерий, когда отдельный уровень фиксируется по популяционному взрыву. Вспышка и быстрый рост разнообразия в основании волгинского горизонта проявились также и в популяционной численности. Всюду были распространены ракушняки и брахиоподы имели породообразующее значение, что вызвано высокой популяционной плотностью. Волгинский горизонт, также как и чертовской, являются важным корреляционными уровнями в пределах Сибирской платформы, т.к. в составе этих горизонтов присутствуют виды, известные и за пределами Сибирской платформы. Стратиграфически эти уровни условно сопоставляются со средней частью дарривильского яруса и основанием сандбийского яруса Международной стратиграфической шкалы ордовикской системы.

ВЕРОЯТНЫЕ РЕЛИКТЫ АРХЕЙСКОЙ МИКРОБИОТЫ ИЗ КРЕМНИСТЫХ ПОРОД ВЕДЛОЗЕРСКО-СЕГОЗЕРСКОГО ЗЕЛЕНОКАМЕННОГО ПОЯСА (КАРЕЛИЯ)

П.В. Медведев, С.А. Светов

ИГ КарНЦ РАН, Петрозаводск, pmedved@krc.karelia.ru

Поиск и исследование следов криптозойской биосферы, сохранившихся в древнейших осадочных породах Земли, является актуальнейшей проблемой современной бактериальной палеонтологии (Розанов, Заварзин, 1997; Происхождение биосферы..., 2007; Сергеев и др., 2007). Такие исследования позволяют получить информацию о первых этапах эволюции биосферы, начавшей своё развитие почти 4 миллиарда лет назад, оценить вклад микроорганизмов в становление современных биогеохимических циклов, в изменение состава атмосферы и в процессы осадконакопления.

Следы древнейшей жизни включают в себя: 1) органические составляющие фоссилизированных клеток: межклеточное полимерное вещество – гликокаликс, состоящий из полисахаридов, остатки неминерализованных органикостенных клеток или их колоний; 2) свидетельства метаболической активности клеток: концентрация определенных химических элементов, фракционирование стабильных изотопов и различные изменения минерального состава осадка вплоть до образования биоминералов; 3) морфофоссилии: минерализованные клетки, колонии, биопленки, маты, EPS, а так же микробиалиты, включающие в себя строматолиты и другие постройки с микробиальной структурой.

Минерализованные остатки микроорганизмов являются главным объектом исследования бактериальной палеонтологии. Минеральное вещество, как правило, кремнезем, замещает органическое вещество клеточных стенок, цитоплазмы и гликокаликс с образованием объемных псевдоморфоз. Исходя из экспериментальных данных, минерализация происходит очень быстро (дни или даже часы) после захоронения микроорганизмов при начальном диагенезе осадка (Бактериальная палеонтология, 2002). Благодаря прочности такие кремнистые псевдоморфозы могут сохраняться в породах миллиарды лет при условии отсутствия перекристаллизации.

Нами приводятся первые результаты палеонтологического изучения метаосадочных пород (хемогенных силицитов) из Ведлозерско-Сегозерского зеленокаменного пояса Центральной Карелии. Этот пояс представляет собой мезоархейскую аккреционную систему, сформированную в области перехода океан–материк. Древнейшими комплексами зеленокаменного пояса являются породы океанического плато (вулканы основного состава с прослоями глубоководных кремнистых и углеродистых осадков), а так же островодужная ассоциация БАДР-адакитового ряда возрастом около 3 млрд лет (Светов, 2005). Изученные силициты это афанитовые кремнистые и алюмокремнистые породы хемогенного происхождения, измененные в условиях зеленосланцевой фации регионального метаморфизма (Металлогеническая эволюция..., 1993). Для палеонтологического исследования был вы-

полнен отбор проб из естественных выходов силицитов на поверхность с глубины 15-40 см. Электронно-микроскопически анализировались сколы силицитов, приготовленные непосредственно перед исследованием и промытые в дистиллированной воде и спирте для устранения современных контаминантов.

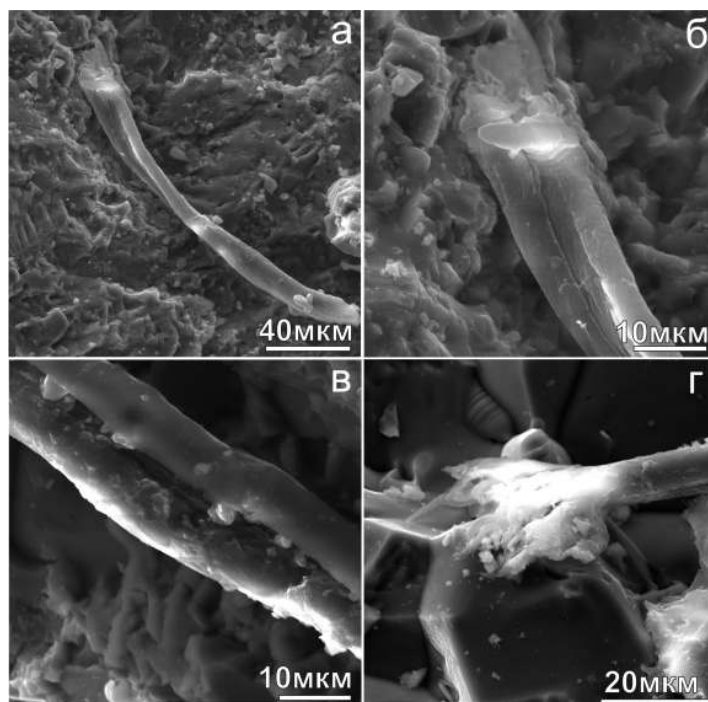


Рис. Микрообразования из метаосадочных кремнистых пород Ведлозерско-Сегозерского зеленокаменного пояса (Центральная Карелия). Электронно-микроскопические изображения (детектор рассеянных электронов).

В результате детального электронно-микроскопического и микронзондового исследования было выявлено присутствие в кремнистых метаосадочных породах нескольких разновидностей микроскопических образований, состоящих, в основном, из кремнезема и углерода. Наибольшее количество находок связано с обнаружением деформированных фрагментов полых трубок длиной от 30 до 200 мкм, диаметром от 5 до 20 мкм (Рис., фиг. а) и толщиной стенок 0.5-1 мкм (Рис., фиг. б). Так же обнаружены агрегаты трубок, собранных в пучки, размером 60×100 мкм в поперечнике и прикрепленные к породе. Часто гладкие стенки трубок имеют обрастание мелкими гранулами кремнезема, образовавшимися в ходе процесса фоссилизации (Рис., фиг. в). В отдельных случаях наблюдается прикрепление трубки к кристаллам кремнезема (Рис., фиг. г). Кроме того, выделены участки криптокристаллического кремнезема, возможно представляющего собой фоссилизированный гликокаликс. Спектроскопия комбинационного рассеивания выявила крайне низкую степень упорядоченности углерода, входящего в состав трубчатых микрообразований. Это аморфный углерод, характерный для органических соединений.

Найденные микрообразования морфологически идентичны трубчатым структурам, изображенным в недавних публикациях (Астафьева и др., 2011; Hoover, 2011), где они интерпретированы как бактериальные. Похожие микроструктуры, обладающие гибкими, но разорванными стенками и иногда собранные в пучкообразные колониальноподобные агрегаты, описаны из кремнистых пород мезоархейского возраста (2,97 млрд лет) в блоке Пилбара (Западная Австралия) (Sugitani et al., 2007). Вероятно, что обнаруженные микрообразования являются фоссилизированными фрагментами чехлов нитчатых микроорганизмов, обитавших в глубоководных условиях вблизи действующих гидротермальных систем, связанных с вулканизмом. Сходные условия существуют в настоящее время вблизи осевых

зон срединно-океанических хребтов (Короновский, 1999) и зафиксированы в геологической летописи, начиная с раннего архея (Van Kranendonk, 2006; Golding et al., 2011; Hofmann, 2011).

Исследования проведены в рамках проекта «Реконструкция древнейших (3.8-3.0 млрд лет) условий становления и последующего развития микробиальных сообществ раннего докембрия на примере восточной части Фенноскандинавского щита» по Программе фундаментальных исследований № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПЛАНКТОННЫХ ФОРАМИНИФЕР НА ГРАНИЦЕ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА В ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ

Х.Э. Микадзе¹, А.А. Менабде²

¹Государственный Университет Илия, Ин-т изучения Земли, Тбилиси, Грузия, xatmi@mail.ru

²Национальный музей Грузии, Ин-т палеобиологии, Тбилиси, Грузия

Поздний мел представляет собой исключительно благоприятный этап в эволюции планктонных фораминифер. Возникновение этой новой экологической группы, впервые появившейся в триасовый период, стало важным событием эволюции простейших. Этому могло способствовать потепление океанов, повышение уровня моря, развитие эпиконтинентальных бассейнов, гумидизация климата. В позднем мелу сложились весьма благоприятные условия для широкой миграции теплолюбивых форм. Необычайно высокое таксономическое разнообразие планктонных фораминифер на протяжении всего позднего мела было наибольшим за всю историю развития этой группы, но во второй половине маастрихта трансгрессивные обстановки сменяются быстрой эвстатической регрессией. Нарушение привычных условий и возникновение разнообразных, не всегда комфортных экологических ниш спровоцировали появление высокоспециализированных форм в разных филогенетических ветвях. К таким высокоспециализированным таксонам принадлежат роды *Gansserina*, *Abathomphalus*, *Kuglerina*, *Bucherina*. Некоторые из них связаны с линией развития бескилевых таксонов *Globotruncanella*–*Abathomphalus* (Кобаевич, 2011).

Детальное изучение позднемеловых планктонных фораминифер территории Грузии выявило аналогичную закономерность их развития и в этом регионе.

В позднем кампане развивались: *Contusotruncana morozovae*, *Globotruncana majzoni*, *G. fornicata*, *G. arca*, *G. bulloides*, *G. linneiana*, *G. mariei*, впервые появляются *Rugoglobigerina rugosa*, *R. kelleri*. По своему положению в разрезах названные виды найдены в отложениях верхнего кампана: верхи зоны *Belemnitella mucronata* и зона *Belemnitella langei* межрегиональной схемы.

Нижнемаастрихтские отложения характеризуют: *Globotruncanita stuarti*, *G. stuartiformis*, *G. conica*, *Globotruncana fornicata*, *G. arca*, *G. cf. falsostuarti*, *G. aegyptiaca*, *Rugoglobigerina rugosa*, *R. macrocephala*, *Globotruncanella petaloidea*. Из бентосных форм можно отметить присутствие *Stensioeina pommerana*, *S. stellaria*, *S. exsculpta gracilis*, *Gavelinopsis monterelensis*, *Gavelinella pertusa*.

В конце раннего маастрихта появляются: *Planoglobulina acervulinooides*, *Heterohelix navaroensis*, *Rugoglobigerina hexacamerata*, *Abathomphalus intermedius*, *Biglobigerinella multispina*, *Globotruncana gagnebini*.

В среднем маастрихте из планктонных фораминифер присутствуют: *Gansserina gansseri*, *Planoglobulina carseyi*, *Contusotruncana contusa*, *Abathomphalus intermedius*, а из бентосных – *Stensioeina pommerana*, *S. stellaria*, *Praebulimina reussi*, *Pyramidina rudita*.

Из верхнемаастрихтских отложений происходят: *Abathomphalus mayaroensis*, *Kassabina falsokalkarata*, *Contusotruncana patelliformis*, *Gansserina gansseri*, *Pseudoguembelina costulata*, *Globotruncana ventricosa*, *Abathomphalus salajensis*, *Rugoglobigerina ordinaria*,

R. macrocephala, *Trinitella scotti*, *Globotruncanella havanensis*, *Heterohelix punctulata*, *H. navarroensis*, *Planoglobulina acarvulinoides*. Данный комплекс по своему стратиграфическому положению соответствует аммонитовой зоне *Pachydiscus gollevillensis* верхнего маастрихта (Гамбашидзе, 1979).

В самом конце позднего маастрихта практически исчезают все планктонные формы и только в единичных экземплярах встречаются бентосные: *Gaudryina rugosa*, *Gyroidinoides imitata*, *Anomalinoides midwayensis*, *Pseudouvirgerina seligi*.

В датских отложениях присутствуют бентосные *Stensioeina beccariiformis*, *Ammodiscus* spp., *Glomospirella grzybowski*, *Pyramidina rudita*, *Haplophragmoides* sp. А из планктонных форм – *Guembelitria cretacea*, *G. danica*, *Hedbergella holmdelensis*, *Globoconusa daubjergensis*.

Таким образом, на границе мела и палеогена практически исчезли все ведущие роды: *Contusotruncana*, *Globotruncana*, *Globotruncanita*. Также исчезли роды *Racemiguembelina*, *Pseudotextularia* и *Gublerina*, которые играли важнейшую роль в биокомплексах не только маастрихта, но и верхнего кампана. В начале палеогена продолжали существовать единичные примитивные таксоны: *Guembelitria*, *Hedbergella*, *Globigerinoides* и *Heterohelix*.

В конце маастрихта глобальные изменения обстановок привели к вымиранию меловых планктонных фораминифер. Рубеж маастрихта и дания не был катастрофичным только для единичных примитивных морфотипов. Первые планктонные фораминиферы, которые появились в дании, имели неправильно свернутую «клубковидную» раковину, простое устье и мелкие размеры. В неблагоприятных условиях возможность выживания была у наиболее примитивных морфотипов, которые в дальнейшем дали начало кайнозойским фораминиферам. Практически все эти формы имели примитивную, сферическую раковину малых размеров и отлично приспособились к новой экологической обстановке. Все комплексные изменения, зафиксированные на границе мела и палеогена, наверняка были связаны с глобальными изменениями климата, которые, в свою очередь, были спровоцированы сильнейшими импульсами вулканической активности (Keller et al., 2013).

РАЗНООБРАЗИЕ АММОНИТОВ СРЕДНЕРУССКОГО БАССЕЙНА НА РУБЕЖЕ ЮРЫ И МЕЛА: ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ БОРЕАЛЬНО-ТЕТИЧЕСКОЙ КОРРЕЛЯЦИИ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

В.В. Митта

ПИН РАН, Москва, mitta@paleo.ru

Самые сложные для корреляции интервалы стратиграфической шкалы, как известно, приходятся на периоды регрессии морских бассейнов, обуславливающие самостоятельное развитие ископаемых фаун в разобренных морях на протяжении достаточно длительного времени. Для середины мезозоя Северного полушария таким, безусловно, является пограничный интервал юры и мела.

Проблема корреляции пограничных отложений юры (титонского и волжского ярусов) и мела (берриасского и рязанского ярусов) имеет давнюю историю и хорошо известна. Изоляция бореальных и тетических бассейнов, начавшаяся с наступлением титонского века и достигшая своего максимума в позднем титоне, обусловила автономную эволюцию фаун внутренних морей этого времени, что породило проблему бореально-тетической корреляции. В настоящее время мы все еще не имеем данных для обоснованного сопоставления шкал титонского и волжского ярусов (возможно, кроме самых низов этих ярусов). Но хорошие возможности для корреляции предоставляются в берриасе, с возникновением связи тетических и бореальных бассейнов через экотон Среднерусского суббореального моря.

Рассмотрим динамику изменения таксономического состава аммонитов (ранга семейства и рода, как наиболее объективных единиц систематики) в конце средневолжского

времени–начале рязанского века для Русской платформы. В терминальной зоне средней волги (Nikitini) еще доминируют представители семейства Dorsoplanitidae (роды *Epivirgatites*, *Lomonossovella*, *Laugaites*, частью переходящие из зоны *Virgatus*), встречающиеся совместно с редкими *Craspedites* семейства Craspeditidae (также имеющими местное происхождение от дорзопланитид *Serbarinovella*). В базальной зоне верхневолжского подъяруса (*Fulgens*), напротив, абсолютно доминируют уже Craspeditidae (*Craspedites*, *Kachpurites*, *Garniericeras*). Как показали последние исследования, в низах этой зоны еще изредка встречаются последние представители рода *Laugaites*. Следует отметить, что некоторые таксоны из перечисленных (*Laugaites*, *Epivirgatites*, и особенно *Craspedites*) распространены также в бореальных бассейнах, что свидетельствует об их связях со Среднерусским морем. В средней зоне верхневолжского подъяруса (*Subditus*) и низах терминальной зоны (*Nodiger*) родовой состав меняется мало: при доминировании *Craspedites* и *Garniericeras* встречаются последние представители *Kachpurites*. Видимо, именно в этом интервале от кашпуритов произошли первые представители рода *Hectoroceras*, обособляемые обычно в отдельный род *Schulginites*. Надо отметить, что до настоящего времени происхождение гектороцерасов (описанных впервые из Восточной Гренландии) и «шкульгинитов» (описанных с восточного склона Северного Урала) оставалось неясным. Последовательность *Kachpurites* → «*Schulginites*» → *Hectoroceras*, выявленная автором в разрезах Русской платформы, не оставляет сомнений в местном происхождении этих таксонов.

На конец волжского века, по-видимому, приходится максимум изоляции Среднерусского бассейна, в том числе затрудненность обмена фаун и с бореальными морями. В верхах зоны *Nodiger* распространены по-прежнему многочисленные представители Craspeditidae (*Craspedites* и *Garniericeras*). К этой фазе приурочено появление (Костромское Поволжье) первых несомненных *Hectoroceras* (= *Schulginites toljense* (Nikitin)) и первых краспедитин, переходных от *Craspedites* к *Praesurites* (= *Craspedites tryptychus* (Nikitin)) – родов, характерных уже для низов рязанского яруса. Отметим, что в остальных районах Русской платформы в верхах зоны *Nodiger* (подзона *Milkovens*) найдены только типичные *Craspedites* и *Garniericeras*.

В базальной части рязанского яруса, согласно автору, выделяется зона *Kochi*, еще недостаточно изученная; здесь встречены редкие *Hectoroceras*, *Praesurites* и *Craspedites*. Выше, в низах зоны *Rjasanensis*, таксономическое разнообразие аммонитов резко увеличивается – тут найдены как краспедитиды *Hectoroceras*, *Praesurites*, *Pseudocraspedites*, *Pronjaites* и последние *Craspedites*, так и виды родов *Riasanites*, *Riasanella*, *Subalpinites*, *Malbosiceras*, относящиеся к семействам Neocomitidae и Himalayitidae. Представители этих семейств имеют, по-видимому, субсредиземноморское происхождение – они известны из Франции, Туниса, Польши, а также (частью) из Крыма, с Мангышлака и Северного Кавказа. Выше, в верхней половине зоны *Rjasanensis*, из аммонитов тетического происхождения присутствуют последние представители *Riasanites* и *Subalpinites*, а также род *Transcaspiites*, имеющий, скорее всего, гималайско-кавказское происхождение. Здесь так же хорошо представлены краспедитиды – *Surites*, *Caseyceras*, *Pronjaites*, *Gerassimovia* (все местного происхождения). К мигрантам бореального происхождения относятся, скорее всего, *Peregrinoceras* (сем. Craspeditidae), и *Externiceras* (сем. Dorsoplanitidae). Последний род заслуживает особого внимания, так как является предположительным потомком сибирских *Chetaites*, в свою очередь ведущих родословную от изначально среднерусских *Laugaites*. Единичная находка *Chetaites* известна из нижней части зоны *Rjasanensis*.

Выше, в самых верхах берриаса–низах валанжина распространены многочисленные потомки краспедитид (*Surites*, *Tollia*, *Menjaites*, etc., формально установлено около десяти родов). Из мигрантов (неясного происхождения) здесь встречены только *Delphinites* (ранее определявшиеся как *Pseudogarnieria* и *Proleopoldia*).

Анализ географического и стратиграфического распространения аммонитов (в том числе на видовом уровне) подтверждает, что с середины волжского и по начало рязанского

веков Среднерусский юрский бассейн был полностью изолирован от бассейнов Западной и Северной Тетис. Связь Среднерусского бассейна с бореальными на протяжении всего этого интервала геологического времени существовала, но обмен фаунами был затруднен, о чем свидетельствует общность таксонов родового ранга наряду с малым количеством общих видов.

В конце волжского века открылся Печорский пролив, соединивший Русскую платформу с Северным Уралом, и способствовавший лучшему обмену фаунами. В фазу Rjasanensis рязанского века Среднерусский бассейн соединился на короткое время с Субсредиземноморским через Польский пролив, что обусловило инвазию аммонитов Западной Тетис через среднерусский экотон на Мангышлак и Северный Кавказ. В свою очередь, аммониты Центральной (Гималаи) и Северной (Кавказ) Тетис через Каспийский пролив мигрировали в Среднерусский бассейн. Свободный обмен водных масс способствовал, прежде всего, диверсификации местных фаун; существование аммонитов тетического происхождения в Среднерусском бассейне было кратковременным.

Для решения проблемы бореально-тетической корреляции пограничных отложений юры и мела изучение аммонитов рязанского яруса имеет первостепенное значение. Рязанский ярус соответствует требованиям Стратиграфического кодекса России, предъявляемым к региоярису, а в перспективе может быть признан в статусе яруса МСШ, параллельного берриасскому.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН № 28 и проекта РФФИ № 11-05-01122.

КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПА ФОРАМИНИФЕР КАК ОТРАЖЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ

В.И. Михалевич

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, mikha07@mail.ru

Слово диверсификация означает разнообразие, меру разнообразия. Это понятие универсальное и применяется в самых различных областях. Изменение любых структур в пространстве и времени всегда связано с диверсификацией, без которой не может происходить эволюционное развитие отдельных структур и всей биосферы.

Диверсификация организмов в процессе их эволюционного развития позволяет всей совокупности организмов или их отдельным таксонам приспособиться к разнообразным условиям существования, повысить свою конкурентоспособность и выживаемость. Эволюционируют и развиваются не только отдельные организмы, но и целые сообщества, занимающие различные экологические ниши. В биологии это понятие чаще используется в экологии, один из разделов которой предложено назвать диверсикологией (Протасов, 2002). Структуры, в которых происходит диверсификация, различаются числом входящих в них единиц, степенью сложности их организации. В таксономии это понятие используется значительно реже, хотя в развитии любой группы организмов также происходят процессы диверсификации.

Диверсификация тесно связана с процессом дифференциации – структурного расхождения по причине приобретения новых черт, в результате чего в процессе эволюции происходит расчленение единой совокупности организмов на группы. Расхождение происходит по разным признакам. В зависимости от их сложности и значимости для организма можно выделить разные уровни диверсификации и дифференциации. При таком подходе к изучению возникновения различных диверсификаций и дифференциаций возможно создание филогенетических классификаций, отражающих возникновение иерархических систем различных форм в геологическом времени.

Рассмотрим результаты диверсификационного развития на примере одной из групп одноклеточных эукариот – фораминифер. Их простейшие и древнейшие представители возникли, согласно новейшим данным, в неопротерозое, т.е. примерно тысячу миллионов лет назад (между 650 и 920 млн лет) (Groussin et al., 2011). Они были однокамерными, без раковин или с мягкой тектиновой раковиной. Позже, с кембрийской эры, у многих из них появилась прочная агглютинированная раковина. То есть, произошла диверсификация однокамерных фораминифер по характеру стенки раковины. Все однокамерные формы в настоящее время объединены в класс *Astrorhizata* Saidova, 1981 (Рис.). В кембрии появились и первые псевдодвухкамерные формы – представители подкласса *Ammodiscana*, класса *Spirillinata*. Их длинная трубчатая камера могла навиваться различным образом – произошла диверсификация по форме раковины. Позже, в силуре (а, возможно, по новейшим данным, в ордовике) возникли псевдодвухкамерные формы класса *Miliolata*, в состав которых входят древние фузулиноидные группы (Михалевич, 2009; Mikhalevich, 2013). Их простейшие агглютинированные трубчатые спирально свернутые формы трудно отличить от спирально свернутых аммодисцид (хотя они, как правило, крупнее, с более толстой трубчатой камерой). Но в дальнейшем развитии в обоих классах появились многокамерные формы, известковая стенка раковины. Однако у представителей этих классов форма камер и их расположение, характер строения устья и его внутренних структур (если они имеются), а также ультраструктура известковой стенки раковин принципиально различаются (Михалевич, 1992; 2000; Mikhalevich, Debenay, 2001). Таким образом, произошла диверсификация по многим признакам.

В ордовике возникла еще одна группа фораминифер – класс *Nodosariata*. В ее составе имеются и однокамерные, и многокамерные формы. Параллельно двум первым классам, возникла не только агглютинированная, но и известковая стенка раковин, отличающаяся по своей ультраструктуре от известковой стенки двух предыдущих классов.

Последним по времени возникновения (с карбона) стал класс *Rotaliata*, достигший наибольшего развития и разнообразия с мелового периода. Его представители всегда имеют многокамерную раковину, план строения которой коренным образом отличается от всех предыдущих (Михалевич, 1992; 2000; Mikhalevich, Debenay, 2001). Ультраструктура их известковой стенки (бифонтиальная стенка), внутренние структуры устья и внутренние интегрирующие системы раковины (системы каналов) отличаются наибольшей сложностью по сравнению со всеми остальными классами. Эти преимущества дали возможность роталиатам достигнуть наибольшего разнообразия на уровне низших таксономических рангов, проявить наиболее быстрые темпы эволюции, приспособиться к жизни в новой экологической нише – пелагиали. Таким образом, произошла диверсификация не только структурных элементов, но и мест обитания, повысились их способности к расселению.

Так, на протяжении геологической истории земли потомки примитивных однокамерных организмов класса *Astrorhizata* в результате процессов диверсификации и дифференциации образовали еще 4 новых класса, представители которых имеют более сложное строение, специфичное для каждого из них.

В пределах каждого класса имеется определенный общий набор базовых признаков. Диверсификация происходила и в пределах каждого класса, но на другом, более низком уровне, т.е. затрагивала признаки, имеющие меньшее значение. Начало диверсификационного процесса происходит на уровне вида. Дифференциация в пределах генотипа и утеря способности передавать по наследству прежний генотип приводит к возникновению нового вида (Hohenegger, 2012). Такая диверсификация и специализация помогает организму приспособиться к новой экологической нише. Она может происходить постепенно или очень быстро (Hohenegger, 2012). Понятно, что для вымерших видов единственным способом определения границ существования вида может служить только гомогенность их морфологических признаков.

Иерархичность классификации, отражающая последовательность диверсификационных изменений признаков, имеющих различную степень сложности и различное значение для организма, является важной чертой филогенетических построений. В наиболее широко известной на сегодняшний день классификации А.П. Леблика и Х. Тэппан (Loeblich, Tappan, 1992) эта иерархичность учтена в пределах отрядов, однако сами эти отряды понимаются как группы равного таксономического ранга, что искажает картину реального филогенетического развития типа фораминифер (= класса, Loeblich, Tappan, 1992). В новой классификационной схеме типа фораминифер (Михалевич, 1992; 2000; 2013), подтвержденной молекулярно-генетическими исследованиями (Pawlowski et al., 1995, 1997, 2002, 2003; Pawlowski, Gooday, 2009; Pawlowski, Burki, 2009), эта иерархичность отражена в большей степени.

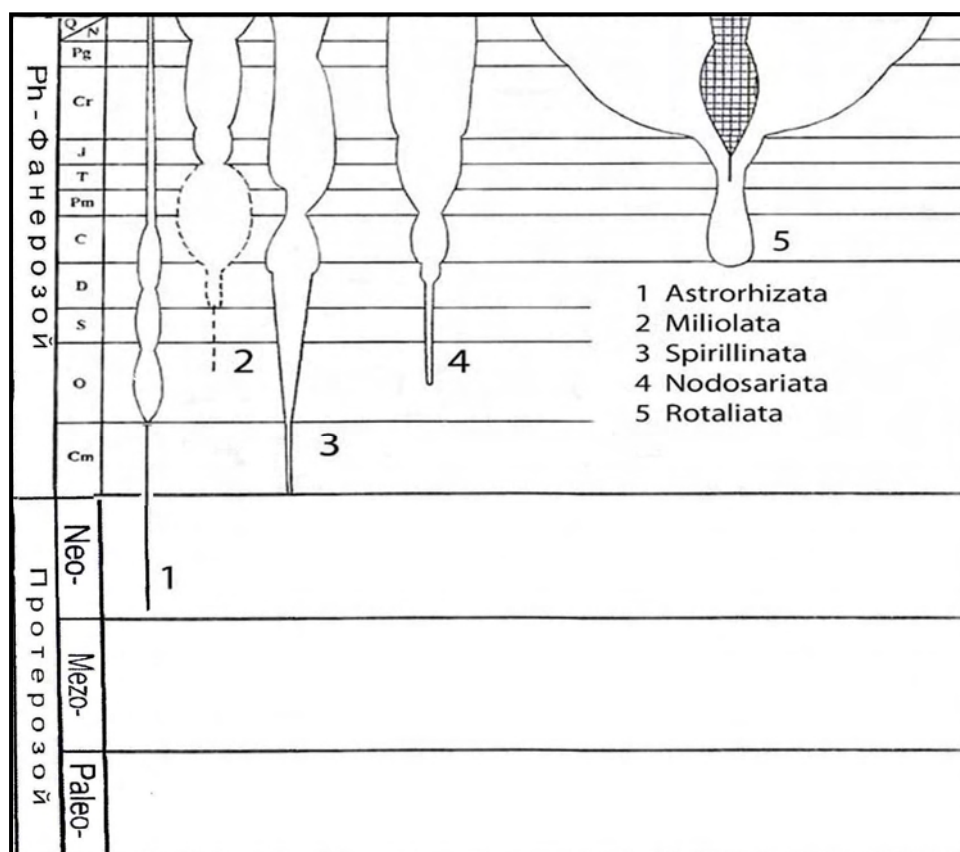


Рис. Схема диверсификационного развития типа фораминифер в геологическом прошлом.

ДЕВОНСКИЕ ПОРИСТЫЕ РИНХОНЕЛЛИДЫ (BRACHIOPODA) ЗАКАВКАЗЬЯ

А.В. Пахневич

ПИН РАН, Москва, alvrb@mail.ru

Первые представители пористых ринхонеллид появились сразу после девонского вымирания на границе франа и фамена. Наибольшее их разнообразие приходится на фамен (5 родов и 10 видов, не считая спорных и слабо изученных видов): *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993, *Sharovaella mirabilis* Pakhnevich, 2012, *S. morini* (Drot, 1964), *Tchanakhtchirostrum araraticum* (Abramian, 1957), *T. centralis* (Sartenaer et Plodowski, 2003), *Zaigunrostrum iranicum* (Gaetani, 1965), *Zaigunrostrum* sp. nov., *Araratella dichotomians* (Abramian, 1954), *A. moresnetensis* (de Koninck, 1887), *A. anatolica* Sartenaer et Plodowski, 2003. На гра-

нице девона и карбона количество родов сокращается. В раннем карбоне, в самом начале турне, пористые ринхонеллиды представлены единственным, перешедшим границу девона и карбона, родом и видом – *Tchanakhtchirostrum araraticum*. А уже в середине визе появляются два новых рода – *Rhynchopora* King, 1865 и *Tretorhynchia* Brunton, 1971, а ранне-турнейский род вымирает. В среднем и позднем карбоне продолжает существовать один визейский род *Rhynchopora*, доживший до конца перми.

Цель настоящей работы проанализировать динамику биоразнообразия пористых ринхонеллид Закавказья, центры их происхождения и пути расселения.

Пористые ринхонеллиды ранее рассматривались в рамках единого надсемейства Rhynchoporoidea. Основным объединяющим признаком данной группы была пористость раковины, хотя положение пор в слоях раковины внутри надсемейства различалось. Большие различия были и во внутреннем строении представителей надсемейства. Поэтому после ревизии (Pakhnevich, 2013) данное надсемейство было признано сборным, и сделан вывод о том, что пористость появилась в разных группах девонских ринхонеллид – семействах Trigonirhynchiidae, Leiorhynchidae, Septalariidae – параллельно.

В отложениях девона Закавказья встречена разнообразная фауна ринхонеллид, начиная с верхов эмса и до границы девона и карбона. Высоко разнообразие ринхонеллид и в фаменских отложениях. Первый вид пористых ринхонеллид *Greira transcaucasica* Erlanger, 1993 (семейство Trigonirhynchiidae) характерен для зоны *Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplica meisteri* нижнего фамена (Эрлангер, 1993). Вид и род являются эндемиками, поскольку нигде более не встречены. Примерно в это же время появляется еще один род, представленный в Закавказье одним видом *Sharovaella mirabilis* (семейство Trigonirhynchiidae). Он характерен для зон (*Cyrtospirifer asiaticus*–*Mesoplica meisteri*–*Cyrtospirifer pamiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis*) нижнего и верхнего фамена. Другой вид этого рода *S. morini* (Drot, 1964) известен из зоны IV верхнего фамена Марокко (Drot, 1964). В позднем фамене появляется сразу три рода и три вида пористых ринхонеллид: *Zaigunrostrum* sp. nov. (семейство Trigonirhynchiidae), *Araratella dichotomians* (семейство Septalariidae), *T. araraticum* (семейство Trigonirhynchiidae). Вид *Zaigunrostrum* sp. nov. inden. известен в Закавказье в отложениях зон *Cyrtospirifer pamiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis* и *Sphenospira julii*–*Spinocariniifera nigra*. К роду *Zaigunrostrum* принадлежит также вид *Z. iranicum*, описанный из Северного Ирана, из отложений, изначально (Gaetani, 1965) относимых к зоне *Ptychomaletoechia? deltidialis* нижнего фамена, но позже – к верхнему девону (Jafarian, 2000). Поскольку он появился позже зонального для Закавказья вида *Paurogastroderhynchus nalivkini* Sartenaer, 1970, эти отложения скорее соответствуют зоне *Sphenospira julii*–*Spinocariniifera nigra*. Тем не менее, данный возраст требует уточнения. Вид *A. dichotomians* характерен для зон *Cyrtospirifer pamiricus*–*Enchondrospirifer ghorensis* и *Sphenospira julii*–*Spinocariniifera nigra*. Подробное географическое и стратиграфическое распространение вида и рода дано П. Сартенером и Г. Плодовски (Sartenaer, Plodowski, 2003). Данный род наиболее широко расселился в пределах северной оконечности Гондваны, а также попал в южные акватории Лавруссии. Вид *A. dichotomians* характерен для отложений верхнего фамена Ирана и Афганистана, и, возможно, Казахстана. Для верхнефаменских отложений характерны и другие виды рода: *A. moresnetensis* (Испания, Франция, Бельгия), *A. anatolica* (Турция). Вероятно, к роду *Araratella* относятся формы *Rhynchonelloidea* gen. et sp. indet. (Balinski, 1995) (Польша), «*Camarotoechia*» (*Araratella?*) *intercalata* Rozman, 1960 (Котляр, 1990) (Днепровско-Донецкая впадина, Украина). Из верхнефаменских отложений Закавказья известен вид *T. araraticum* (зоны *Paurogastroderhynchus nalivkini*–*Sphenospira julii*–*Spinocariniifera nigra*), где данный вид является эндемиком. Он также характерен для зоны *Unispirifer praeulbanensis*–*Rhytiophora curtirostris* (нижний карбон, турне). Помимо него к тому же роду относится вид *T. centralis*, известный из верхнего фамена Центрального Марокко.

Таким образом, первые пористые ринхонеллиды, относящиеся к семейству Trigonirhynchiidae, подсемейству Greirinae появились в фауне Закавказья. То есть данную территорию можно считать центром происхождения подсемейства. Здесь же они достигли максимального разнообразия. Одновременно в данном районе появились и первые пористые представители семейства Septalariidae, подсемейства Araratellinae. В отличие от тригониринхид они распространились более широко, заселив не только соседние акватории у северного побережья Гондваны, но и добрались до южного побережья Лавруссии. Более молодые, каменноугольные представители пористых ринхонеллид надсемейств Leiorhynchoidea и Trigonirhynchoidea распространились еще более широко у побережья Лавруссии, а род *Rhynchopora* распространился всеевропейски.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 13-05-00459.

МОРФОГЕНЕЗЫ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГЕКСАКТИНЕЛЛИД (PORIFERA) – АДАПТАЦИИ В ПЕРМАНЕНТНО МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Е.М. Первушов

Саратовский государственный ун-т, Саратов, pervushovem@mail.ru

Губки не часто были заметны в структуре эпибентосных поселений фанерозоя. Широкое географическое распространение представителей группы и значительное количественное их представительство связывается с фазами ранне- (ордовик, силур) и позднепалеозойской (девон, карбон), позднемезозойской (средняя юра–поздний мел) эвстазий. Кремниевые губки – характерная группа бентосных фильтраторов, расселившихся в эпиконтинентальных бассейнах Европейской палеобиогеографической области и в сопряженных палеобиохориях в средне-, позднеюрское, средне- и позднемеловое время.

Предполагается, что эсболии (альб–сеноман), последующему прохорезу гексактинеллид (поздний коньяк–сантон) и экспансии ареала (кампан–маастрихт) способствовало стечение ряда обстоятельств. Это продвижение водных масс Атлантики в новые подтапливаемые районы, сочетание умерено прохладного режима и активной динамики водной среды в пределах характерных для этого времени зонах прибрежных равнин и мелководий. Начальные этапы позднемеловой эвстазии вывели поселения кремниевых губок на авансцену жизни морского бентоса – в зоны верхней сублиторали, в условия псаммитовой и псаммит-карбонатной седиментации. На протяжении среднесеноманского–раннесантонского времени термический и гидродинамический режимы придонных вод биотопов спонгий обусловили практическое отсутствие конкурентных групп фильтраторов. Но обычные скоротечные изменения абиотических условий среды, сопровождавшиеся усилением конкурентных отношений, в том числе и за счет большей приспособительной подвижности других представителей бентосных групп (устриц), способствовали проявлению многих адаптаций губок на протяжении сантонского и маастрихтского времени.

На юго-востоке Русской плиты и в сопряженных геоструктурных регионах губки известны из пород всех ярусов верхнего мела. Скопления скелетов приурочены лишь к отдельным интервалам разреза и по латерали они распространены спорадически. Это позволяет системно, относительно независимо проследить морфогенезы представителей скелетных форм гексактинеллид (*Hexactinosa* и *Lychniscosa*).

Среднемеловые гексактинеллиды, обитатели условий верхней сублиторали, обладали как значительными величинами толщины скелетообразующей стенки (до 15-20 мм), так и значительными параметрами сравнительно изометричного скелета (*Cephalites*, *Craticularia*, *Leptophragmidae*). Лишь представители пионерских поселений в юго-восточных районах Европейской области (*Plocoscyphia*, *Etheridgia*, *Guettardiscyphia*) имели очень небольшие размеры. В дальнейшем, уже со второй половины раннего сантона, условия обитания гексактинеллид и их ареалы существенно изменились, что сопровождалось

вымиранием части представителей группы (*Cephalites*) и активным и многообразным формообразованием.

Адаптации губок в меняющихся условиях водной среды прослежены по изменению основных параметров их скелетов. 1) Уменьшение толщины скелетообразующей стенки до значений близких к 1-3 мм. 2) Сокращение параметров элементов ирригационной системы (каналов и остий) и, соответственно, увеличение плотности расположения элементов дермальной и парагастральной скульптуры. Возрастание в составе поселений губок форм без элементов скульптуры (ирригационной системы). 3) В строении скелета многих форм все более заметную часть и функциональную роль занимает высокий стержень.

Проявление этих тенденций способствовало усиленному формообразованию, во многом обусловленному тем, что тонкая скелетообразующая стенка, без элементов ирригационной системы, отличалась большей конструктивной пластичностью. Первичными проявлениями этой «пластичности» явились: развитие дополнительных элементов скелета париформных губок – поперечных изгибов и отворотов, продольных желобов (складок) стенки, формирование лопатных и асимметричных скелетных форм. С частным проявлением реотропизма связывается и появление развернутых, листообразных скелетов (*Schizorabdus*, *Scapholites*).

Значительное морфологическое разнообразие скелетных форм губок во многом предопределено стадийным выделением представителей разных уровней модульной организации. Многообразие модульных форм гексактинеллид обусловлено и широко проявленным изоморфизмом представителей отрядов *Hexactinosa* и *Lychniscosa*, принципиально различающихся строением спикул и спикульной решетки. Со второй половины сантона в составе губковых сообществ модульные формы постепенно стали доминировать над унитарными. В составе многих родов, имевших средние значения толщины стенки (6-15 мм), известны первичные и вторичные автономные формы. Формы переходной (кормиальной или транзиторной) организации, характеризующиеся наличием в строении скелета многочисленных субоскулюмов, известны в составе обоих отрядов (*Lychniscosa* – *Coeloptychium*, *Plocoscyphia*; *Hexactinosa* – *Guettardiscyphia*, *Balantionella*, *Eurete*). Первичные и настоящие (вторичные) колонии больше известны среди представителей отряда *Hexactinosa*: *Zittelispongia*, *Paracraticularia*, *Aphrocallistes*, *Leptophragmidae* и *Euretidae*.

Реализация уровней модульной организации, как одного из генеральных трендов в морфогенезе гексактинеллид, обусловлена рядом обстоятельств. 1) Модульные формы, вероятно, отличались более активным ростом на ранних стадиях онтогенеза, что способствовало захвату участков поверхности субстрата. 2) Автономии и колонии гексактинеллид (*Aphrocallistes*, *Communitectum*; маастрихт) занимали значительные участки поверхности субстрата, не сопоставимые с точечной площадью поверхности дна, занимаемой унитарными формами. 3) Многие кормусные (транзиторные) и колониальные губки осваивали отдельные, расположенные на разной высоте над субстратом, интервалы водной среды, что отчасти обусловлено возвышением над иловыми водами с большим содержанием механических взвесей. 4) Сокращение параметров и потеря «индивидуальности» модулей в составе колонии способствовало возрастанию размеров самой колонии и канализации их жизненных форм (морфотипов) в соответствии с условиями обитания. 5) Вероятно, модульные формы фильтровали большой объем воды, с учетом более слабого, умеренного гидродинамического режима придонной среды. Равномерное расположение равнокачественных модулей способствовало «демократическому» распределению пищи (энергии) по всему модульному организму. 6) Усиление конкурентных отношений и миграция в глубоководные прохладные зоны бассейнов с минимальной динамикой среды способствовали адаптации модульных гексактинеллид к очень аскетичному образу жизни. Если раннесантонские унитарные губки приспособлены к обитанию в условиях сгонно-нагонных течений и турбулентной динамике среды (*Etheridgia*, *Cephalites*, *Ortodiscus*), то более поздние модульные формы адаптированы к ламинарным потокам малой динамики, приносящим

свободно падающую питательную взвесь. 7) Модульные губки отличаются устойчивостью к повреждениям и большей адаптивной пластичностью в условиях permanently меняющихся параметров водной среды.

На протяжении позднего мела существовали и консервативные формы губок, на уровне рода и даже вида (*Guettardiscyphia*, *Etheridgia*, *Ventriculites*), которые доминировали в структуре бентосных поселений в отдельные моменты времени.

NUROCHONETES GRANDIS (BUBLITCHENKO) (БРАХИОПОДЫ) ИЗ НИЖНЕГО ДЕВОНА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НЕФТЕГАЗОНОСНОЙ ПРОВИНЦИИ

Л.Г. Перегоедов

СНИИГТuМС, Новосибирск, plg@sniiggims.ru

Потребности детальной корреляции при составлении схем и карт различного назначения, локального прогноза при нефтегазоразведочных работах требуют обоснованных возрастных датировок перспективных горизонтов, что невозможно без поиска и изучения стратиграфически значимых видов, позволяющих проводить валидную региональную и межрегиональную корреляцию. Результаты исследования одного из таких видов брахиопод приводятся ниже.

Своеобразный вид хонетид с синусом на брюшной створке – *Chonetes grandis* Bublitchenko был изучен Н.Л. Бубличенко (1953) из сарджальского горизонта нижнего эмса Северного Прибалхашья. Г.Т. Ушатинская (1977) показала широкое распространение хонетид в Центральном Казахстане и установила новый род *Nurochonetes* в объеме двух видов *Nurochonetes grandis* (Bublitchenko) из сарджальского горизонта нижнеэмского подъяруса и *N. akkultukensis* (Ushatinskaya) из казахского горизонта верхнеэмского подъяруса, указав на их важное стратиграфическое значение. Надо заметить, что к настоящему времени Н.И. Ивановой, М.А. Сенкевич, Г.А. Стукалиной и др. на основании анализа комплекса ископаемых организмов обоснован более широкий возрастной интервал сарджальского горизонта в объеме пражского и ранней части эмского веков (Иванова и др., 1991).

На территории Западно-Сибирской равнины представитель рода *Nurochonetes grandis* происходит из отложений, вскрытых нефтеразведочными скважинами 43 Солоновской и 1 Пельгинской площадей, расположенных в среднем Приобье Томской области (Рис.).



Рис. Обзорная схема расположения скважин.

В разрезе скважины Солоновская-43 многочисленные разобщенные брюшные створки *N. grandis* различной сохранности (около 50 экземпляров) извлечены из пород верхней части разреза в интервале глубин 2973-3068 м (Табл., фиг. 1-3). Спинные створки практи-

чески отсутствуют. Совместно встречены единичные брахиоподы родов *Chonetes* и *Ambocoelia*, неопределимые до вида, а также фораминиферы, колонии табуляты, строматопораты, остракоды, тентакулиты, криноидеи, конодонты. Захоронение приурочено к зарифовым, лагунным фациям, представленным темно- и светлокорицевыми массивными и слоистыми илистыми известняками с прослоями калькаренитов, известковистых аргиллитов. Данные отложения отнесены к солоновской свите и одноименному горизонту (Решения..., 1999; Региональная..., 2012; Исаев и др., 1992). Возраст свиты и горизонта по комплексу ископаемых организмов, в составе которого присутствуют конодонты *Polygnathus dehiscens* Philip et Jackson, *Po. gronbergi* Klapper et Johnson, *Po. aff. perbonus* (Philip.), *Pandorinellina exiqua* (Philip) (определение С.А. Родыгина) датирован ранней частью эмского века.

В разрезе скважины Пельгинская-1 редкие брюшные створки *N. grandis* происходят из интервалов глубин 3083-3093 м и 3134-3146 м. Совместно с брахиоподами обнаружены тентакулиты, криноидеи, одиночные ветвистые кораллы. Породы представлены темно-серым, черным илисто-сгустковым известняком с прослоями калькаренита и илисто-глинистого известняка. Данные отложения отнесены к склоново-бассейновым фациям нижней части мирной толщи солоновского горизонта (Решения..., 1999; Региональная..., 2012).

Г.Т. Ушатинская (1977), обосновывая новый вид *N. akkultukensis*, который занимает более высокое стратиграфическое положение относительно *N. grandis* (казахский горизонт верхней части эмского яруса), сравнивает его с последним: «...От близкого вида *N. grandis* отличается меньшими размерами, более грубой радиальной скульптурой, отсутствием четко и постоянно выраженных синуса и возвышения.» (Ушатинская, 1977, с. 45).

До нахождения более представительного сибирского материала еще рано говорить о синонимичности обсуждаемых видов, но, как показывает изучение западно-сибирских экземпляров, вид *N. grandis* является очень изменчивым, и не исключено, что его отличия от *N. akkultukensis* (см. выше) укладываются в видовую изменчивость, и, вероятно, связаны с условиями среды обитания.

Автор выражает благодарность Г.Т. Ушатинской за предоставленную возможность ознакомиться с оригинальной коллекцией хонетид в музее Палеонтологического института РАН.

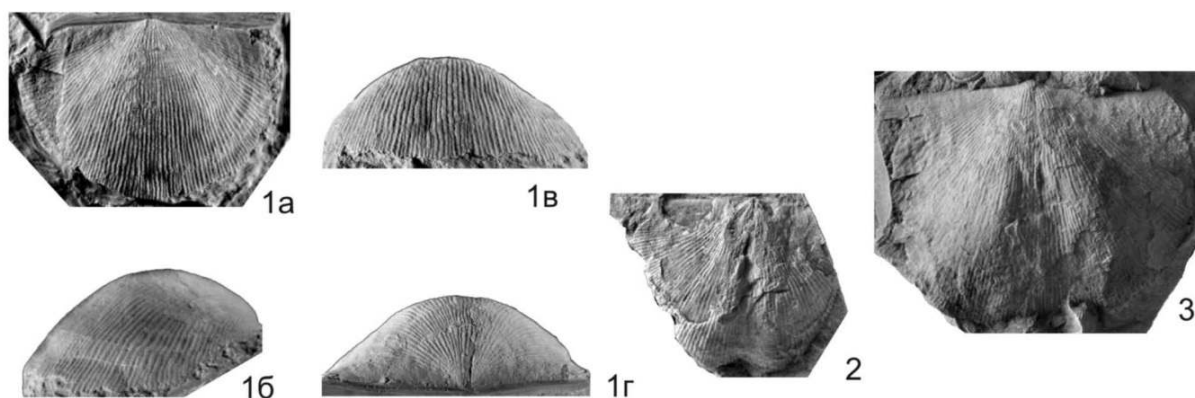


Таблица. *Nurochonetes grandis* (Vbublitchenko). 1а – брюшная створка, 1б – вид сбоку, 1в – со стороны переднего края, 1г – замочный край, экз. 21, обр. И40987-9, инт. гл. 3021-3025,4 м, 3,1 м от начала керна (нк); 2, 3 – брюшные створки: 2, экз. 22, обр. И40987, инт. гл. 3021-3025,4 м, 0,1 м нк; 3, экз. 23, обр. И41487-1, инт. гл. 3064-3068,6 м, 0,1 м нк. Увеличение всех изображений в 2 раза. Все экземпляры происходят из разреза скважины 43 Солоновской разведочной площади, солоновской свиты (горизонта) нижней части эмских отложений Западно-Сибирской нефтегазонасной провинции. Коллекция хранится в отделе стратиграфии и палеонтологии ФГУП «СНИИГ-ГиМС» в хранилище № 2 под № 221. Фотографии выполнены фотографом П.В. Фоминым.

ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ МИЛИОЛИД (ФОРАМИНИФЕРЫ) В НЕОГЕНЕ ЗАПАДНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ

Т.Н. Пинчук, А.С. Кодаш

Кубанский государственный ун-т, Краснодар, pinchukt@mail.ru

В отложениях неогена Западного Предкавказья наиболее часто встречаются фораминиферы отряда Miliolidae, которые на протяжении 56 лет изучал А.К. Богданович (1932-1988). По его работам и результатам исследований Л.С. Тер-Григорьянц (1961), В.А. Крашенникова (1959), А.Я. Азбель (1971), В.Я. Дидковского (1957, 1960) и других восстанавливались этапы эволюции милиолид в течение неогена. Нами изучены коллекции милиолид из разрезов рек Белая, Кужора, Пшиш, Пшеха, Кубань и др. и скважин Западно-Кубанского прогиба. В процессе работы рассматривались форма устья, стенка раковины, фотографировались раковины характерных видов и изменения их признаков.

На протяжении неогенового периода территорию Западного Предкавказья покрывали воды Восточного Паратетиса, осадконакопление в котором часто менялось под воздействием тектоники и смены трансгрессивно-регрессивных процессов, а также изменений климата. Изменение условий среды и характер реакции на них организма определяли ход эволюции. Каждый этап связи бассейна с океаном или перерыв был катастрофическим для обитателей бассейна, в том числе и фораминифер, поскольку изменение условий среды приводило к изменению структуры раковин милиолид, выраженных изменением формы и деталей раковин, приобретенных в новых условиях обитания. В связи с этим милиолиды можно подразделить на две группы: местные виды, появившиеся в процессе эволюции, и виды-иммигранты из соседних бассейнов, с которыми устанавливалась связь. Последние в процессе миграции стали отличаться от предковых форм и приобрели некоторые иные – «эндемичные» признаки.

При опреснении бассейна происходило обеднение видового и родового состава. Батиметрическая зональность распределения фораминифер обуславливается различиями температурных условий, характера субстрата, количеством водорослей, гидродинамикой и наличием других факторов. Несмотря на широкую эврибионтность милиолид, многие их представители связаны с определенными обстановками и могут являться хорошими экологическими индикаторами среды, поскольку приобретают соответствующие адаптивные признаки.

При определении экологических условий бассейна учитывался тафоценоз, сопровождавший комплексы милиолид, а именно присутствие в нем остатков моллюсков, морских ежей, остракод, мшанок, диатомей и другие характерные показатели фациальных условий, а также литологический состав вмещающих пород.

В позднемайкопском бассейне на территории Западного Предкавказья встречено 8 представителей милиолид: *Quinqueloculina akneriana akneriana* Orb., *Q. aff. atropos* Karer, *Q. errmanni* Born., *Triloculina austriaca* Orb., *Sigmoilina minuta* (Bogd.) и других, известных из миоценовых полигалинных бассейнов Западного и Центрального Паратетисов и Тетиса. В конце майкопского времени (коцахурский этап) в результате регрессии и опреснения бассейна произошло вымирание большинства фораминифер, в том числе, милиолид.

В тархане вновь установилось сообщение Восточного Паратетиса с полносолёными бассейнами Средиземноморья и произошло вселение полигалинных милиолид (*Quinqueloculina akneriana* Orb., *Triloculina gibba* Orb., *Sigmoilina tenuis* (Czjzek.) и др.). В результате приспособления их к иным условиям обитания наблюдается вспышка видообразования: в течение тархан–чокракского этапа появилось более 40 видов, из них 23 новых.

В раннечокракский период вид *Quinqueloculina akneriana* d'Orb. представлен своими подвидами: *Q. akneriana rotunda* Gerke, *Q. akneriana argunica* Gerke, *Q. akneriana media* Bogd. и др. В это же время появился и новый род *Tschokrakella*. Обитателями батиали были сигмоилиниты и чокракелы с хрупкими раковинами. В нижней сублиторали широко

распространены многочисленные представители миллиолид с гладкостенными раковинами. К верхней части сублиторали приурочены единичные виды с толстостенными раковинами, несущими шиповидные наросты. В позднем чокраке с дальнейшим опреснением бассейна наблюдается деградация большинства миллиолид (карликовые размеры, изменения устья), сохраняются только полигалинные виды.

В течение караганского этапа, когда связи с полносолеными бассейнами часто прерывались и условия среды были нестабильными, сохранились единичные миллиолиды: *Quinqueloculina ersaconica* Krash., *Q. reussi* Bogd. *Q. sartaganica* Krash., *Triloculina confirmata* Krash., отличавшиеся мелкими размерами раковин и измененными устьями.

В конкский этап связь с полносолеными бассейнами восстановилась, что вызвало значительное развитие миллиолид (возникло более 30 видов). Появились роды *Nodobaculariella* и *Wiesnerlla*, ранее не известные в бассейне Западного Предкавказья. К глубоко-водным фациям приурочены представители родов *Articulina*, *Nodobaculariella* с мелкими и тонкостенными раковинами, в сублиторальной части бассейна обитали многочисленные миллиолиды со сравнительно крупными, часто массивными и скульптурированными раковинами. В прибрежно-мелководных отложениях миллиолиды не встречены.

В сарматский этап в бассейне появились 8 родов и 34 вида, особенно выражены родовые и видовые изменения в составе миллиолид. Для раннего сармата характерны два тафоценоза: 1) исключительно миллиолидовый, приуроченный к нижней сублиторали и баттали; 2) смешанный миллиолидо-нонионовый, характерный для средней части сублиторали. В среднем сармате продолжается опреснение вод и появление новых родов миллиолид: *Dogielina*, *Sarmatella*, *Meandroloculina*. В глубоководье распространено миллиолидовое сообщество с тонкостенными раковинами, в сублиторали преобладают артикулины и квинквелокулины, на мелководье – крупные и толстостенные *Meandroloculina litoralis* Bogd., *Quinqueloculina voloshinovae* (Bogd.), *Flintina tukowskii* Bogd., *Nubecularia novorossica* Karger et Sinzow. Комплекс верхнесарматских миллиолид составляют эвригалинные виды: *Quinqueloculina* ex gr. *consobrina* d'Orb, *Articulina problema* Bogd. и др., встреченные в глубоководных осадках.

Раннеэотический комплекс миллиолид сравнительно богат и содержит виды, близкие к средиземноморским. Ведущую роль играют роды *Hauerina* и *Nodobaculariella*. Комплексы миллиолид приурочены к сублиторальной зоне, и отличаются более мелкими размерами раковин, чем в сармате. Во вторую половину эотиса большая часть фауны гибнет в связи с наступившим опреснением.

Изменчивость признаков и свойств у организма ограничена физико-химическими и структурно-механическими свойствами живых организмов. Фораминиферы не могут жить в пресных водах, имея определенный водно-солевой обмен со средой, но обитание в мало-соленых бассейнах дало невероятную возможность появления новых признаков приспособления у миллиолид. Изменение экологических обстановок в неогене показало не только вымирание, но и широкое распространение представителей миллиолид, появление родов *Flintina*, *Hauerina*, *Dogielina*, *Meandroloculina*, *Sarmatiella* и др., их приспособляемость и жизнеспособность.

АЛЬБСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ФОРАМИНИФЕР СЕВЕРНОГО РАЙОНА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В.М. Подобина

Томский государственный ун-т, Томск, podobina@ggf.tsu.ru

Альбские фораминиферы впервые обнаружены за последние годы в хантымансийском горизонте на Самотлорской, Полярной, Восточно-Лодочной площадях Западной Сибири (Подобина, 2013).

По палеобиогеографическому районированию, проведенному автором в пределах Западной Сибири, эти площади относятся к Северному району (Подобина, 1983; Podobina, 1995). Альбские комплексы этого района наиболее детально изучены в 10 разрезах скважин Самотлорской площади, расположенной в средней части широтного течения р. Обь. Во всех разрезах встречены агглютинированные кварцево-кремнистые фораминиферы довольно разнообразного видового состава. Ранее альбские фораминиферы были известны только в Зауралье (Булатова, 1976; Захаров и др., 2000; Амон, 2005), которое отнесено нами к Западному палеобиогеографическому району Западной Сибири. В результате наших новых находок альбских фораминифер в Северном районе появилась возможность для их сравнения с зауральскими, а также с таковыми из Канадской провинции Арктической области (Подобина, 2000; Podobina, 1995; Tappan, 1962; Wall, 1967). В пределах Самотлорской площади автором установлены две зоны по фораминиферам: *Ammobaculites fragmentarius*, *Gaudryinopsis filiformis* (средний альб) и *Ammotium braunsteini*, *Verneuilinoides borealis assanoviensis* (верхний альб). В отличие от Зауралья в разрезах Самотлорской и других площадей Северного района раннеальбские фораминиферы в настоящее время не обнаружены.

По последней региональной стратиграфической схеме альба Западной Сибири (2005) вид *Verneuilinoides borealis* Tappan *assanoviensis* (Zaspelova) является характерным для всего альба. Одновременно в этой же схеме он установлен как один из видов-индексов для слоев среднего и верхнего альба совместно с разными видами рода *Ammosiphonia* (*A. jamaica* – верхний альб, *A. beresoviensis* – средний альб). На наш взгляд, эти виды относятся к роду *Ammotium*, установленному А. Лебlichem и Х. Таппен (Loeblich, Tappan, 1953) для меловых и вышележащих отложений (Подобина, 2013).

Род *Ammotium* по всем родовым признакам, в том числе и по химическому составу (кварцево-кремнистая раковина с грубозернистой микроструктурой стенки), характерен для альбских отложений Западно-Сибирской, а также и Канадской провинций. А род *Ammosiphonia* He, 1977, указанный в региональной схеме, известен из триасовых отложений Китая и чаще распространен в южных провинциях (Loeblich, Tappan, 1988).

По результатам наших исследований вид-индекс *Verneuilinoides borealis assanoviensis* в основном приурочен к верхним слоям ханты-мансийского горизонта и может являться видом-индексом только для верхнего альба. З.И. Булатова (1976) впервые выделила верхнеальбскую зону с этим видом-индексом, что подтверждается и исследованиями автора на Самотлорской площади (Подобина, 2013). Наряду с *V. borealis assanoviensis* характерным для верхнего альба является и второй вид-индекс – *Ammotium braunsteini* (Cushman et Applin). По нашему мнению, объединение слоев всех подъярусов альба в единую зону *Verneuilinoides borealis assanoviensis*, как это сделано в региональной стратиграфической схеме 2005 г., нецелесообразно, так как каждому подъярису соответствует отдельная фораминиферная зона как в Зауралье, так и в Северном районе Западной Сибири.

В среднеальбских отложениях Самотлорской площади в фораминиферной зоне *Ammobaculites fragmentarius*, *Gaudryinopsis filiformis* присутствуют виды фораминифер: *Hyperammina pulverea* Bulatova, *Reophax troyeri* Tappan, *Haplophragmoides reconditus* Bulatova, *Recurvoides leushiensis* Bulatova, *Ammobaculites fragmentarius* Cushman, *Ammomarginulina cragini* Loeblich et Tappan, *Spiroplectammina cognata* Podobina, *Gaudryinopsis filiformis* (Berthelin), *G. aff. oblongus* (Zaspelova), *Pseudoverneuilina albica* Podobina. Количество экземпляров указанных видов неодинаково – преобладают раковины родов *Haplophragmoides*, *Recurvoides*, *Ammobaculites*, *Pseudoverneuilina* и *Gaudryinopsis*. Наиболее характерными для среднего альба являются виды-индексы, а также *Recurvoides leushiensis* и *Pseudoverneuilina albica* нового рода *Pseudoverneuilina* Podobina, 2013. Этот род имеет сходство с родом *Verneuilina* d'Orbigny, 1840, но отличается от него кварцево-кремнистым составом стенки (не известковым), быстро расширяющейся низкой раковиной (пирамидкой) с отчетливыми тремя боковыми углами и плотно прилегающими низкими камерами.

Верхнеальбский комплекс Самотлорской площади по систематическому составу довольно разнообразен, здесь присутствуют виды: *Labrospira angustolocularia* (Bulatova), *Haplophragmoides cushmani* Loeblich et Tappan, *H. reconditus* Bulatova, *Ammobaculites subcretaceus* Cushman et Alexander, *Ammomarginulina obscura* (Loeblich), *Ammotium braunsteini* (Cushman et Applin), *Pseudobolivina rayi* (Tappan), *Spiroplectamina sibirica* Podobina, *Verneuilioides borealis* Tappan *assanoviensis* (Zaspelova), *Gaudryinopsis oblongus* (Zaspelova) (Подобина, 2013).

В позднеальбском комплексе наиболее многочисленны представители родов *Haplophragmoides*, *Ammomarginulina*, *Ammotium*, *Verneuilioides* и *Gaudryinopsis*. Из них, кроме видов-индексов, наиболее характерны *Ammomarginulina obscura*, *Spiroplectamina sibirica*, *Gaudryinopsis oblongus*. Крупнозернистые фракции песчанистых отложений почти полностью состоят из грубо- и среднезернистых раковин фораминифер. Сохранность раковин различна, однако, несмотря на присутствие многих разрушенных и деформированных форм, видовой состав, характерный для верхнего альба, в разрезах Самотлорской площади выявлен. В единичных образцах прослежены псевдоморфозы известковых фораминифер, по которым трудно определить их систематическое положение. В Зауралье альбские раковины агглютинированных и известковых секреторных фораминифер сохранились лучше, поэтому предыдущими исследователями здесь установлены комплексы, систематически довольно разнообразные. Видимо, зауральский бассейн, образованный бореальной альбской трансгрессией, был более углубленный, с нормальным гидрологическим режимом, приведшим к развитию разнообразных и хорошей сохранности фораминифер.

На других площадях Северного района – Полярной, скв. 1 и Восточно-Лодочной, скв. 1 обнаружены более обедненные среднеальбские комплексы фораминифер с *Ammobaculites fragmentarius*, *Gaudryinopsis filiformis*. Помимо этих видов-индексов, определены характерные виды для среднего альба Самотлорской площади. Такой видовой состав и грубозернистость раковин фораминифер указывают на мелководные условия обитания в альбском бассейне.

Многие виды двух альбских комплексов Самотлорской и других площадей Северного района являются викариантами или общими видами таковых Канадской провинции (Северная Канада, Северная Аляска), которая вместе с Западно-Сибирской провинцией относится к Арктической палеобиогеографической области.

РАЗНООБРАЗИЕ РАННЕОЛИГОЦЕНОВЫХ ФОРАМИНИФЕР ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И СРАВНЕНИЕ С ФАУНОЙ ДРУГИХ РЕГИОНОВ

В.М. Подобина, Т.Г. Ксенева

Томский государственный ун-т, Томск, podobina@ggf.tsu.ru

Комплексы фораминифер раннего олигоцена южных, западных и центрального районов Западной Сибири несколько различаются по видовому составу. В целом они характеризуют зону *Cibicidoides pseudoungerianus*, *Protonion decoratum*, отвечающую большей части тавдинской свиты одноименного горизонта (Подобина, 1998, 2009). Для этой зоны наиболее характерны планктонные фораминиферы, из которых определены *Globorotalia* aff. *kugleri* Bolli, *Paragloborotalia postcretacea* (Mjatluk), *P. anguliofficialis* (Blow), *Turborotalia perfecta* Podobina, *Globanomalina micra* (Cole), *G. barbadoensis* (Blow), *Globigerina ouachitaensis* Howe et Wallace, *G. ouachitaensis* Howe et Wallace *gnaucki* Blow et Banner, *G. praebulloides* Blow, *G. galavisi* Bermudez *lucida* Podobina, *G. angustiumbilitata* Bolli, *G. ampliapertura* Bolli, *G. angiporoides* Hornibrook, *G. senilis* Bandy, *G. prasaepis* Blow, *G. officialis* Subbotina *praesentata* Podobina. Наряду с планктонными встречены бентосные виды с известковой раковиной: *Cibicides lopjanicus* Mjatluk, *C. borislavensis* Aisenstat, *Cibicidoides pseudoungerianus* (Cushman), *Nonionellina oligocenica* (Cushman et McGlamary), *N. ovata*

(Brotzen), *Evolutononion decoratum* (Cushman et McGlamery), *E. advenum* (Cushman), *Criboelphidium perrarum* Uschakova, *C. differensapertio* Uschakova, *C. parainvolutum* Uschakova, *C. rischtanicum* (N. Bykova), *Elphidiella vergandia* Uschakova, *E. nitida* Podobina, *E. cosmica* Uschakova, *Protoglobobulimina coprolithoides* (Andreae), *P. ovata* (Orb.).

Эти комплексы сравнивались с фораминиферами из стратотипа рюпельского яруса, которые были собраны В.М. Подобиной (и впоследствии изучены) в Бельгийских карьерах во время полевой экскурсии (Симпозиум по палеогену, 25-30 августа 2003 г., г. Левен, Бельгия). Западносибирские и бельгийские комплексы фораминифер незначительно различаются по видовому составу и количественному соотношению видов. Общими и в то же время характерными видами в обоих регионах являются *Cibicides* aff. *borislavensis* Aisenstat, *Cibicidoides pseudoungerianus* (Cushman), *Evolutononion decoratum* (Cushman et McGlamery), *Nonionellina oligocenica* Cushman et McGlamery и виды рода *Globigerina*: *G. ouachitaensis* Howe et Wallace, *G. juvenilis* (Bolli), *G. officinalis* Subbotina *praesentata* Podobina, *G. ampliapertura* Bolli, *G. angustiumbilocata* Bolli. Эльфидииды и булиминиды в стратотипическом разрезе не обнаружены (Подобина, 2009).

В Нидерландах на исследуемом стратиграфическом уровне установлена фораминиферная зона *Cibicides* (= *Cibicidoides*) *ungerianus* (= *pseudoungerianus*), *Rotaliatina bulimoides* (Doppert, Neele, 1983). По видовому составу комплексы Западной Сибири и Нидерландов сходны, так как содержат общие виды родов *Nonionellina*, *Cibicides*, *Cibicidoides* и др. Однако комплекс Нидерландов отличается от западносибирского присутствием видов *Bulimina alsatica* Cushman et Parker, *Rotaliatina bulimoides* (Reuss), *Trifarina gracialis* (Reuss) и др. Находки булиминид указывают на их существование в более глубоководных условиях, по-видимому, соответствующих внешней части современного шельфа.

Сходный с западносибирским (тавдинская свита) комплекс обнаружен в среднем олигоцене Польши (Odrzywolska-Bienkova, Pozaryska, Martini, 1978). Польский комплекс довольно разнообразен и представлен 74 видами, из них 12 – планктонные формы. Присутствие таких видов планктонных фораминифер, как *Globigerina officinalis* Subbotina (= *G. officinalis praesentata* Podobina), *G. turrulina* Blow et Banner (= *G. ouachitaensis* Howe et Wallace *gnaucki* Blow et Banner) и *Globigerina angustiumbilocata* Bolli, по мнению польских исследователей, указывает на раннерюпельский возраст вмещающих пород.

В Западных Карпатах, по данным чешского исследователя Я. Крковского (Krhovsky, 1983), к нижнему олигоцену отнесены слои, содержащие *Globigerina brevispira* Subbotina, *G. eocaena* Guembel, *G. angiporoides* Horninrook, *G. anguliofficialis* Blow (зона P18). Первый вид, по данным Н.Н. Субботиной (1960), распространен в олигоценовых отложениях Предкарпатья. Второй – *G. eocaena* Guembel – по своим морфологическим особенностям, прежде всего почти квадратному очертанию раковины, очень напоминает вид *G. hexagona* Natland из олигоценовых отложений Пуэрто-Рико (Todd, Low, 1976). *Globigerina (Paragloborotalia) anguliofficialis* Blow является характерной для олигодена о-ва Тринидад (Blow, 1969). Этот вид встречен и в тавдинской свите Западной Сибири (Подобина, 1998).

Важно отметить присутствие в нижнем олигоцене Северных Карпат вида *Globigerina (Paragloborotalia) postcretacea* Mjatluk (Мятлюк, 1950). Этот вид был определен В.М. Подобиной (1998) из тавдинской свиты Западной Сибири. Этот же вид, но под названием *Globorotalia gemma* Jenkins, известен из нижнего олигодена Новой Зеландии (Jenkins, 1966). Д. Дженкинс считал, что новозеландский вид по морфологии немного отличается от вида, установленного Е.В. Мятлюк. Позднее *Globorotalia gemma* Jenkins был определен из нижнего олигодена Атлантического океана при бурении дна западнее Африки (Krasheninikov, Pflaufman, 1977). По мнению В.М. Подобиной (1998), *Globorotalia (Paragloborotalia) gemma* Jenkins является младшим синонимом вида *Paragloborotalia postcretacea* (Mjatluk), характерного для нижнего олигодена различных регионов мира.

Многие из видов планктонных фораминифер олигодена Северного Причерноморья (Краева, Ярцева, 1974) известны в одновозрастных отложениях Бельгии, Польши, Прикар-

патья, о-ва Тринидад, Атлантики и Западной Сибири. К ним относятся виды: *Globigerina ampliapertura* Bolli, *G. ouachitaensis* Howe et Wallace, *G. ouachitaensis gnaucki* Blow et Banner, *G. angustiumbilitata* Bolli, *G. brevispira* Subbotina, *G. praebulloides* Blow et Banner, *G. prasaepis* Blow (= *G. brevis* Jenkins), *Paragloborotalia* ex gr. *gemma* Jenkins.

В олигоцене платформенной части Украины (юго-запад Восточно-Европейской платформы) известны характерные виды фораминифер, найденные в стратотипе рюпеля и в тавдинской свите Западной Сибири. К ним относятся *Spiroplectamina carinata* (d'Orb.) (= *S. attenuata* Reuss), *Cibicidoides pseudoungerianus* (Cushman), *Cibicides oligocenicus* Samoilova (= *C. borislavensis* Aisenstat), *Globigerina bulloides* d'Orb. (= *G. officinalis* Subbotina *praesentata* Podobina), *Sphaeroidina variabilis* Reuss и др. (Каптаренко-Черноусова и др., 1963).

Алабамский (США) олигоценый комплекс отличается от евроазиатских значительным видовым разнообразием (Cushman, McGlamery, 1942). Однако сходство алабамского и западносибирского комплексов прослеживается по присутствию общих видов родов *Nonionellina*, *Nonion* (*Protononion*), *Elphidium*, *Elphidiella* и др. По их наличию можно предположить, что фораминиферы олигодена в обоих регионах обитали в сравнительно мелководных бассейнах, по-видимому, с пониженным содержанием карбоната кальция. Видовой состав канадского раннеолигоденового комплекса (McNeil, 1990) столь же разнообразен, особенно в отряде Rotaliida.

Западносибирский бассейн, судя по малочисленности и однообразию фораминифер, присутствию единичных эльфидиид и нонионид в центральном районе, отличался мелководностью, менее благоприятным гидрологическим режимом.

Большое значение имеет наличие в западносибирском комплексе вида *Globigerina ampliapertura* Bolli. Этот вид впервые был определен Г. Болли из низов олигодена о-ва Тринидад (Bolli, 1957); по его присутствию этим же исследователем выделена одноименная раннеолигоденовая зона. Находки вида *G. ampliapertura* Bolli в тавдинской свите указывают на возможность выделения названной зоны олигодена и в этой свите. Кроме того, Г. Болли стратиграфически выше впервые выделил вид *Globigerina juvenilis*. В.М. Подобиной (1998) совместно с *Globigerina ampliapertura* обнаружен подвид вида *G. officinalis* Subbotina – *G. praesentata* Podobina.

Возможно, западносибирская зона *Cibicidoides pseudoungerianus*, *Protononion decoratum* по возрасту древнее бельгийской и соответствует раннему рюпелю или, в прежнем понимании, латдорфскому веку (зоны P18 и NP21).

ЭВОЛЮЦИЯ. НАПРАВЛЕННОСТЬ, ЭТАПНОСТЬ, СТРУКТУРА

А.В. Попов

СПбГУ, Санкт-Петербург, popov@ap1250.spb.edu

Для современных исследований эволюции на палеонтологическом материале характерно использование только количественных показателей, что принципиально сужает возможности изучения (Марков и др., 2008, 2010; здесь и далее ссылки на материалы и тезисы ВПО). Существо эволюции живого выражается в повышении уровня организации архетипа. Эта генеральная тенденция составляет основу эволюционного преобразования биосферы, которая представлена сукцессией *доминантных групп* хордовых. Принципиально новое свойство или явление возникает при объединении нескольких компонентов, в которых это качество порознь отсутствует. Поэтому, изучая особенности только компонентов, мы лишены возможности исследовать это новое явление, т. е. опускаемся на более низкий уровень материи (Попов, 1978, 1989, 1993).

В венде возникли главные архетипы многоклеточных с гастральной полостью и ртом, включая самый прогрессивный – *билатеральный*, для которого характерно активное перемещение в пространстве и активный поиск пищи и защиты. Появление гастральной

полости и рта означало возникновение внеклеточного пищеварения, существенно расширившего возможности организма для активного воздействия на внешнюю среду, особенно у билатералий. Способность к активному перемещению и движению неизбежно должна обеспечиваться возникновением координирующего центра (*протомозга*) и развитием телерецепторов. Перемещение в пространстве неизбежно предполагает *планирование* действий мозгом, которое должно обеспечиваться телерецепторами (Попов, 1993, 2010).

Главные этапы эволюционного прогресса вначале определялись совершенствованием *морфофункциональных* приспособлений организма, а позднее появлением и *развитием* качественно нового органа – *мозга*, который осуществляет общее регулирование функций организма с помощью взаимодействия информационных процессов. С возникновением мозга произошло обособление информационных процессов в совершенно *новую сферу явлений*. С этим связано резкое возрастание интенсивности реакции и воздействия организма на ситуации внешней среды. Совершенствования мозга и связанных с ним ЦНС и телерецепторов стали определять генеральные тенденции эволюции живого (*церебральный этап развития*). Церебральный путь развития, составляющий основу эволюции биосферы, закономерно привел к возникновению нового явления – ноосферы (Попов, 1989, 1993, 2011).

Можно выделить следующие этапы развития биосферы, обозначенные по названию доминантных групп: биосфера одноклеточных, биосфера протомногочелюстных, биосфера протобилатеральных, биосфера рыб, биосфера амфибий, биосфера рептилий, биосфера млекопитающих и птиц, а затем и ноосфера. В длинной последовательности вендофанерозойских ароморфозов, вызванных сменой доминантных групп, следует выделить четыре наиболее крупные ступени (мегаароморфозы) эволюционных преобразований жизни. Они обусловлены появлением архетипов, обеспечивающих возможности длительного и разнообразного повышения уровня организации, ведущих к существенному возрастанию активности жизни и ее независимости от среды: 1) вендский мегаароморфоз – появление многоклеточных, обладающих резервуарным пищеварением и ртом, появление первых протобилатералий; 2) кембрийский мегаароморфоз – доминирование скелетных протобилатералий; 3) церебральный мегаароморфоз – появление эндоскелетных билатералий, обладающих мозгом (рыбы, тетраподы, приматы); 4) ноосферный мегаароморфоз – социум людей (Попов, 1993, 2010, 2011, 2013).

Первоначально сложившаяся *структура архетипа* филогенетической группы в дальнейшем оказывает существенное влияние на ее филогенез. Для билатералий наиболее прогрессивным оказался путь развития в направлении совершенствования *внутреннего скелета*, который способствовал церебральному пути развития и привел к возникновению ноосферы (протохордовые, рыбы, тетраподы). Филумы, обладающие внешним скелетом, который значительно сковывал эволюционное развитие (протоартроподы, насекомые), проиграли соревнование хордовым, существенно отставая в развитии мозга. Наиболее развитые артроподы представлены перепончатокрылыми насекомыми, которые проявляют только элементарные способности к обучению (пчелы). Интересный пример эволюции дают головоногие моллюски, также обладавшие внешним скелетом. В процессе филогенеза они избавились от раковины, что позволило им сделать рывок в совершенствовании мозга, в развитии которого они превзошли даже некоторых позвоночных, например, рыб.

Пространственные ограничения в эволюционном процессе играют непосредственную роль и в развитии самого мозга. Так, замыкание желудочков мозга у лучеперых рыб (эвертированный тип развития мозга), несмотря на широкую адаптивную радиацию, вызвало отставание в общем развитии от лопастеперых, у которых сохранились желудочки мозга, благоприятствовавшие его свободному развитию (инвертированный тип развития). Лопастеперые дали начало амфибиям и тетраподам.

Огромное значение особенностей пространственной организации архетипа в эволюционном процессе демонстрируют иглокожие. Их радиальное строение явилось непреодолимым препятствием для прогрессивного совершенствования нервной системы. Радиаль-

ная архетектоника иглокожих нашла свое отражение и в строении нервной системы, которая представлена тремя обособленными комплексами: оральным, гипонервальным и аборальным кольцами и отходящими от них радиальными нервами. Гипонервальная и аборальная системы имеют двигательные функции. Околоротовое кольцо играет роль координирующего центра – чувствительно-двигательная функция. Иглокожие обладают весьма примитивной нервной системой. Даже у представителей иглокожих, уклонившихся в сторону билатеральной организации (морские ежи, голотурии) или перешедших к хищничеству (морские ежи и морские звезды), не сформировался единый, хорошо выраженный координирующий центр. Это обусловлено тем, что три нервных комплекса (оральный, гипонервальный и аборальный) так и остались обособленными друг от друга. Сама кольцевая организация не способствует формированию единого компактного нервного центра, в котором его элементы могли бы иметь тесное взаимодействие, подобно мозгу позвоночных.

Итак, элементарные эволюционные сдвиги внутри вида отражают ситуацию короткого момента. Эти сдвиги служат только первичным материалом для эволюционного процесса. *Механизм макроэволюции* отбирает уже крупные филумы с удачными эволюционными изменениями, прошедшими жесткий отбор в течение сотен миллионов лет. Приспособления, ведущие к прогрессивному развитию филумов, направлены напрямую или косвенно на *борьбу друг с другом*. Эволюционные преобразования структуры организма (архетипа) требуют длительного и направленного отбора в течение миллионов лет. Структура эволюции биосферы определяется ароморфозами *доминантных групп* с удачным строением архетипа (билатералии, позвоночные). Они подавляют группы, менее удачно развивающиеся, закрывая им дорогу к прогрессивному развитию (артроподы, моллюски, и др.). Последние образуют нижние этажи эволюции. В сукцессии вендо-фанерозойских ароморфозов доминантных групп выделяются четыре *мегаароморфоза*, ведущие к существенному возрастанию активности жизни: мегаароморфозы протомногоклеточных, протобилатеральных, церебральных и ноосферный.

ВЕНДСКАЯ (ЭДИАКАРСКАЯ) МИКРОБИОТА
И ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ПОГРАНИЧНЫХ
ОТЛОЖЕНИЯХ ДОКЕМБРИЯ/КЕМБРИЯ ЗАПАДА МОНГОЛИИ

А.Л. Рагозина¹, Д. Доржнамжаа², А.В. Краюшкин¹, Б. Энхбаатор²

¹ ПИН РАН, Москва, ragozina@paleo.ru

² Палеонтологический центр МАН, Улан-Батор, Монголия

Вендские (эдиакарские) микробиоты широко распространены в различных регионах мира (Zhang et al., 1998; Greg, 2005; Knoll, 1992; Zhou et al., 2007; Сергеев и др., 2010; Sergeev et al., 2011; Vorobieva et al., 2006, 2009; Голубкова и др., 2010, 2013; Вейс и др., 2006; Воробьева и др., 2008; Moczydlowska et al., 2012). Особый интерес они вызывают тем, что залегают над флювиогляциальными образованиями (тиллиты, диамиктиты), которые являются важными корреляционными маркерами. Верхний докембрий (неопротерозой) характеризуется глобальным распространением ледниковых образований нескольких эпох. Со временем обоснования в 1950-х годах академиком Б.С. Соколовым самостоятельной вендской системы связано развитие биостратиграфических исследований докембрия (в частности, венда) в широком масштабе (Соколов, 1997). В Дзабханской структурной зоне западной Монголии широко распространены мощные (до 2 км) терригенно-карбонатные отложения, среди которых выделяются ледниковые образования (майханульская свита), цаганоломская свита (венд) и баянгольская свита (кембрий). Наиболее полные биостратиграфические исследования были проведены в составе Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции (Дроздова, 1980; Воронин и др., 1982; Есакова, Жегалло, 1996). В

дальнейшем работы были продолжены в рамках Международного проекта (Khomentovsky, Gibsher, Brasier, Dorjnamjaa, 1996) и СРМПЭ (Рагозина и др., 2008, 2009, 2011, 2013).

В верхней части надтиллитовой цаганоломской свиты (разрезы Баян-Гол, Цаган-Гол, Тайшер, Хевте-Цахир-Нуру) в маркирующем кремнисто-фосфоритовом горизонте установлена кремнистая «завханская» микробиота. Она представлена ассоциацией крупных (до 200 мкм) сфероморфных микрофоссилий, в меньшей степени акантоморфных акриктарх, многочисленными фрагментами вендотениевых водорослей, органическими пленками, а также многослойными слоевищами с псевдопаренхиматозной структурой в виде полигональных клеток (от нескольких до 15-20 микрон), характерных для большинства красных водорослей (*Rhodophyta*). Кроме того присутствуют мелкие, одноосные спикулы губок (*Hexactinellida*), проблематики. Микрофоссилии представлены характерными родами *Archaeooides*, *Tasmanites*, *Echinospaeridium*, *Tanarium*. Сфероидальные организмы с многослойной оболочкой отнесены к зеленым водорослям (цисты празиофицей). Постледниково-завханская биота имеет некоторые черты сходства с раннеэдиакарскими биотами пертататакского типа Австралии, формации Доушаньто Южного Китая, нижневендскими биотами Восточно-Европейской и Сибирской платформ. Тиллиты (диамиктиты) майханульской свиты коррелируются с диамиктитами Наньто Южного Китая, абсолютный возраст которых $635,2 \pm 0,6$ Ma (Condon et al., 2005). Возраст надтиллитовых карбонатов цаганоломской свиты 632 ± 14 млн лет, что соответствует вендскому (эдиакарскому) времени (Овчинникова и др., 2012). «Завханская» микробиота, по нашим данным, является переходной от раннего к позднему венду.

Перекрывающие отложения (немакит-далдын-гоммот) содержат богатую ассоциацию ископаемых следов жизнедеятельности. В разрезе по руч. Баян-Гол были обнаружены ихнофоссилии: в слоях 9 и 10 цаганоломской свиты – проблематичные простые горизонтальные ходы из надстроматолитовых карбонатов и тонкослоистых алевролитов; в слое 18 баянгольской свиты – многочисленные *Planolites* isp., более редкие *Cochlichnus* isp. и *Didymaulichnus* isp.; в слое 20 баянгольской свиты – так же ихнорода *Planolites*, *Cochlichnus* и *Didymaulichnus*, к которым добавились *Helminthoidea* isp., группа «следов членистоногих» *Rusophycus* isp. – *Diplichnites* isp. – *Monomorphichnus* isp., *Palaeophycus* isp., cf. *Plagiogmus* isp., cf. *Taphrhelminthopsis* isp., «трептихниды» *Treptichnus* isp., *Treptichnus bifurcus*, *Trichophycus* (= *Treptichnus*) *pedum*, *Zoophycos* isp.(?), cf. *Hormosiroidea* isp. Несмотря на интенсивные поиски, *T. pedum* не был обнаружен в слое 18, хотя присутствие трептихнид в слое 20 несомненно (Goldring, Jensen, 1996; номера слоев приведены по данным Khomentovsky, Gibsher, 1996). *T. pedum* появляется в основании кембрия только тех регионов, где преобладают силиклястические осадки определенных фаций, в то время как в этих регионах первые SSF появляются на более высоких уровнях, с появлением подходящих условий. В монгольских же разрезах с массивными карбонатами вендского и немакит-далдынского возраста больший потенциал для сохранности имеют SSF, а не следы. Следует отметить полное отсутствие вертикальных ихнофоссилий в монгольских разрезах, в отличие от найденных в терригенных отложениях Беломорско-Кулойского плато *Diplocraterion* и *Skolithos*, которые указывают на присутствие в этом регионе пограничных отложений венда и кембрия (Гражданкин, Краюшкин, 2006). Однако в этих отложениях Беломорья, в отличие от Дзавханской зоны, отсутствуют трептихниды и другие горизонтальные следы, что дополнительно говорит об их сильной фациальной зависимости и непригодности для установления по ним «золотого гвоздя» основания кембрия (Розанов и др., 2008). Эти новые данные позволяют непосредственно изучать смену ихноценозов на границе докембрия и кембрия. По мнению многих исследователей, значительные перестройки на этом рубеже связаны именно с активностью бентосных животных в виде биотурбации осадка, которые привели к радикальным изменениям среды обитания, особенно к вытеснению доминировавших в протерозое бактериальных сообществ. Важно отметить, что ни продусеры *Diplocraterion*, ни *Skolithos* (также как и вендские *Bergaueria* широко

распространенные в разрезах Зимних Гор) не питались в толще осадка. Причем эффект от них оказывается достаточным для биотурбации осадка (в зачаточной стадии – вендскими *Bergaueria* и достаточно сильной – кембрийскими *Diplocraterion*). Таким образом, в Дзабханской зоне первые биотурбации возникают в результате осваивания организмами пищевых ресурсов внутри осадка (например, остатки водорослевых биот, подобных «завханской»), а в Беломорском регионе – из-за появления организмов с вертикальными норами и выработки механизмов их перемещения в соответствии с условиями осадконакопления.

Работа проведена по теме № 23 «Биогеография, фауна и флора позднего докембрия и палеозоя Монголии», при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-05-00960, программы Научные школы Российской Федерации НШ-5191.2012.5.

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ВЫСОКОШИРОТНЫХ АММОНИТОВЫХ ФАУН ТЕРМИНАЛЬНОЙ ЮРЫ

М.А. Рогов

ГИН РАН, Москва, russianjurassic@gmail.com

Сходство бореальных и австралийских юрских аммонитов было отмечено уже более ста лет назад, когда К. Буркхардтом (Burckhardt, 1903) из верхней юры Аргентины были определены аммониты, отнесенные к видам, ранее известным только из европейской части России. Позднее Н.И. Шульгиной (1967) в волжском ярусе севера Сибири были установлены аммониты, очень близкие к формам из титона Непала (и первоначально отнесенные к одним и тем же родам, и лишь позднее было показано, что сибирские и гималайские формы принадлежат к разным семействам). Другой крупнейший специалист по позднеюрским аммонитам М.С. Месежников (Степанов, Месежников, 1979) указывал на широкое (хотя и не одновременное в разных бассейнах) распространение аммонитов с субпрямоугольной формой поперечного сечения оборотов или виргатитовым ветвлением ребер в поздней юре. В то же время, существенная общность облика высокоширотных аммонитовых фаун поздней юры в целом (при существенных – на уровне семейств – различиях в таксономическом составе бореальных и австралийских комплексов) оставалась не замеченной. Обе надобласти (Панбореальная и Австралийская) кроме сравнительно низкого разнообразия аммонитов и относительной редкости таксонов, типичных для надобласти Тетис-Панталасса (Enay, Cariou, 1997), по крайней мере, с середины юрского периода, в целом характеризовались морфологически близкими ассоциациями аммонитов. Особенно ярко эта близость фаун проявилась в бате, когда доминировавшие в Антарктике макроцефалитины и эврицефалитины имели форму раковины, скульптуру и тип устьевых модификаций, практически идентичные таковым у одновозрастных им арктических кардиоцератид (*Arctoceratitinae*). В высоких широтах потомки этих групп (*Mayaitidae* и *Cardioceratitinae* соответственно) просуществовали почти до конца кимериджа, тогда как в низких широтах большинство представителей надсемейства *Stephanoceratoidea* (кроме редких оксфордских *Pachyceratitidae*) не пережили рубежа средней и поздней юры.

Если для юрских аммонитов средних и низких широт был характерен тип диморфизма, при котором у микроконхов развивались ушки (своеобразные выросты на устье), то уже у высокоширотных аммонитов средней юры ушки отсутствовали. Сходным образом, по крайней мере в четырех семействах высокоширотных аммонитов, предки которых обитали в более низких широтах, в течение кимериджа произошла редукция ушек у микроконхов. Наиболее поразительным выглядит одновременный переход от микроконхов с ушками к микроконхам с вентральным выростом устья на рубеже кимериджского и волжского веков. Это изменение строения устья независимо друг от друга произошло у *Dorsoplanitidae* (*Subdichotomoceras* – «*Arkellites*») в Англо-Парижском бассейне, у *Virgatitidae* (*Sarmatisphinctes* – *Howaiskyia*) в Польском и Среднерусском морях и у редких, но распро-

страненных практически во всех суббореальных бассейнах *Gravesia* (бореальных потомков *Ataxioceratinae*, которых, вероятно, следует рассматривать в составе отдельного семейства). В дальнейшем в течение всего волжского века и в начале мела микроконхи эндемичных бореальных аммонитов характеризовались простым устьем. Близкие изменения в строении устья, по крайней мере у части высокоширотных аммонитов, произошли в киммериджском веке и в Австралийской надобласти: здесь ушки исчезли у микроконхов *Parabolioceratinae* (*Parabolioceras*, *Praekossmatia*, *Kossmatia*, *Stevensia* и др.). Однако в титоне вместе с параболицератидами здесь обитали также *Virgatosphinctidae*, микроконхи которых сохранили строение устья, свойственное их предкам (Enay, 2009).

В конце средневолжского времени существенные изменения произошли в бореальных фаунах аммонитов (средневолжский кризис). В это время в нескольких частично изолированных бассейнах практически исчезли крупные, хорошо скульптурированные *Dorsoplanitidae*, которых сменили более мелкие почти на порядок и обладавшие в целом ослабленной скульптурой *Craspeditidae*. При этом в эволюции краспедитид, распространенных преимущественно в Северо-Западной Европе (*Subcraspeditinae* Rogov, in msc) и европейской части России (*Garniericeratinae*) наблюдались идентичные, хотя и не одновременные стадии, когда сначала в обоих подсемействах возникли эволюционные формы с хорошо выраженной грубой скульптурой, в течение поздневолжского времени сменявшиеся все более слабо скульптурированными и инволютными потомками. Несмотря на то, что в Австралийской надобласти подобного крупного кризиса в эволюции аммонитов не происходило, здесь в самом конце юры также присутствовали формы, морфологически близкие краспедитидам (*Umiaites* – ранний представитель *Spiticeratinae*, а также берриасские *Groebericeras* и *Kurdistanites*). Кроме того, для большинства *Virgatosphinctidae* было характерно присутствие большого числа тонких первичных ребер – признак, типичный также для последних поздневолжских *Dorsoplanitidae* (*Praechetaites*, *Chetaites*).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 12-05-00380.

ЭТАПНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И БЕНТОСНЫХ ФОРАМИНИФЕР КАК ОСНОВА ДЕЛЕНИЯ КАМПАНА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ НА ТРИ ПОДЪЯРУСА

В.Б. Сельцер¹, В.Н. Беньямовский²

¹Саратовский государственный ун-т, Саратов; ²ГИН РАН, Москва; seltservb@mail.ru

Кампанские акватории Восточно-Европейской платформы (ВЕП) характеризовались разнообразием бентосного и некто-бентосного населения, изменения в котором прослеживаются на фоне событий глобального и регионального характера. В позднем мелу морская биота существовала на разных глубинах палеорельефа, имевшего мозаичный структурный план. Меняющаяся дифференциация палеорельефа морского дна, а также колебания уровня морских вод отразились на событийности или этапности в развитии фауны. Выделяемые этапы включают отдельные события, отражающие появление и становление таксономического разнообразия нектонного и бентосного сообществ. Наиболее значимые события происходили в развитии ортостратиграфических групп фаун, что с успехом используется при совершенствовании биостратиграфических шкал. В частности, в развитии аммоноидей хорошо обозначаются моменты резкой смены таксонов и/или их полное угасание (Сельцер, 2010). Смена видового состава белемнитид также фиксируется как событийный момент. Достаточно динамичной группой в составе позднемеловой биоты являлись бентосные фораминиферы, смена комплексов которых служила основой в разработке дробной зональной шкалы (Беньямовский, 2008).

Обращение внимания к этапности развития фаун является актуальным в связи с установлением и обоснованием лимитотипов границ на уровне ярусов и подъярусов. Рассмотрим это на примере кампанского яруса.

В настоящее время этот стратон стал объектом пристального внимания в связи с проведением на новом уровне границы его с маастрихтом и, кроме того, в связи с существующим делением его на два подъяруса. Двухчленное деление закреплено в действующей стратиграфической схеме верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы (Олферьев, Алексеев, 2003, 2005). В это время в Европе все чаще рассматривается деление кампана на три части, что отражено в новой Международной шкале (Gradstein et al., 2012). Эта проблема обозначена как актуальная для меловой системы России (Барабошкин и др., 2013).

Анализ таксономического разнообразия позднемеловых головоногих позволяет выделить в истории их развития ряд отчетливо выделяющихся моментов – этапов на фоне общей событийности. В кампанских акваториях происходит повторное, после турона, расселение бакулитид и пахидисцид (*Pachydiscus* и *Eupachydiscus*). Попав в благоприятные условия, эти животные проявляют гигантизм (*Eupachydiscus levyi* Gross.). Белемниты представлены видами *Belemnitella praecursor mucronatiformis* Najd., *B. mucronata alpha* Najd. и *Belemnello-camax mammilatus volgensis* Najd., которые последовательно сменяют друг друга. Событие в середине кампана связано с появлением второй волны космополитных форм аммонитов (*Hoplitoplacenticerias*, *Scaphites*, *Hoploscaphites* и более редких *Trachiscaphites*) на фоне продолжающих свое существование бакулитид и пахидисцид. В конце этого времени появляется *Bostrychoceras polyplocum* (Roem.) и первые виды рода *Didymoceras*. У белемнитов прослеживается тенденция к появлению менее массивных ростров от *Belemnitella mucronata senior* Now. и *B. mucronata mucronata* (Schloth.) к *B. mucronata minor* Jeletz.

В начале позднего кампана широко распространились представители рода *Didymoceras* (*D. donezianum* Mikh.). Это событие фиксируется появлением этих форм как в бассейнах ВЕП и Европы, так и во Внутреннем Американском бассейне (зона *Didymoceras nebrascense*), что в определенной степени решает проблему сопоставления существующих европейских зональных шкал с американской, по сути, «бакулитовой» шкалой. Кроме интервалов позднего кампана с представителями *Didymoceras* перспективными для корреляции являются интервалы с общими видами других родов, как в Европе, так и на территории США (Western Interior). К таковым относятся *Hoplitoplacenticerias coesfeldiense* и *Trachyscaphites spiniger*. Это позволяет наметить реперные уровни, которые повышают корреляционный потенциал американской и европейской шкал. На территории ВЕП, кроме ассоциации *Baculites smooth* sp., появляется *B. leopoliensis* Now. У белемнитов прослеживается последовательность в смене таксонов на уровне подвидов (от *Belemnitella langei langei* (Schat.) Jeletz. к *B. langei najdini* Kong.) и появление рода *Belemnella* (*B. licharewi* Jeletz).

Наиболее дискуссионным является фиксация терминальной части кампана, что связано с установлением новой нижней границы маастрихта. В разрезах, содержащих фауну белемнитов, начало маастрихта маркируется появлением *Belemnella obtusa* Schulz, которые на востоке ВЕП не отмечены, и, кроме того, этот вид не выделяется четкими морфологическими отличиями от истинно ланцеолятовых форм. К тому же типично маастрихтские аммониты появляются выше. По-видимому, необходим другой репер. В качестве такого репера можно предложить появление аммонита *Hoploscaphites constrictus constrictus* (J. Sow.), условно совмещая это событие с основанием фораминиферовой зоны LC20. Но из данных по европейским разрезам известно, что его появление не совпадает с уровнем нового репера *Belemnella obtusa*. В настоящее время для территории ВЕП в обсуждении рассматриваются три варианта границы кампанского и маастрихтского ярусов (Рис.).

Прослеживание этапности в развитии бентосных фораминифер также позволяет рассматривать возможность деления кампана на три подъяруса. В предшествующих работах такие предложения уже анонсировались, основываясь на анализе данных по распространению бентосных и планктонных фораминифер, радиолярий и диноцист (Беньямов-

ский, Копаевич, 2001; Александрова и др., 2012). Однако предложение об ограничении среднего кампана одной аммонитовой зоной *Hoplitoplacenticeras coesfeldiense* как аналога западноевропейской зоны *marroti* нельзя признать удачным в силу сильной асимметричности временных интервалов деления всего кампана в целом.

Биостратиграфическая шкала верхнего мела Западной Европы (Hardenbol et al., 1988)			Региональная шкала верхнего мела Восточно-Европейской платформы (Олферьев, Алексеев, 2003, 2005; Беньямовский, 2008) с изменениями						Предлагаемое подъярусное деление			
Ярус	Подъярус	Индекс	Аммониты			Белемниты		Бентосные фораминиферы		Ярус	Подъярус	Индекс
			Зоны			Л		О				
Кампанский	Верхний	m ₁	Аммониты			Белемниты		Бентосные фораминиферы		Кампанский	Верхний	m ₁
			Зоны			Л		О				
	Средний	cp ₃	Nostoceras hyatti			Belemnella licharewi		Angulogavelinella stellaria (LC18)		Кампанский	Средний	cp ₃
			Didymoceras donezianum			Belemnella langei		Brotzenella taylorensis (LC17)				
Нижний	cp ₂	Bostrychoceras polyplacum (s.l.)			Belemnella langei langei		Bolivina incrassata -Bolivinoides draco miliaris (LC16)		Кампанский	Нижний	cp ₂	
		Hoplitoplacenticeras marroti-H. vari			Belemnella minor		Globorotalites hiltermanni (= G. emdyensis) (LC15)					
			Bostrychoceras polyplacum (s.s.)			Belemnella mucronata		Brotzenella monterelensis (LC14)				
			Hoplitoplacenticeras coesfeldiense			Belemnella mucronata		Brotzenella monterelensis (LC14)				
			Eupachydiscus levyi			Belemnellocamax mammillatus		Cibicidoides temirensis (LC13)				
						Belemnitella mucronata alpha		Pseudogavelinella clementiana (LC12)				
						Belemnitella praecursor mucronatiformis						

Рис. Вариант трехчленного деления кампанского яруса на территории Восточно-Европейской платформы и граница с маастрихтом.

В акваториях раннего кампана ВЕП происходила последовательная смена видов *Pseudogavelinella clementiana clementiana* (d'Orb.) (вид-индекс зоны LC12), *Cibicidoides temirensis* (Vass.) (зона LC13). В среднем кампане широко распространился вид *Brotzenella monterelensis* (Marie), фиксация которого является прекрасным маркером (зона LC14), прослеживающимся на большом пространстве ВЕП и за ее пределами. Заканчивает среднекампанский этап появление *Globorotalites hiltermanni* Kaever (= *G. emdyensis* (Vass.)) (вид-индекс зоны LC15). Для позднего кампана характерна последовательная смена ассоциаций, ядрами которых являлись *Coryphostoma (Bolivina) incrassata* (Reuss) и *Bolivinoides draco miliaris* (Hilt. et Koch) (виды-индексы зоны LC16). Позже распространился вид-индекс *Brotzenella taylorensis* (Carsey) (зона LC17), который сменяется доминантным видом *Angulogavelinella stellaria* (Vass.) (зона LC18). Окончание кампанского века связано с распространением видов *Neofabelina praereticulata* Hilt. et Koch. и *N. reticulata* (Reuss) (зона LC19). Появление вида *Falsoplanulina multipunctata* (Bandy) (= *Brotzenella complanata* (Reuss)) (вид-индекс зоны LC20), может рассматриваться как вариант начала маастрихтского этапа развития бентосных фораминифер.

Таким образом, на основании рассмотренных этапов в эволюции головоногих моллюсков и бентосных фораминифер представляется рациональным разделить кампанский

ярус на три подъяруса как в биостратиграфической шкале Западной Европы. Обоснованность проведения границы среднего и верхнего кампана основана на событии широкого распространения аммонитов рода *Didymoceras*, что позволяет синхронизировать предлагаемое деление с уже принятым для позднего мела Америки. Положение верхней границы кампанского яруса рассматривается в дискутируемых вариантах.

Работа проведена в рамках проекта РФФИ № 12-05-00196А.

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ОРДОВИКСКО-СИЛУРИЙСКИХ БИОТ ПАЛЕОБАССЕЙНА ЮГА СИБИРИ

Н.В. Сенников

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, SennikovNV@ipgg.sbras.ru

Под диверсификацией автор настоящего сообщения понимает увеличение таксономического разнообразия палеобиот. При этом процесс диверсификации может быть постепенным **«фоновым»** (заведомо большее увеличение разнообразия биоты, чем его случайные флуктуации, с постоянным нарастанием числа появляющихся таксонов с преобладанием над количеством исчезающих), **«ступенчатым»** (с резким возрастанием таксономического разнообразия палеобиот при низком или высоком значениях вымирания таксонов) или **«революционным»** («взрывным») – например, кембрийский «взрыв», ордовикский «взрыв», с появлением новых таксонов (в том числе крупного ранга) с принципиально новыми специализациями и адаптациями. Приведенные градации диверсификации в какой-то мере сравнимы со шкалой терминов снижения биоразнообразия: фоновое вымирание – биотический кризис – глобальное вымирание. События «ступенчатой» и «революционной» диверсификации следуют, как правило, за биотическими кризисами и глобальными вымираниями.

Так как глобальные вымирания, за которыми следовали «революционные» диверсификации, как теперь бесспорно доказано, проявились не во всех интервалах стратиграфической шкалы фанерозоя, для детализации стратиграфических схем изучаемых палеобассейнов и при выборе наиболее информативных для корреляции рубежей второй тип диверсификации палеобиот («ступенчатый») является единственно приемлемым и поэтому крайне востребованным. На экспертном уровне при создании стратиграфических схем специалисты выявляют уровни (нижние границы горизонтов, являющиеся границами местных стратонтов или границами их частей, обособленных по вмещающимся фаунистическим остаткам) именно с такими «скачкообразными» диверсификациями палеобиот. Значительная региональная составляющая «ступенчатых» диверсификаций в изучаемых палеобассейнах обусловлена зависимостью палеобиот от всего спектра абиотических параметров, внезапное изменение которых (региональное седиментационное событие) влечет за собой региональное биотическое событие (как правило, по продолжительности не более части зоны, редко одной кратковременной зоны), которое в свою очередь влияет на таксономическое разнообразие палеобиоты, на плотность палеопопуляций, на изменение площадей палеобиоценозов, на сокращение их числа. После региональных биотических событий, обычно приуроченных к терминальной части региояруса (=горизонта), начинается диверсификация (в том числе адаптивная радиация) палеобиоты, нередко занимающая по продолжительности 1,5-2 и более зоны.

В Алтае-Салаирском ордовикуском бассейне зафиксированы следующие проявления диверсификаций. На востоке Алтая установлено региональное регрессивное событие – «Карасинское» на уровне границы между подзоной *caduceus imitatus* и подзоной *sinodontatus/Cardiograptus* граптолитовой зоны *hirundo*. Это событие привело к региональному биотическому событию вымирания бентосной палеобиоты лебедского горизонта (тулойская свита) – трилобитов и брахиопод. Не только сократилось таксономическое разнообразие, но и катастрофически упала плотность бентосных палеосообществ. На протяже-

нии 2-3 млн лет (1,5 граптолитовые зоны) в алтайском палеобассейне среди бентосных групп фауны встречаются только единичные экземпляры трудно диагностируемых форм трилобитов и брахиопод. И это на фоне того, что в палеобассейне наблюдается широкий набор литофаций от тонко-терригенных до грубо-терригенных, в которых содержатся исключительно пелагические сообщества. До «Карасинского» биотического события, произошедшего практически внезапно, вслед за одноименным седиментационным событием, в аналогичных обломочных литофациях алтайского раннеордовикского палеобассейна (лебедской горизонт) трилобиты и брахиоподы были распространены крайне широко, формируя таксономически богатые сообщества с высокой плотностью палеопопуляций. Для верхней части лебедского и костинского горизонта во многих разрезах специфична повышенная плотность палеопопуляций отдельных таксонов. Комплексы трилобитов и брахиопод, встречающиеся до начала первого «Карасинского» регионального биотического события и после его завершения, не имеют не только общих видовых таксонов, но и значительно отличаются друг от друга по родовому составу. Новый бентосный комплекс (костинский горизонт) имеет следующие характеристики: брахиоподы – 2 впервые появившихся эндемичных вида, несколько видов космополитов и по одному виду-иммигранту из колымского и тувинского ордовикских бассейнов; трилобиты – 9 впервые появившихся эндемичных видов и 6 видов-иммигрантов из колымского бассейна. Практически все виды-иммигранты исчезают в верхах костинского горизонта, а большинство видов-эндемиков брахиопод и трилобитов костинского горизонта проходят в нижнюю часть вышележащего горизонта (см. ниже об отсутствии биотического события на границе костинского и бугрышихинского горизонтов). Произошла «ступенчатая» диверсификация со значительной «иммигрантской» составляющей.

Вслед за регрессивным региональным седиментационным событием «Зайчихинское» (средняя часть граптолитовой зоны *balkhaschensis/kirgiscus*) в алтае-салаирском ордовикском бассейне не произошло регионального биотического события вымирания, было только плавное снижение таксономического разнообразия и плотности палеопопуляций костинского горизонта. Наступившая «ступенчатая» диверсификация (новое трилобитово-брахиоподовое палеосообщество следующего бугрышихинского горизонта), носила «импульсивный» характер – новые таксоны с большой плотностью палеопопуляций появились уже на верхней границе зоны *balkhaschensis/kirgiscus*. Брахиоподовое сообщество путем адаптивной радиации восстановилось по таксономическому разнообразию раньше, чем трилобитовое.

В силурийских южно-сибирских разрезах при слабом проявлении седиментационных событий становятся невыраженными и биотические события. На фоне относительно четко проявленного трансгрессивного седиментационного регионального события «Россыпногогорское» (пик трансгрессии в конце телича с крупномасштабными рифовыми постройками, полатинская свита) резкой масштабной смены состава и структуры бентосных палеосообществ не наблюдается. Фиксируется значительная преемственность ассоциаций таксонов алтае-салаирских кораллов (на родовом и видовом уровне), трилобитов (на видовом уровне), в меньшей степени брахиопод, при переходе от одного горизонта к следующему – от полатинского к чесноковскому и далее к чагырскому. Два последних комплекса – чесноковский и чагырский – по брахиоподам и трилобитам крайне сходны, а по кораллам наиболее близки друг другу полатинский и чесноковский комплексы. Масштабная диверсификация алтае-салаирского силурийского вагильного бентоса приурочена к границе полатинского и чесноковского горизонтов, а сессильного бентоса – к границе чесноковского и чагырского горизонтов. Для сессильного бентоса на протяжении этих трех горизонтов наблюдается «скачкообразное» (на границах горизонтов) снижение плотности палеопопуляций. Диверсификация в этом случае была «фоновой», а не «ступенчатой» и носила «затяжной» (более двух граптолитовых зон) характер.

Работа выполнена при поддержке Программы РАН «Происхождение биосферы».

ПРОБЛЕМАТИЧНЫЕ НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ВЕНДСКОГО ПЕРИОДА: СКЕЛЕТОГЕНЕЗ И СТАНОВЛЕНИЕ ТАКСОНОВ

Е.А. Сerezжникова

ПИН РАН, Москва, serezhnikova@paleo.ru

Вопросы о времени зарождения современных таксонов высокого ранга и темпах их эволюции остаются дискуссионными по ряду причин, включая видимое отсутствие скелетов у большинства организмов «эдиакарской фауны». Академик Б.С. Соколов называл вендский период «подлинной кузницей макротаксономического становления многоклеточных тканевых организмов». Однако животных кембрийского уровня организации и форм с минерализованным скелетом в венде описано немного, данные о них противоречивы, и это оставляет неопределенность в вопросе о преемственности докембрийской и фанерозойской биот. Несмотря на разные, подчас антагонистические реконструкции «эдиакарской фауны», по-прежнему сильна традиция рассматривать ее представителей среди базальных ветвей современных животных (Glaessner, 1984; Seilacher et al., 2003; Fedonkin et al., 2007; Xiao, Laflamme, 2008 и др.). Эти взгляды согласуются с новейшими сводными данными палеонтологии и молекулярной генетики, которые датируют диверсификацию большинства типов животных поздним докембрием (Erwin et al., 2011), хотя свидетельства палеонтологической летописи пока немногочисленны.

Б.С. Соколов и М.А. Федонкин (1988) обратили внимание на проявление биохимических механизмов склеротизации у некоторых вендских Metazoa, а впоследствии стали накапливаться все новые и новые данные, поставившие под сомнение представления о мягкотелости «эдиакарской фауны» (Seilacher, 1989; Retallack, 1994; Fedonkin, Waggoner, 1997; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Clapham et al., 2004; Иванцов и др., 2004; Serezhnikova, Ivantsov, 2007; Droser, Gehling, 2008; Clites et al., 2012; Ivantsov, 2012 и др.).

По материалам исследования вендских ископаемых Юго-Восточного Беломорья и обобщения данных о неопротерозойских формах других регионов мира у проблематичных низших Metazoa можно реконструировать следующие типы скелетных образований. I. Уровень организации Porifera (?). (1) **Жесткие кубкообразные структуры** неясного генезиса: *Thectardis avalonensis* Clapham et al., 2004; авалонская биота, Сев. Америка, о-в Ньюфаундленд; эдиакарий, группа Conception, формация Drook (575 млн лет, Bowring et al., 2003), формация Mistaken Point (565±3 млн лет, Venus, 1988). (2) **Агрегаты из агглютинированных минеральных частиц**: *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004 (Иванцов и др., 2004); беломорская биота, север Русской платформы, Зимний берег Белого моря; венд (эдиакарий), ёргинская свита (550,2±4,6 млн лет, р. Золотица, Попов et al., 2005); род *Vaveliksia* впервые описан из могилевской свиты Подольского Приднестровья (Fendonkin, 1983) (553 млн лет, ярышевская свита, Гражданкин и др., 2011), известен также из кварцитов Rawnsley Южной Австралии (Gehling et al., 2005) (556±24 млн лет, слои, подстилающие пачку Ediacaran, Preiss, 2000). (3) **Спикулоподобные элементы**: *Fedomia mikhaili* Serezhnikova et Ivantsov, 2007; беломорская биота, север Русской платформы, Онежский пов, р. Солза; венд (эдиакарий), верховская свита (558±1 млн лет, Grazhdankin, 2004); *Palaeophragmodictya reticulata* Gehling et Rigby, 1996; эдиакарская биота; эдиакарий Южной Австралии, кварциты Rawnsley; есть вероятность, что *Palaeophragmodictya reticulata* – базальные диски перовидных организмов, т.к. многие эдиакарские ископаемые, имеющие сходную форму сохранности и первоначально описанные как целые организмы, реконструированы впоследствии как диски. (4) **Минерализованные спикулы**: *Coronacollina acula* Clites, Droser et Gehling, 2012; эдиакарская биота, Южная Австралия; эдиакарий, кварциты Rawnsley; сведения о разрозненных спикулах многочисленны (обзор Kouchinsky et al., 2011). II. Уровень организации Coelenterata (?). (5) **Текоподобные оболочки**: *Funisia dorothea* Droser, Gehling, 2008; эдиакарская биота, Южная Австралия; эдиакарий, кварциты Rawnsley; *Vendoconularia triradiata* Ivantsov et Fedonkin, 2002; беломорская биота, север

Русской платформы, Онежский п-ов, р. Онега; венд (эдиакарий), нижняя часть усть-пинежской свиты (схема А.Ф. Станковского и др., 1981); датировки стратиграфически сопоставимых отложений ёргинской свиты приведены выше; *Corumbella weneri* Hahn G., Hahn R., Leonardos, Pflug et Walde, 1982; Бразилия; эдиакарий, группа Corumbá, формация Tamengo (543±3 млн лет, Babinski et al., 2008); неопротерозой США, Калифорния, формация Wood Canyon (Hagadorn, Wagoner, 2000) и Парагвая, тромболиты группы Itarucumi (Warren et al., 2012). (6) **Модульные органо-минеральные и минеральные структуры:** *Cloudina* Germs, 1972; намская биота, Намибия; эдиакарий, подгруппа Schwarzrand, рифовые фации формации Kuibis (<548,8±1, >543,3±1, Grotzinger et al., 1995), впоследствии описаны повсеместно (обзор Grant, 1990; Zhuravlev et al., 2012); *Namapoikia riotoogensis* Wood, Grotzinger, Dickson, 2002; намская биота, Намибия; группа Nama, пачка Omkyk (548.8±1, Grotzinger et al., 1995). III. Уровень организации Incertae sedis. (7) **Длинные волокнистые тяжи**, возможно, минерализованные: обнаружены в прикрепительных дисках перовидных организмов из проблематичной сборной группы Petalonamae неясного систематического положения. Это самые многочисленные представители ископаемых сообществ позднего докембрия; распространены в авалонской, беломорской (эдиакарской), намской биотах. Сочетают признаки низших многоклеточных и растений, планы их строения трудно сопоставлять с фанерозойскими архетипами, но, если придерживаться взглядов о животной природе этих форм, можно предполагать уровень организации не выше, чем у кишечнополостных. У экземпляров уникальной сохранности из ёргинской свиты Зимнего берега Белого моря (находки А.Ю. Иванцова, ПИН РАН) можно наблюдать тонкое строение тяжей: они выглядят как многочисленные длинные ожелезненные волосовидные пучки, проходящие вдоль ископаемых; судя по размерам дисков и сохранившихся фрагментов стеблей, длина волокон могла превышать 10 см. По-видимому, эти структуры были довольно плотными, относительно устойчивыми к разложению, и, возможно, минерализованными *in vivo* (на прижизненную минерализацию могут указывать редкие находки корневых выростов *Hiemalora* со следами «переломов») (Сережникова, 2005). Вследствие различий в систематике или скудости данных, за рамками обсуждения остались многие докембрийские проблематичные организмы, в том числе, Trilobozoa, большинство Petalonamae, Ausiidae, тубулярные формы, анабаритиды, *Namacalatus* и др., которые также рассматривались рядом авторов среди низших многоклеточных. Вероятно, новые исследования позволят уточнить их морфологию, детализировать пути докембрийского скелетогенеза и становления архетипов.

Состав спикул, склеритов, степень минерализации экзоскелета в значительной степени определяются биохимическими особенностями организма, наличием или отсутствием эндосимбионтов, факторами среды обитания. Большая часть вендской фауны встречается в силикластических палеобассейнах, а максимально разнообразная скелетная фауна кембрия – в карбонатных. Минерализованные остатки скелетных образований проблематичных низших Metazoa могли не сохраняться в терригенных осадках из-за специфики позднедокембрийских обстановок (Gehling, Rigby, 1996).

Обзор палеонтологических данных показывает, что в разных группах проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия проходили процессы скелетогенеза, причем у ряда представителей «эдиакарской фауны» были развиты скелетные элементы, вполне обычные для фанерозойских губок и кишечнополостных. Эти выводы согласуются с моделью докембрийской истории совершенствования внутренней способности организмов к минерализации (Lowenstam, Margulis, 1980; Marin et al., 1996; Knoll, 2003). Кроме того, появляется возможность обсуждать планы строения и филогению проблематичных низших Metazoa с несколько иных позиций: скелет входит в архетип многих современных таксонов, а «эдиакарская фауна» традиционно рассматривалась как бесскелетная, и это усложняло сопоставления. Диверсификацию проблематичных низших Metazoa позднего докембрия можно сравнить с гораздо более масштабными кембрийскими событиями, в том

числе с массовой скелетизацией (Розанов, 1996), когда, наряду со стволовыми таксонами существовали короткоживущие проблематичные группы (археоциаты, радиоциатиды, SSF и мн. др.). Именно такая картина предполагается для периодов становления таксонов высокого ранга, когда план строения был менее четким из-за проявления эффекта «архаического многообразия» (Мамкаев, 1968; Рожнов, 2005), черты которого прослеживаются и в венде (Рожнов, 2010). Таким образом, новые сведения о скелетогенезе подтверждают гипотезу об относительно быстрой диверсификации низших многоклеточных, которая, судя по данным ископаемой летописи и молекулярной филогенетики, приходилась на вендское время и не отличалась высоким таксономическим разнообразием.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ, проект № 11-05-00960, программы Научные школы Российской Федерации НШ-5191.2012.5.

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КРИЗИСОВ НА ЭВОЛЮЦИЮ ПЛАНКТОННЫХ ФОРАМИНИФЕР В СЕНОМАН–ТУРОНСКОМ ИНТЕРВАЛЕ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Е.А. Соколова

Ин-т океанологии РАН, Москва, sokolova@ocean.ru

Породы мезозойского возраста, обогащенные раковинами планктонных фораминифер (ПФ), вскрыты в центральной части Тихого океана двенадцатью скважинами глубоководного бурения. Целью наших исследований было выяснение влияния климата на ПФ сеноман–туронского возраста. Несмотря на то, что климатическая природа многих видов ПФ уже была выявлена раньше (при изучении более молодых срезов), отнести большинство ПФ к той или иной климатической группе для некоторых стратиграфических срезов оказалось трудно из-за частой, резкой и неравномерной смены систематического состава планктона, вызванной, вероятно, глобальными или региональными биотическими кризисами.

Работа велась методом актуализма, то есть от молодых и, следовательно, более изученных временных срезов к более древним. Согласно нашей методике (Блюм, Соколова, 1987; Соколова, 1998) все поздне меловые ПФ были подразделены на три климатические группы, названные по аналогии с современными умеренной, субтропической и тропической и объединенные в климатический ряд. Для каждого стратиграфического среза подсчитывалось соотношение раковин ПФ разных климатических групп, и по показателям этих соотношений выделялись типы танатоценозов ПФ. Так как танатоценозы отражают температурные условия водных масс, в которых они формировались, на основании их пространственного распространения можно построить карты климатической зональности, что и было сделано для туронского (Соколова, 2011), а затем для сеноманского среза (Соколова, 2012).

В сеномане для изучения были выбраны срезы, соответствующие по стратиграфической шкале Ф. Робашинского и М. Карон (1995) среднему сеноману (зона *Rotalipora cushmani*) и позднему (основание зоны *Whiteinella archaeocretacea*). В туроне изучались временные срезы, соответствующие раннему турону (зона *Helvetoglobotruncana helvetica*), среднему (зона *Marginotruncana schneegansi*) и позднему (основание зоны *Dicarinella concavata*). Перечисленные срезы отражают климатические состояния океанической среды как экстремальные, так и промежуточные, и их последовательное сравнение позволяет проследить развитие природных процессов в начале позднего мела.

Изучение фораминифер сеноманского среза показало, что стратиграфическая граница среднего и позднего сеномана четко прослеживается по появлению видов *Rotalipora cushmani* (Morrow) и *Rotalipora greenhornensis* (Morrow). В пределах теплоавстралийской климатической зоны, южнее 35° ю.ш. (здесь и далее имеются в виду палеошироты) выявление этой границы очень облегчает расширение систематического состава видов умерен-

ной климатической группы. Многие представители рода *Hedbergella* широко распространены только в позднем сеномане. С построением среднесеноманского климатического ряда серьезных проблем тоже не возникло. Подавляющее большинство видов ПФ продолжили свое существование в позднем сеномане и, следовательно, их климатическая природа оставалась аналогичной. В среднем сеномане общее количество видов ПФ увеличилось, и районы максимальной концентрации их раковин плавно смещались в сторону полюсов. Это свидетельствует о вялой, едва зародившейся в середине сеномана тенденции к потеплению (Соколова, 2011).

В конце позднего сеномана (граница зон *Rotalipora cushmani* и *Whiteinella archaeocretacea*) началось массовое вымирание представителей рода *Rotalipora*, а так же в разрезах скважин 169, 288 и 869 перестают встречаться виды *Hedbergella portsdawnensis* (Williams-Mitchel), и *H. infracretacea* (Glaessner). В общей сложности на этом рубеже вымерло 18 видов ПФ.

В раннем туроне на стыке зон *Whiteinella archaeocretacea* и *Helvetoglobotruncana helvetica* вместо вымерших сеноманских возникло 16 туронских видов. Появились и достигли расцвета многочисленные виды рода *Marginotruncana*. Изучаемые нижнетуронские отложения занимают в Тихом океане акваторию от 30° ю.ш. до 10° с.ш. Керны из скважин, расположенных южнее 30° ю.ш., не содержат раковины фораминифер, а в высоких широтах Северного полушария верхнемеловые отложения в Тихом океане отсутствуют. По всей изученной акватории распространен тетический танатоценоз, состоящий на 80% из видов тропической и субтропической групп. Нижнетуронские отложения, вскрытые в центральной части Тихого океана, содержат раковины видов *Marginotruncana schneegansi* (Sigal), *M. renzi* (Gandolfi), *M. undulata* (Lehmann), *M. marginata* (Douglas

В среднем туроне (зона *Marginotruncana schneegansi*) существенных изменений систематического состава ПФ не происходило. В центральной части Тихого океана появились виды *M. angusticarinata* (Gandolfi), *M. coronata* (Bolli), относящиеся к субтропической климатической группе. Увеличилась численность раковин субтропического вида *Dicarinella canaliculata* (Reuss). Виды умеренной группы тоже присутствуют в танатоценозе, но их раковины представлены единичными экземплярами.

В позднем туроне (основание зоны *Dicarinella concavata*) климатическая обстановка в Тихом океане несколько меняется. Численность раковин вида рода *Marginotruncana* уменьшается, а рода *Dicarinella* увеличивается. Тетическая зона сужается, занимая акваторию от 25° ю.ш. до 5° с.ш. К северу и к югу от нее выявлен четкий промежуточный тип танатоценоза, где господствуют виды субтропической группы, достигающие 60% по численности раковин. Количество раковин видов умеренной и тропической групп приблизительно одинаково – около 20%. Особенно возрастает численность раковин рода *Heterohelix*. Повсеместно возрастает количество ювенильных раковин всех видов. В скважинах 171, 463 и 865В их численность достигает 15%. Все это, вероятно, свидетельствует о незначительном похолодании в конце турона, повлекшем за собой изменение характеристик водных масс.

На основе анализа фактического материала и изучения литературных данных можно сделать следующие выводы.

1. На границе сеноманского и туронского веков произошла глобальная смена климатического режима, приведшая к экологическому кризису. Ее можно рассматривать как переломный рубеж в развитии ПФ. В конце сеномана наступило резкое потепление и ряд других сопутствующих изменений условий окружающей среды, возможно даже катастрофических. Это вызвало массовое вымирание ПФ на родовом уровне. В теплых однородных водных массах раннего турона зародились и начали бурно эволюционировать новые роды ПФ.

2. Менее значительные климатические колебания происходили в конце среднего турона. Биота ПФ «ответила» на них изменениями в своем систематическом составе. В се-

верной и южной частях изучаемого региона незначительно увеличилась численность видов умеренной группы, а численность видов тропической группы сократилась на 5%.

3. В позднем туроне тенденция к похолоданию увеличилась. Изменение характеристик водных масс привело к дальнейшему изменению систематического состава ПФ.

СИММЕТРИЯ И АСИММЕТРИЯ ИНТЕРАМБУЛАКРАЛЬНЫХ ПОЛЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ МОРСКИХ ЕЖЕЙ ОТРЯДА SPATANGOIDA

А.Н. Соловьев

ПИН РАН, Москва, ansolovjev@mail.ru

Ни в одной группе морских ежей не происходит в процессе эволюции таких сложных симметрических преобразований структуры панциря как в отряде неправильных ежей *Spatangoida*.

Мы ограничимся характеристикой изменений симметрии, которые происходят в интерамбулакральном поле представителей отряда за время его существования от юры доныне.

Одним из наиболее ярких проявлений двусторонней симметрии в морфологии панциря спатангоидов является пластрон – адоральная часть непарного 5-го интерамбулакра, в которой пластинки по форме, величине и относительному расположению отличаются (часто весьма значительно) от гомологичных пластинок других интерамбулакральном полей. Формирование пластрона происходит постепенно, в течение длительного исторического развития отряда. Основной причиной изменения 5-го интерамбулакра явилось перемещение рта от центра панциря к его переднему краю, что привело к относительному удлинению I и IV амбулакров и 1, 4 и 5 интерамбулакров. Максимально это сказалось на 5-м интерамбулакре, лежащем в плоскости двусторонней симметрии. Поскольку количество пластинок во всех интерамбулакрах остается, как правило, постоянным, то относительное удлинение 5-го поля компенсируется увеличением размеров самих пластинок. На ранних этапах эволюции (в юре) у дизастерид это достигается путем более или менее равномерного удлинения многих пластинок – из протостерального пластрона, представляющего по существу первичную неизменную структуру, формируется гаплостеральный пластрон.

Позднее, в раннемеловую эпоху, начинается дифференциация наиболее близких к перистому пластинок – лабрума, стернальных и эпистернальных, т.е. тех пластинок, которые закладываются на ранних стадиях онтогенеза. Это, по-видимому, связано с тем, что передвижение перистома от центра к переднему краю и перестройка панциря по двустороннесимметричному плану смещается в индивидуальном развитии на все более ранние стадии. С начала мела у спатангоидов происходит формирование пластрона амфистернального типа – с лабрумом контактируют две стернальные пластинки. Это главное отличие от второго отряда надотряда *Spatangacea* – *Holasteroida*, для которого характерен меридостернальный пластрон (с лабрумом контактирует одна стерральная пластинка).

У токастерид в раннем мелу из гаплостерального пластрона формируется протамфистернальный, который характеризуется увеличенными размерами стернальных пластинок и обычно сильно скошенным швом между ними. Этот тип пластрона характерен для ранних этапов развития (ранний мел и начало позднего мела) ряда семейств (хемиастериды, микроастериды, схизастериды). Интересно отметить, что резко асимметричное развитие стернальных пластинок нередко приводит к тому, что в контакте с лабрумом остается только одна, обычно левая стерральная пластинка, и возникает в некоторых случаях «псевдомеридостернальный» пластрон – например, у позднесенонского рода *Irania*. Нет сомнения, что это отклонение возникает у типичных «амфистернальных» спатангоидов, о чем свидетельствуют как наблюдения над закономерностями развития амфистернального пластрона, так и набор характерных признаков, свойственных этим формам (компактная апикальная система, перипетальная фасциола и пр.).

Типичный путь преобразований амфистернального пластрона приводит к симметричному расположению сильно разросшихся стернальных пластинок, занимающих значительную часть нижней поверхности панциря; следующие за ними эпистернальные пластинки дифференцированы еще слабо – мезамфистернальный пластрон, характерный для многих поздне меловых и ряда кайнозойских семейств (некоторые микроастериды, хемиастериды, схизастериды, перикосмиды и др.).

Дальнейшее развитие двусторонней симметрии затрагивает, кроме стернальных, также эпистернальные, а в некоторых случаях и преанальные пластинки. В результате получается структура с почти прямолинейным срединным швом, по обе стороны от которого находятся 3 или 4 пары симметрично расположенных пластинок. Такие пластроны названы А. Фишером (Fisher, 1966) голамфистернальным и ультрамфистернальным. Однако приведенные этим автором определения и рисунки, с нашей точки зрения, не дают четкого представления о различиях между двумя последними типами пластронов. Эти, наиболее дифференцированные, пластроны характерны для типично кайнозойских семейств, процветающих и в современных морях – спатангид, бриссид, ловениид, интенсивное развитие которых начинается с эоцена. У ряда групп в позднем мелу и, особенно, в кайнозое наблюдается тенденция отрыва стернальных пластинок от лабрума – явление, встречающееся также в отряде Holasteroidea (Рис.).

Тип пластрона	Геохронологическая шкала						
	J ₂	J ₃	K ₁	K ₂	Pg	N	Q
Гаплостернальный	—			—			
Протоамфистернальный			—				
«Псевдомеридостернальный»				—			
Мезамфистернальный				—			
Мезамфистернальный разорванный				—			
Голамфистернальный					—		
Ультрамфистернальный					—		
Ультрамфистернальный разорванный	— — — — —						

Рис. Геохронологическое распространение типов пластрона у морских ежей спатангоидов.

На ранних этапах эволюции изменение структуры пластрона, как было указано, по существу явилось следствием перемещения рта к переднему краю панциря. На поздних этапах тип пластрона становится достаточно стабильным признаком, который, в общем, не контролируется положением рта – у поздних, в частности, современных спатангоидов субцентральный перистом нередко находится в сочетании с весьма дифференцированным ультрамфистернальным пластроном.

Наряду с общим прогрессивным развитием двусторонней симметрии пластрона, иногда возникает асимметричное расположение стернальных пластинок. Ярким примером этого является позднекампанский вид *Micraster grimmensis*, у которого, в отличие от всех более ранних представителей рода, стернальные пластинки неравной величины, а шов между ними скошен влево или вправо (левый и правый энантиоморфы).

Отметим, что в процессе эволюции разных групп спатангоидов изменяется строение адоральных частей 1-го и 4-го интерамбулакров. Первичным состоянием является амфип-

лакоидное строение – с единичной приротовой пластинкой контактируют две следующие за ней интерамбулакральные пластинки, но 1-е и 4-е поля не представляют собой зеркально-симметричных структур. Они могут совмещаться путем переноса (трансляции) и наложения одной структуры на другую (это характерно для раннемеловых и многих поздне-меловых родов). 1-е поле может превращаться в меридоплакоидное – с приротовой пластинкой граничит одна следующая за ней интерамбулакральная пластинка. Пример этого – все позднесантонские и кампанские виды рода *Micraster*.

Идеальная зеркальная симметрия 1-го и 4-го полей встречается у многих эоценовых и более поздних кайнозойских спатангоидов

Таким образом, рассмотрение эволюции отряда Spatangoida с точки зрения развития симметрии, в данном случае – интерамбулакральных полей, представляет интерес как часть конструктивной эволюционной морфологии большой группы. Поскольку показанные изменения симметрии характеризуют эволюционный уровень отряда, а также отдельных входящих в него семейств и родов, существовавших в разные геологические эпохи, то эти данные могут успешно использоваться в биостратиграфии.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Биоразнообразие» и при поддержке гранта РФФИ № 13-05-00459.

ГРАНИЦА ТУРНЕЙСКОГО И ВИЗЕЙСКОГО ЯРУСОВ ПО ФОРАМИНИФЕРАМ В РАЗРЕЗЕ «КИПЧАК» НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Т.И. Степанова

ИГГ УрО РАН, Екатеринбург, stepanova@igg.uran.ru

На восточном склоне Южного Урала в пределах Магнитогорской мегазоны в поздне-турнейском–ранневизейском возрастном диапазоне широко распространены вулканогенные и вулканогенно-осадочные образования березовской свиты. Возраст свиты определяется наличием маломощных фаунистически охарактеризованных прослоев карбонатов. В раннем визе на ограниченной территории формировались комплексы карбонатных пород – либровичский надгоризонт (Стратиграфические..., 1993). Одним из разрезов, где вскрываются пограничные отложения турнейского и визейского ярусов в карбонатных фациях, является разрез «Кипчак». Здесь, на левом берегу Соленой речки – правого притока р. Кипчак, фиксируется граница между косьвинским и обручевским горизонтами (Путеводитель..., 1972).

Отложения косьвинского горизонта турне представлены известняками слоистыми серыми мелкозернистыми. В шлифах – это биокластовые пелоидные грейнстоуны и пакстоуны с пелоидами преимущественно мелкопесчаной размерности; среди органических остатков преобладают криноидеи и водоросли, реже наблюдаются сечения раковин брахиопод, остракод и гастропод, биокласты в различной степени микритизированы. Постоянно присутствуют литокласты крупнопесчаной и гравийной размерности, представленные мадстоунами, пелоидными пакстоунами и грейнстоунами, в небольшом количестве отмечаются оолиты.

Среди фораминифер многочисленны виды родов *Tournayella* и *Eoforschia*: *T. regularis* Malakh., *T. kisella* Malakh., *T. discoidea* Dain, *T. discoidea maxima* (Lip.), *E. moelleri* (Malakh.), *E. moelleri uralica* (Malakh.), *E. minoris* (Lip.), *E. rossica* (Malakh.) и некоторые другие. Многочисленны также представители семейства Loeblichiiidae. Это *Spinoendothyra costifera* (Lip.), *Sp. paracostifera* (Lip.), *Sp. recta* (Lip.), *Sp. rectiformis* (Bog. et Juf.), *Sp. spinosa* (N. Tchern.), *Sp. bellicosta* (Malakh.), *Sp. tenuiseptata* (Lip.), *Sp. accurata* (Vdov.), *Sp. (Inflatoendothyra) inflata* (Lip.), *Dainella micula* Post., *D. angusta* Vdov., *D. callosa* Vdov., *D. compacta* Post., *D. chomatica* (Dain), *D. staffelloides* (Brazhn.), *D. elegantula* (Brazhn.), *D. ventrosa* (Brazhn.), *D. magna* (Vdov.), *D. (Bessiella) immensa* Z. Sim., *Paradainella (Neoparadainella) eoendothyranopsisiformis* Vdov.

Часто встречаются лаксо- и латиэндоитиры: *Endothyra (Laxoendothyra) antiqua* (Raus.), *E. (L.) concavacamerala* (Lip.), *E. (L.) laxa* Conil et Lys, *E. (L.) chernyshinelliformis* (Lip.), *E. (Latiendothyra) latispiralis* (Lip.), *E. (L.) polita* (Durk.), *E. (L.) finitima* Voiz., а также *Latiendothyranopsis grandis* (Lip.) и *Endothyranopsis (?) praeivus* Post. Реже отмечаются *Priscella*, *Tuberendothyra*, единичны *Endothyra elegia* Malakh., *Eotextularia diversa* (N. Tchern.), *Granuliferella*, *Mikhailovella*, *Eoendothyranopsis transita* (Lip.), *Tetrataxis sussaicus* Malakh. Кроме того постоянно присутствуют *Caligella*, *Paracaligelloides*, *Earlandia*, *Darjella monilis* Malakh., *Brunsia*, *Neoseptaglomospiranela*, отмечаются редкие *Lituotuba* sp., *Pseudolituotubella* sp., *Lituotubella brevicollus* Post.

Наиболее характерной для данного комплекса является ассоциация *Eoforschia moelleri*–*Dainella chomatica*, обычная для косьвинского горизонта Магнитогорской мегазоны (Путеводитель..., 1972; Стратиграфические..., 1993). Отложения косьвинского горизонта с зональным комплексом *Palaeotextularia diversa*–*Tetrataxis sussaicus*, принятым в ныне действующих Стратиграфических схемах для Восточно-Уральского региона, известны только в одном местонахождении в Восточно-Уральской мегазоне на Среднем Урале (разрез «Першино») (Постоялко и др., 1999). На Западном склоне Урала и востоке Восточно-Европейской платформы ассоциация *Eoforschia moelleri*–*Dainella chomatica* также является наиболее распространенной (Гарань и др., 1966; Решение..., 1988; Лядова, Погорелов, 1990; Кулагина, Синицина, 2000; Костыгова, 2004; Кулагина, Гибшман, 2005 и др.). Таким образом, для Магнитогорской мегазоны Восточно-Уральского региона целесообразно в качестве зональных форм для косьвинского горизонта рассматривать *Eoforschia moelleri* и *Dainella chomatica*, а присутствие редких *Endothyra elegia*, *Eotextularia diversa*, *Tetrataxis sussaicus* позволяет уверенно коррелировать отложения разных регионов.

Вблизи кровли косьвинского горизонта в мелкобиокластовых пелоидных пакстоунах присутствует комплекс фораминифер, близкий вышеописанному, но несколько менее разнообразный как в таксономическом, так и в количественном отношении. Здесь более редкими являются *Eoforschia*, уменьшается число латиэндоитиры и латиэндоитиранопсисов, среди спиноэндоитиры и даинеллы преобладают мелкие экземпляры. Заметно возрастает присутствие представителей рода *Priscella*. Для данного комплекса наиболее характерно появление редких *Eoparastaffella* sp. и *E. rotunda* Vdov., что дает возможность сопоставить вмещающий их интервал разреза с одноименной зоной верхов турнейского яруса (Кулагина, Гибшман, 2005; Вдовенко, 2009).

Непосредственно стратиграфически выше залегают известняки слоистые темно-серые тонкозернистые до афанитовых. Микроскопически известняки представлены мелко- и тонкобиокластовыми прослоями, пелоидными вакстоунами с пелоидами алевритовой размерности. Чаще других организмов в виде мелких обломков, реже целых сечений, наблюдаются водоросли *Palaeoberesellaceae*, присутствуют мелкие спикулы губок, единичны сечения раковин остракод и брахиопод. Ассоциация фораминифер отличается от более древней: резко преобладают однокамерные формы – *Pachysphaerina pachysphaerica* (Pron.), *Diplosphaerina inaequalis* Derg., *Tubeporina bella* Post., *Tubeporella bobrovka* Post., крупные *Parathuramminites*, в том числе прикрепленные формы – *P. suleimanovi* (Lip.), *P. obnatus* (Tchuv.), *P. brazhnikovae* (Vdov.) и многие другие. Среди многокамерных фораминифер наиболее часто встречаются *Brunsia*, *Pseudoplanoendothyra*, *Globoendothyra (Eogloboendothyra) parva* (N. Tchern.), *Gl. (E.) ukrainica* (Vdov.), *Gl. (E.) orelica* (Vdov.) и другие некрупные плотнонавитые эоглобэндоитиры; постоянно присутствует группа *Eoparastaffella simplex* Vdov.

Ассоциация *Eoparastaffella simplex*–*Eogloboendothyra ukrainica* отвечает одноименной зоне обручевского горизонта Восточно-Уральского региона и по присутствию первого из видов-индексов сопоставляется с зоной *Eoparastaffella simplex*–*Eoendothyranopsis donica* Западно-Уральского региона, визейского яруса ОСШ России, а также Донецкого бассейна (Стратиграфические..., 1993; Постановление..., 2008; Вдовенко, 2009).

В разрезе «Кипчак» в пограничных отложениях турнейского и визейского ярусов устанавливается следующая фораминиферная зональность: зоны *Eoforschia moelleri*–*Dainella chomatica* и *Eoparastaffella rotunda* турнейского яруса и зона *Eoparastaffella simplex*–*Eogloboendothyra ukrainica* визейского яруса.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 12-05-00561.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ РОДА *NODOSARIA*
(ФОРАМИНИФЕРЫ) В ПРИУРАЛЬСКУЮ ЭПОХУ (ПЕРМЬ)
В ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПОДОБЛАСТИ

Е.Е. Сухов

Казанский федеральный ун-т, Казань, evgeny.suchov@yandex.ru

Исследование филогенетического развития мелких фораминифер – важный аспект их изучения. Оно позволяет: определять устойчивость морфологических модификаций, проследить изменения видов, выявлять генетические связи таксонов, выяснить ход развития изучаемой группы и в целом более полно представить картину их развития в течение геологического времени и понять роль фораминифер в геологической истории Земли. Большое значение филогения имеет при решении вопросов детальной биостратиграфии. Знание ее законов позволяет выделять филозоны, т. е. слои, в которых распространены таксоны, характеризующие отрезок конкретной филогенетической линии. Наиболее интересным с точки зрения изучения систематики фораминифер, как общего хода филогенеза, является отряд *Nodosariida*. Его виды являются предковыми формами многих родов известковых фораминифер, в том числе таких важных для стратиграфии как *Lingulonodosaria*, *Dentalina*, *Pseudonodisaria*, *Protonodosaria*. Предполагается, что первые *Nodosariidae* появились еще в ордовике, однако достоверно они известны лишь со среднего девона. Развитие семейства *Nodosariidae* происходило по пути изменения морфологии раковины, ее скульптуры, а также усложнения внутреннего строения: появления многослойных стенок, утолщенных септальных перегородок, усложнения устьевого аппарата. Стенка нодозариид секреторная, известковая, тонкопористая, стекловатая, радиально-лучистая, однослойная или сложно-многослойная. Каждое из перечисленных свойств имеет весьма важное значение для систематики отряда.

Наиболее интересным для филогенетического исследования является род *Nodosaria*, широко распространенный как в позднем палеозое, так и в мезозое, и давший начало многочисленным родам. Детально филогению рода *Nodosaria* можно проследить по их остаткам в пермских Печорских разрезах, отличающихся от разрезов других провинций Восточно-Европейской подобласти наиболее полными отложениями перми. Значительное видообразование нодозарий приходилось в пермский период на артинский век. Бассейн артинского века в Печорском Приуралье представлял собой относительно узкое меридиональное внутриконтинентальное море (по существу – лагуну). В целом в нем преобладала нодозариево-ихтиоляриево-фауна. Наиболее древним видом в Печорской провинции является *N. shikanica* Lip. (встречается в карбоне и в нижней перми до артинского яруса). В раннеиргинское время популяция вида *N. shikanica* Lip., занимающая обширный ареал, претерпевает значительные изменения. Они связаны с обитанием в различных средах, при которых происходит расхождение признаков с образованием новых вариаций, подвидов и видов: у одних появляются раковины с высокими камерами, у других возникает небольшой изгиб в средней части раковины. Примерно в среднеиргинское время образовались популяции с одинаковым набором генетических признаков. От общего ствола укорененного филогенетического древа отходят две эволюционные ветви – А и В. Фораминиферы ветви А имели прямую раковину и генетически были тесно связаны с *N. longissima* Sul.; раковины ветви В имели слегка изогнутую форму и были родственны видам *N. bradyi*

(Spand.) и *N. gusevi* Suchov. В процессе эволюции происходила биологическая адаптация вновь образовавшихся популяций к внешним условиям. В первом и во втором случаях развитие нодозарий шло по пути увеличения размеров раковин и добавления числа камер. В целом, в иргинское время наблюдался высокий биологический прогресс нодозариид.

Ветвь А. Наиболее древними видами в артинской акватории Печорской провинции следует считать виды *N. longissima* Sul. и *N. gigantea* Sossip. Они весьма близки по внешней морфологии: имеют примерно одинаковое строение стенки, неглубокие швы, невысокое устьевое возвышение, простое устье, изгиб септ слабый, что указывает на их отчетливую генетическую связь. Наибольший биологический прогресс испытывает вид *N. longissima*. В результате экологического видообразования, связанного с расхождением групп особей в популяции, от *N. longissima* в саргинское время отделяется *N. gavrilo* Sossip. И также в результате микроэволюции в это же время от *N. longissima* ответвляется вид *N. gigantea*. От *N. gavrilo* происходит *N. angusta* Suchov – руководящая форма горизонта. В популяции фораминифер саранинского времени произошло аллопатрическое видообразование, связанное с обмелением бассейна и возникновением географических преград. Возникли географически изолированные популяции, к которым относится сообщество *N. flexa* Suchov, генетически весьма близкое виду *Nodosaria angusta*.

В раннекунгурское время у мелких фораминифер увеличилось количество подвигов и видов, появились высокоспециализированные формы, такие как *N. cassiaformis* Igonin, *N. clavatooides* Rauser et Scherb. В первую очередь эти генетические изменения были связаны с регрессией моря, преобразованием его в мелководный бассейн с накоплением карбонатов. Прогреваемость бассейна, достаточное количество кислорода и освещенности явно способствовало дальнейшему развитию всей бентосной фауны и дальнейшей ее специализации. Происходило значительное увеличение размеров мелких фораминифер. В это время под воздействием внешней среды усиливаются процессы мутагенеза, в результате чего возникает значительное устойчивое преобразование генотипа, что в дальнейшем приводит к образованию новых видов. Одним из таких видов является *N. pygioidea* Zol. et Igon., отделившаяся от *N. flexa* Suchov и являющаяся руководящей формой филипповского горизонта. Происходит дальнейшее усложнение стенки: появляется двух- и трехслойное ее строение; дополнительные скульптурные элементы; огромное количество пор в предустьевой части; значительные скопления пор в местах соединения камер. На родственность генотипов указывают выпуклые камеры, вытянутое устье, а также расположение пор (наблюдаются две-три крупные поры, вокруг которых группируются более мелкие). От *N. pygioidea* образовывается *N. monile*, широко распространенная в иренское время (доходит до соликамского горизонта). На протяжении артинского и кунгурского веков наблюдается популяционная волна, подъем численности популяций форминифер приходится на иргинское и филипповское время. От *N. monile* ответвляется *N. noinskyi* Tscherd. (доходит до нижней казани). От *N. noinskyi* отделяется *N. unica* Suchov, характерная для соликамского времени. Последние две формы имеют общие признаки: большое количество камер, вытянутую форму раковины, шлемовидное устье, и это можно рассматривать как их генетическую общность. В Печорской акватории в соликамское время усиливается регрессия, что приводит к дальнейшей изоляции популяций. В популяциях начинается биорегресс с возникновением угнетенных особей.

Ветвь В. В этой ветви наиболее древней формой в Печорской провинции является автохтонный вид *N. gusevi* Suchov, характерный для артинского века. От него ответвляется *N. fasticulata* Suchov, имевшая искривленную как у *N. gusevi* раковину, и весьма типичная для позднеартинского времени. Виды с искривленной и прямой раковинной обитает в одной экологической нише и составляют единую популяцию. Между ними нередко происходило скрещивание с появлением новых видов. Новые организмы имели как искривленную раковину (на более поздних стадиях развития раковина слегка наклонена; значительное углубление швов между последней и предпоследней камерами), так и прямую раковину

(компактное расположение пор в последних камерах, что более характерно для прямых раковин; устье имеет центральное положение). При такой гибридизации образуются новые виды. Результатом скрещивания является *N. angusta* Suchov с признаками как *N. longissima*, так и *N. fasticulata*. Данная форма характерна для саранинского горизонта. От *N. angusta* отделяется *N. incebrata* Gerke, также слегка искривленная в средней части раковины форма, характерная для границы филипповского и иренского горизонтов. У *N. incebrata* ярко выражен экологический полиморфизм (что предопределяет образование новых видов), в популяции присутствует несколько разновидностей раковин: с удлинённым устьем, с вытянутой последней камерой, с уменьшенными размерами раковины, с сильными изогнутыми септами. Не исключено, что такие морфологические изменения связаны с сезонным полиморфизмом (например, изменение длины светового дня или температуры). Кунгурский век характерен тем, что в нем существовало весьма небольшое количество видов с искривленной раковиной. С *N. incebrata* связана *N. curiosa* Suchov, характерная для соликамского времени. На их генетическую общность указывает увеличенная последняя камера и бочковидное строение камер. Также от *N. incebrata* отделяется *N. indrica* Suchov, имеющая с *N. incebrata* ряд общих генетических признаков, в том числе прямые утолщенные септы, овальные начальные камеры. У вида *N. indrica* также наблюдается полиморфизм – от слабо изогнутых форм до среднеизогнутых. Этот вид характеризует раннеуфимское время. От *N. indrica* в это же время отделяется *N. uda* Suchov. В соликамское время в Печорской провинции из-за географических причин (образования гряд) произошло разделение ареала вида на две изолированные части, что привело к возникновению изолятов. В результате эффекта дрейфа генов и мутационного процесса произошло накопление генотипов и фенотипов, что привело к образованию двух новых видов *N. triglava* Suchov и *N. tscherdynzewi* Suchov, «поменявших» экологическую нишу «прародителей». Вид *N. triglava* развивался по пути утолщения раковины, обитая в более мелководных местах. *N. tscherdynzewi* развивалась по пути удлинения раковины, усложнения строения устья (которое становится длинным и вытягивается в трубку) и увеличения последней камеры. *N. tscherdynzewi* обитала в более грубоководных местах. По набору существенных генетических признаков (искривленная раковина, удлинённая последняя камера, вытянутое устье, горловидное устье, утолщенная стенка, высокие камеры) виды с искривленной раковиной могут «претендовать» на более высокую таксономическую единицу, а именно на род.

БИОФАЦИАЛЬНЫЕ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫМИРАНИЯ ПАРА- И ПОЯВЛЕНИЯ ЭУКОНОДОНТОВ В ПОГРАНИЧНОМ ИНТЕРВАЛЕ КЕМБРИЯ И ОРДОВИКА

Т.Ю. Толмачева

ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, Tatiana_Tolmacheva@vsegei.ru

Основной этап в эволюции конодонтов приходится на пограничный интервал кембрия и ордовика, когда исчезли прото- и параконодонты и появились настоящие конодонты (эуконодонты), которые быстро, от своего появления во второй половине позднего кембрия, достигли максимального таксономического разнообразия в среднем ордовике (Sweet, 1988). Для первых эуконодонтов характерно исключительно широкое географическое распространение; на них основана глобальная хроностратиграфическая шкала верхней части кембрия и тремадокского яруса ордовика, в том числе, начиная с 2000 г. они определяют границу кембрийской и ордовикской систем (Cooper et al., 2001). Конодонты рассматриваемого интервала относительно хорошо изучены на всех континентах. Среди наиболее известных разрезы Америки, Канады (Miller, 1980; Landing et al., 2003), Балтоскандии (Miller et Hinz, 1991; Bagnoli et al., в печати), Кореи (Lee et al., 2009), Южного Китая (Fan et al., 2013), Ирана (Ghaderi et al., 2008), Антарктиды (Buggisch, Repetski, 1987) и другие. В

России конодонты из этого стратиграфического интервала изучены из мелководных отложений Горного Алтая (Сенников и др., в печати) и Сибирской платформы (Tolmacheva, Abaimova, 2009), а в Казахстане – из карбонатных разрезов Малого Каратау (Дубинина, 2000). Кроме того, в последние годы в Казахстане были обнаружены разрезы относительно мелководных пелагических отложений, сложенные преимущественно конденсированными позднекембрийскими–раннеордовикскими радиоляритами. Наиболее детальные данные были получены по двум разрезам бурубайтальской свиты в Юго-Западном Прибалхашье («Памятник природы» и разрез г. Котнак) и кремнисто-терригенной толщи в центральной части хребта Чингиз (правый берег р. Копа).

Все известные на настоящее время разрезы и местонахождения конодонтов позднего кембрия и раннего ордовика разнообразны в фациальном и палеогеографическом отношении. При высоком общем уровне космополитизма вымирающих в позднем кембрии параконодонтов биофациальные, а, возможно, и биогеографические различия в их фаунах были выражены достаточно хорошо. Наиболее ярко биофациальные особенности проявляются в приуроченности видов *Westergaardodina* к мелководным отложениям, а ребристых форм формальных родов *Proacontiodus* и *Viiodus* – к мелководным фациям. Биогеографические характеристики параконодонтов не однозначны из-за слабой в целом изученности таксономии этой группы. Данные по кремнистым разрезам Казахстана показали, что постепенное исчезновение параконодонтов отмечается раньше в мелководных и тепловодных отложениях, чем в мелководных и холодноводных. В радиоляритах параконодонты относительно разнообразны и многочисленны вплоть до середины тремадокского яруса, включая зону *Cordylodus angulatus* (Толмачева, 2013). В Балтоскандии богатые комплексы параконодонтов задокументированы в интервале зоны *Cordylodus andresi* (Miller, Hinz, 1991), тогда как в мелководных эпиконтинентальных отложениях Северной Америки и Восточной Сибири последние редкие экземпляры параконодонтов встречаются только вместе с *Eoconodontus notchpeakensis* зоны *Cambroostodus minutus* верхнего кембрия (Tolmacheva, Abaimova, 2009).

Принято считать, что первые эуконодонты появились в середине позднего кембрия. Более ранний уровень их появления определяется спорным отнесением первых представителей родов *Coelocerodontus* и *Granatodontus* к эуконодонтам (Lee et al., 2009). Комплексы эуконодонтов вплоть до зоны *Cordylodus angulatus* в эпиконтинентальных тепловодных отложениях Австралии, Лаврентии и Восточной Сибири насчитывают не более 10 видов и отличаются от несколько менее разнообразных мелководных эуконодонтов Казахстана присутствием только регионально эндемичных форм родов *Clavohamulus* и *Hispidodonthus*.

В целом, учитывая распространение как пара-, так и эуконодонтов в интервале зон *Cordylodus proavus*–*Cordylodus angulatus* (поздний кембрий и ранний ордовик) в мелководных отложениях приэкваториальной зоны, где находился Казахстан, разнообразие конодонтовой фауны значительно выше, чем в мелководных. Интересно, что такая ситуация не характерна для более молодых отложений флоского–дарривильского ярусов ордовика, где биоразнообразие конодонтов пелагических фаций снижается по сравнению с фаунами шельфовых отложений. Повышенное биоразнообразие в пелагических фациях в пограничном интервале кембрия и ордовика, наряду с длительным выживанием здесь вымирающих параконодонтов, свидетельствует о более стабильных условиях и большем количестве экологических ниш в обстановках пелагиали, чем в одновозрастных более мелководных отложениях неритовой зоны. Это связано, по всей вероятности, с неоднократными трансгрессивно-регрессивными событиями в рассматриваемом интервале времени, затрагивающими мелководный шельф, и крайне теплом климате, создававшим в стагнированном океане множество плотностных уровней и, соответственно, экологических ниш.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты 13-04-00629, 13-05-00746.

БИОСТРАТИГРАФИЯ И АБИОТИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ ПОГРАНИЧНОГО
ИНТЕРВАЛА КЕМБРИЯ И ОРДОВИКА БУРУБАЙТАЛЬСКОЙ СВИТЫ
(ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАЗАХСТАН)

Т.Ю. Толмачева¹, К.Е. Дегтярев², А.В. Рязанцев², О.И. Никитина³

¹ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, *Tatiana_Tolmacheva@vsegei.ru*

²ГИН РАН, Москва; ³Институт геологических наук, Алматы, Казахстан

Глубоководные отложения пелагических фаций верхнего кембрия и ордовика наиболее хорошо изучены в палеозоидах Центрального и Северного Казахстана. Согласно совокупным данным по многим разрезам и местонахождениям в разных структурно-тектонических зонах Казахстана, в строении конденсированных кремнистых толщ отчетливо проявляется общая закономерность, связанная с изменениями условий осадконакопления в пелагиали позднекембрийских и раннеордовикских морей от восстановительных в кембрии и тремадоке, до выраженной оксидизации бассейнов в начале флоского времени раннего ордовика (Толмачева, Дегтярев, 2012).

Переход от бескислородных к окислительным обстановкам осадконакопления впервые был обнаружен в разрезах бурубайтальской свиты Юго-Западного Прибалхашья, сложенной слоистыми и полосчатыми кремнями с маломощными прослоями кремнистых алевролитов, аргиллитов и кремнеобломочных песчаников (Никитин, 2002). Свита содержит многочисленных конодонтов, согласно которым конденсированные толщи свиты мощностью 80-120 м охватывают интервал от верхнего кембрия до середины среднего ордовика (Tolmacheva et al., 2001; 2004). Если ордовикская часть кремнистых толщ хорошо изучена в нескольких разрезах, то кремни кембрийского возраста до недавнего времени были известны только из нескольких местонахождений в обширном поле выхода бурубайтальской свиты в пределах Бурунтауской зоны. Надо отметить, что в других районах Казахстана также известны только отдельные местонахождения с верхнекембрийскими конодонтами. Единственным непрерывным разрезом пограничных отложений кембрия и ордовика, известным в настоящее время, является разрез в горах Котнак, на западном окончании Сарытумской зоны Северной Бетпакдалы. Этот район изучался многими исследователями (Маркова, 1961; Недовизин, 1966), но конодонты были впервые обнаружены здесь только в 2005 г. Позднее, в 2010 г. сборы конодонтов по ключевым стратиграфическим интервалам были пополнены.

В разрезе было выявлено распространение пелагических конодонтов и предложено биозональное расчленение отложений верхнего кембрия и нижнего ордовика. Кроме того, в этом разрезе впервые отмечены более древние глобальные события на границе кембрия и ордовика, которые скрыты в восточных разрезах бурубайтальской свиты Бурултасского района из-за выраженной гидротермальной сингенетической активности (Толмачева и др., 2008).

В горах Котнак самая нижняя нижнекембрийско-тремадокская часть бурубайтальской свиты хорошо обнажена и образует практически непрерывную последовательность мощностью 60 м от темно-серых и черных кремней в нижней части разреза с многочисленными позднекембрийскими параконодонтами, до светло-серых и красных кремней зоны *Cordylodus angulatus* тремадокского яруса. Внутри разреза распознаются нижнекембрийские зоны *Eoconodontus notchpeakensis* и *Cordylodus proavus*.

Более молодые нижнетремадокско-флоские отложения бурубайтальской свиты описаны в 5 км к северу, в грядках, где свита сильно дислоцирована и разрез составлен по высыпкам и обнаженным участкам небольшой протяженности. Здесь в желтовато-серых и розоватых кремнях выделяется следующая последовательность зон: *Acodus longibasis* верхней части тремадокского–нижней части флоского яруса, *Prioniodus oeriki* и *Oerikodus evae*.

В этом детально изученном разрезе подтверждается смена характера осадконакопления между зонами *Prioniodus oeriki* и *Oerikodus evae*, выраженная в увеличении мощности разреза, массовом появлении красноцветных разностей и исчезновении захороненного

не деградированного органического вещества, в частности фекальных пеллет. Однако нижняя, более древняя часть разреза также накапливалась не в стабильных обстановках осадконакопления, как предполагалось ранее. Так, основание разреза сложено темноцветными кремнями с исключительно многочисленными параконодонтами, спикулами губок, лингулидами и многочисленными структурированными, либо бесструктурными фрагментами органической материи, в том числе, сформированными в комки, которые, по всей вероятности, являются фекальными пеллетами. Помимо отдельных конодонтовых элементов часто встречаются фекальные пеллеты, состоящие из прото- и параконодентов. Протоконоднты (*Phakelodus tenuis*, *Phakelodus elongatus*) распознаются уже в самых ювенильных стадиях, тогда как точная видовая идентификация ювенильных параконодентов практически невозможна. Однако выше по разрезу мощность толщи увеличивается, а коноднты становятся исключительно редкими, в том числе исчезают фрагменты не идентифицированного органического материала. В разрезе появляются прослой красноцветных кремней. Вновь сероцветным разрез становится на 20 м выше, где появляются многочисленные коноднты зоны *Cordylodus proavus* и фекальные пеллеты. На уровне низов зоны *Cordylodus angulatus* снова наблюдается появление прослоев первично красноцветных кремней и увеличение относительной мощности разреза. Фрагменты органического вещества и фекальные пеллеты, сложенные конодонтами, в этой части разреза отсутствуют, но вновь появляются выше, в самой верхней части тремадокского яруса и низах флоского яруса в зонах *Acodus longibasis* и *Prioniodus oeriki*. Неоднородность разреза и неоднократное появление захороненного органического материала только на определенных стратиграфических уровнях свидетельствует об изменениях условий осадконакопления в пелагиали в интервале позднего кембрия и ордовика. Возможно, эти изменения в относительно стабильных пелагических обстановках являются отражением регрессивно-трансгрессивных событий, которые в это время имели место в более мелководных отложениях шельфов (Miller et al., 2003).

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты 13-04-00629, 13-05-00746.

К ПРОБЛЕМЕ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ РАДИОЛЯРИЙ ОЛИГОЦЕНА–МИОЦЕНА НА ПРИМЕРЕ ОСТРОВНОГО СКЛОНА ЯПОНСКОГО ЖЕЛОБА

С.В. Точилина

ТОИ ДВО РАН, Владивосток, tochilina@poi.dvo.ru

Основная задача работы заключалась в выделении этапов развития радиолярий Япономорской области в олигоценовый и миоценовый периоды.

Материалы: керны разрезов глубоководного бурения осадочного слоя океана получены по международным программам DSDP, ODP и IODP.

Методология выделения этапов в Западно-Тихоокеанской области по наиболее полным разрезам скв. 296, 436, 462 была основана на изучении структурного состава радиолярий с применением морфометрии и статистических методов. В результате интерпретации полученных гистограмм количественного содержания радиолярий выявлены доминирующие группы и последовательность их развития в позднем олигоцене и в миоцене (Точилина, 2007, 2011).

Обсуждение. В позднем олигоцене большое развитие получили сфероидные Spumellaria: *Haliomma entactina* Ehr., *H. oculatum* Ehr., *Spirotunica haeckeli* (Stohr) и др. В миоценовую эпоху большое развитие получили четырехкамерные Nassellaria: *Cyrtocapsa tetrapera* Haeckel, *C. quadricava* Toch., *C. ellipsida* Toch., *C. cornuta* Haeckel, *C. compacta* Haeckel и др. Однако корреляция слоев, соответствующих этапам по разрезам, расположенным на одной широте по обе стороны Японского желоба, оказалась сложной проблемой, поскольку ценозы радиолярий позднего олигоцене и миоцена различались по структурному составу и морфологическим особенностям.

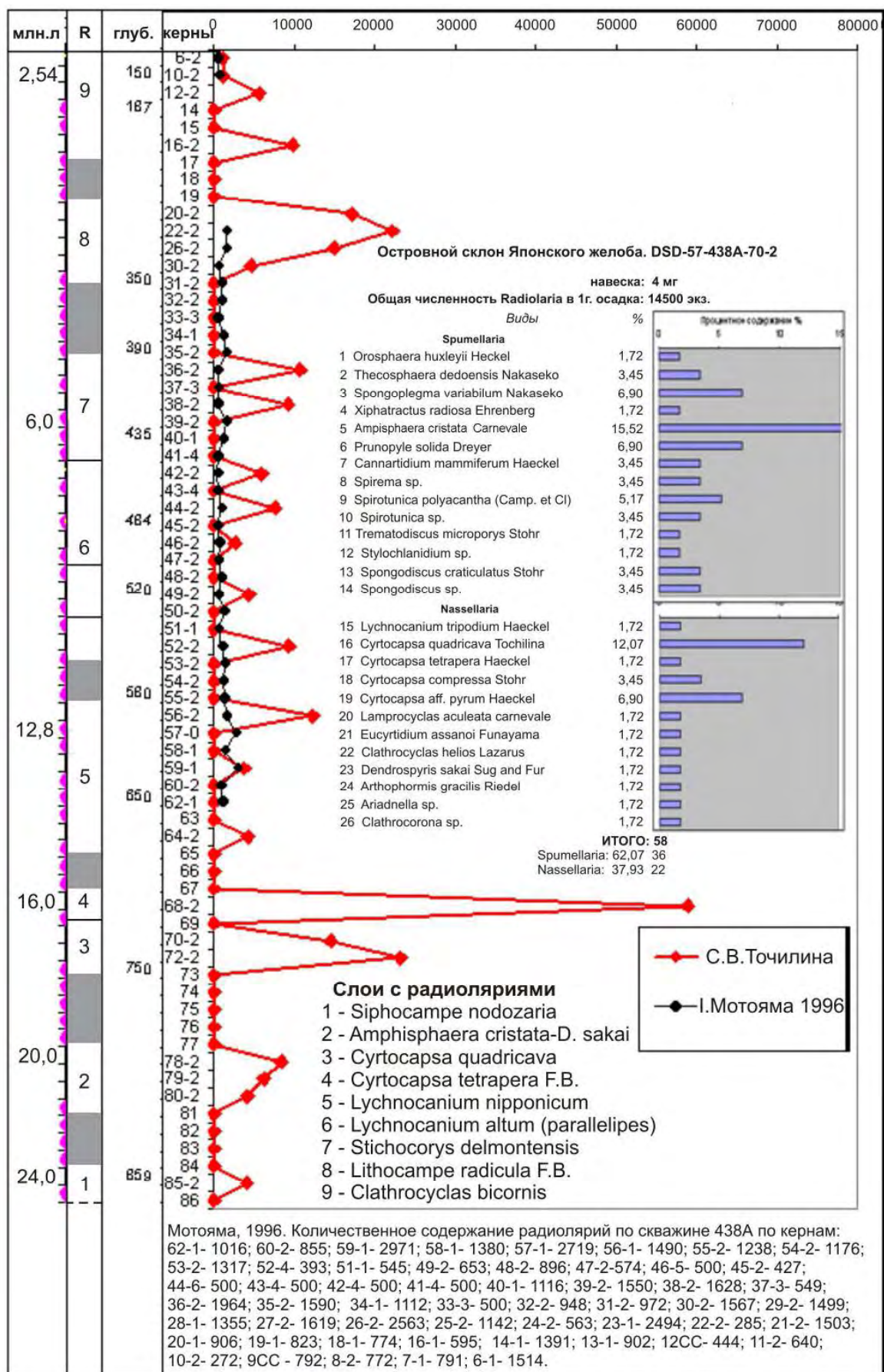


Рис. Глубоководный разрез островного склона Японского желоба по скв 438А (координаты 40°37.79' с.ш., 143°14.15' в.д.; глубина воды над устьем скважины 1558 м).

Причина этих различий заключалась в принадлежности радиолярий в эти эпохи к разным областям – Япономорской и Западно-Тихоокеанской. В истории геологического развития Японского желоба в обсуждаемые периоды между этими областями уже существовал гидрологический барьер меридионального простирания.

Результаты изучения разреза 438А (Рис.) показали большое число перерывов в гемипелагическом осадконакоплении, что было обусловлено геодинамическим развитием островной дуги.

Поиск корреляционных критериев для определения синхронности слоев Западно-Тихоокеанской и Япономорской областей, составляющих единый этап в развитии кремнистой биоты, привел к выбору представителей доминирующих групп: их единичные представители пересекали границы смежных областей во фронтальных зонах. В классической физике два события могут считаться одновременными, если они зафиксированы *по каким-либо* одним часам. В стратиграфии осадочного слоя океана такими «часами» являются «сигнальные» экземпляры доминирующих видов. При корреляции осадочного слоя океана «принцип трансляции» (лат. translation – перенос) является развитием «принципа взаимозаменяемости» С.В. Мейена или «трансмиссии корреляционной функции в пространстве» (Соколов, 2006, с. 25).

Заключение. Уровни совпадения границ этапов развития радиолярий и смены литологии по фактическим данным разрезов служат наиболее существенными аргументами в выделении границ этапов. Эти уровни соответствуют биосферным событиям различного масштаба. Район верхней террасы Японского желоба (скв. 438А) в позднем олигоцене и раннем миоцене принадлежал Япономорской провинции, т.к. о-в Хонсю в это время был архипелагом. Геодинамический режим развития дуги определял положение этой сложной структуры.

Введение фактора времени для границ этапов, отмеченных радиометрией, открыло путь к определению длительности каждого этапа, и к возможности выявления периодичности биоседиментационного процесса (Точилина, 2011).

В этапах выражена структурность кремнистых радиолярий и специфичность гидрохимических условий, влияющих на их эволюционные преобразования.

К ВОПРОСУ О ВСЕЛЕНИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В НЕМОРСКИЕ ОБСТАНОВКИ В ПЕРМСКОМ ПЕРИОДЕ

М.Н. Уразаева, В.В. Силантьев

Казанский федеральный ун-т, Казань, urazaeva.m.n@mail.ru

Изучена коллекция пермских неморских двустворчатых моллюсков из отложений верхней подсвиты поспеловской свиты острова Русский (Южное Приморье), входящего в тектоническом отношении в состав Вознесенского террейна. Находки двустворчатых моллюсков приурочены к темносерым углистым алевритовым аргиллитам с неровными волнистыми поверхностями наслоения. Вещество раковин моллюсков не сохранилось; моллюски представлены композитными ядрами, отпечатками раскрытых раковин и их отдельных створок; часть ядер несет следы деформации сжатия.

Стратиграфический интервал, отвечающий верхней подсвите поспеловской свиты, завершает нижний отдел перми, не содержит морских прослоев и помимо двустворчатых моллюсков охарактеризован только остатками флоры, включающей представителей ангарской, катазиатской и гондванской палеозоогеографических провинций.

Чередование в разрезе интервалов с морскими и неморскими отложениями свидетельствует об изменчивом режиме седиментации этой территории, а наличие уровней с ангарской, гондванской, катазиатской и еврамерийской фауной и флорой – об ее уникальном географическом положении (Kotlyar et al, 2006).

Проведенные исследования позволили сделать вывод о том, что изученная коллекция неморских двустворчатых моллюсков не содержит элементов фауны Ангарской палеозоогеографической области. Встреченные в ней униовидные формы более близки к ассоциациям Еврамерийской палеозоогеографической области, в частности, известным из нижнепермских отложений штата Нью-Мексико (Lucas, Rinehart, 2005). Имеющиеся указания на находки в пермских отложениях Приморья неморских двустворчатых моллюсков, относящихся к ангарским родам (Бураго и др., 1974), нуждаются в уточнении стратиграфических уровней их распространения.

Обзор литературных данных позволяет констатировать, что в настоящее время присутствие униовидных неморских двустворчатых моллюсков в пермских отложениях террейнов, располагавшихся по периферии океана Палеотетис, не вызывает сомнения. Однако однозначный ответ на вопрос о механизме заселения неморской фауной территорий, окруженных со всех сторон океаном, отсутствует. С одной стороны, возможно приобретение внешне сходных морфологических признаков благодаря конвергенции моллюсков, осваивавших солоноватоводные обстановки параллельно и независимо друг от друга. С другой стороны, нельзя полностью отрицать вероятность миграции моллюсков на значительные расстояния из гипотетической территории первоначального вселения благодаря последовательно возникавшему ряду опресненных водоемов. Не исключено, что могут быть и другие варианты расселения этой достаточно консервативной фауны. Ответ на данный вопрос может быть получен при условии комплексного анализа результатов биометрических, микроструктурных и других методов изучения раковин неморских двустворчатых моллюсков разных, удаленных друг от друга территорий.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты №№ 13-05-00592, 13-05-00642.

ИЗВЕСТКОВЫЙ НАНОПЛАНКТОН СРЕДНЕВОЛЖСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВЫСОКИХ ШИРОТ (ТИМАНО-ПЕЧОРСКАЯ ОБЛАСТЬ И ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ).

М.А. Устинова¹, Н.С. Балускина², И.В. Панченко²

¹ГИН РАН, Москва; ²МГУ, Москва; *ustinova_masha@mail.ru*

Современный известковый нанопланктон обитает преимущественно в тепловодных морских бассейнах, где имеет наибольшее видовое разнообразие (Михайлова, Бондаренко, 1997). В меньшей степени он распространен в бассейнах умеренных широт, где менее разнообразен.

В средневолжских отложениях, по аналогии с современными, можно проследить изменение состава известкового нанопланктона от умеренных широт к высоким. Так, в стратотипе волжского яруса у пос. Городище было определено 28 видов кокколитофорид, относимых к 13 родам (Bown, 1999), а в образцах из скв. Воробьевы Горы 1 (г. Москва) – уже 18 видов, относимых к 11 родам (Устинова, 2009). В северном направлении видовое разнообразие нанопланктона резко падает. В Тимано-Печорской области (разрез в бассейне р. Айюва) нанопланктон представлен «массивными» кокколитами, такими как *Watznaueria britannica* (Stradner), *W. fossacincta* (Black), *W. barnesae* (Black), *Biscutum dubium* (Noel), *Cyclagelosphaera margerelii* (Noel). «Ажурные» виды представлены *Zeugrhabdotus erectus* (Deflandre), *Z. embergeri* (Noel), *Staurolithites quadriarculla* (Noel), *S. comptus* (Black), *S. leptostaurus* (Cooper) (Рис.1). Все эти виды встречаются как в разрезе у пос. Городище, так и в керне скв. Воробьевы Горы 1 (Москва). Они имеют широкое как географическое, являясь космополитами, так и стратиграфическое распространение. Например, *W. britannica* распространена в отложениях с нижнего байоса по нижний сеноман, *W. barnesae* и *W. fossacincta* – с нижнего байоса по маастрихт, *S. quadriarculla* – с аалена по нижний мел. Вид *Z. embergeri*, появившись в раннем титоне, просуществовал по маастрихт.

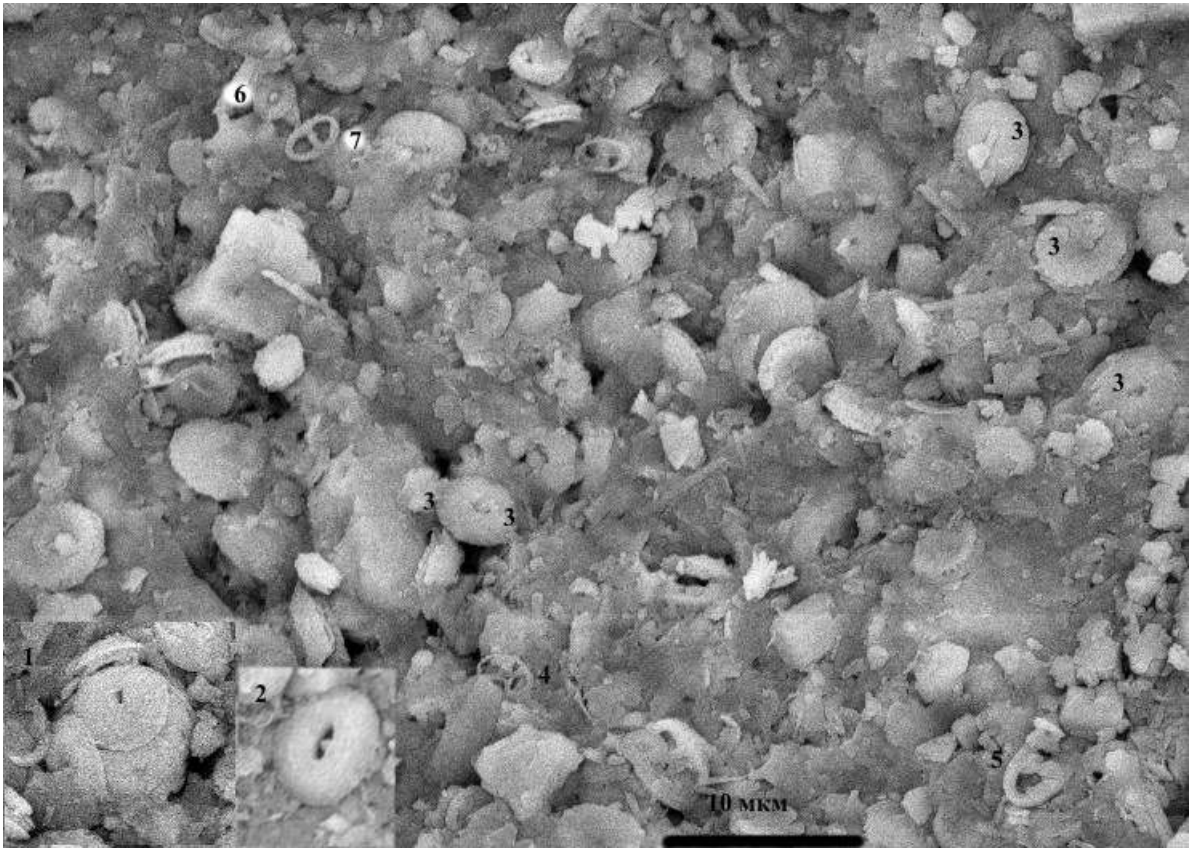


Рис. 1. Нанопланктон из разреза р. Айюва, Тимано-Печорская область.
 1 – Коккосфера *Watznaueria barnesae* (Black); 2 – *W. britannica* (Stradner); 3 – *W. fossacincta* (Black); 4 – *Staurolithites leptostaurus* (Cooper); 5, 7 – *Zeugrhabdotus erectus* (Deflandre); 7 – *Biscutum dubium* (Noel).

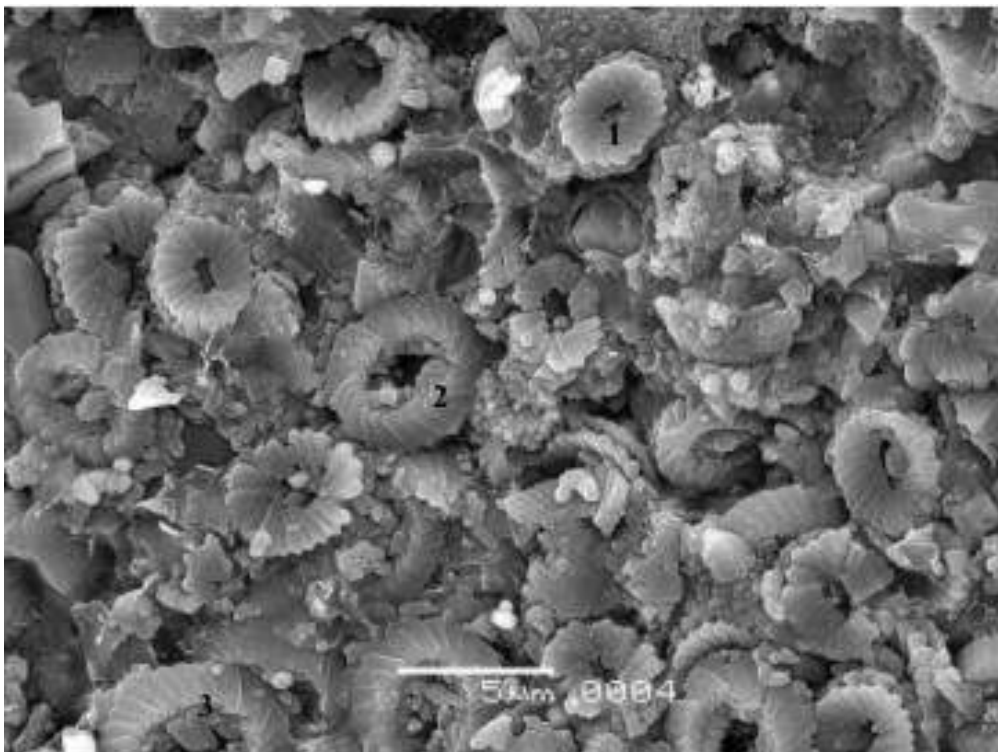


Рис.2. Нанопланктон баженовской свиты, Западная Сибирь.
 1 – *Watznaueria barnesae* (Black); 2 – *W. fossacincta* (Black); 3 – *Watznaueria* sp.

Ранее эти же виды кокколитофорид были определены в отдельных пробах средне-волжских горючих сланцев в бассейне р. Сысола и в пробах волжских горючих сланцев из баренцевоморских скважин (Устинова, Лавренко, 2011).

В отложениях баженовской свиты Западной Сибири, сложенной плотными глинистыми породами волжско-берриасского возраста, комплекс кокколитофорид предельно беден в сравнении с айювинским. В образцах из этой свиты обнаружены кокколиты плохой сохранности, относящиеся к роду *Watznaueria*. Из них определены: *Watznaueria fossacincta*, *W. barnesae*, и *Watznaueria* sp. indet. (Рис. 2). Видовую принадлежность последней формы определить невозможно, так как разрушена центральная часть кокколита.

Такое обеднение комплекса с юга на север можно, по-видимому, объяснять изменением климатической зональности от субтропической до умеренной (Ушаков, Ясаманов, 1984). А причиной обедненности комплекса наннопланктона баженовской свиты по сравнению с айювинским, возможно, является большая глубина Западно-Сибирского бассейна, о чем можно судить по находкам радиолярий (Вишневская, 2013) и то, что кокколиты большей частью были растворены в процессе диагенеза. В ископаемом состоянии сохранились только массивные кокколиты *Watznaueria*, более устойчивые к растворению.

Стоит отметить, что на волжское время приходится формирование битуминозных глин как на территории бассейнов западной части Арктики, так и на Русской платформе и северо-западе Западной Европы (Никитенко, 2009). По результату анализа состава н-алканов битумоидов углеродсодержащих пород из айювинского разреза можно предположить, что основными биопродуцентами органического вещества горючих сланцев и керогенсодержащих пород служили водоросли, в том числе *Coccolithoformidae*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 12-05-00690.

ВОЗМОЖНАЯ ПРИЧИНА РАЗЛИЧИЙ В МИНЕРАЛОГИЧЕСКОМ СОСТАВЕ РАКОВИН У ДВУХ КЛАССОВ БРАХИОПОД

Г.Т. Ушатинская

ПИН РАН, Москва, gushat@paleo.ru

Брахиоподы известны почти с самого основания кембрия. Они являются едва ли не единственным типом животных, в состав которого входят организмы как с карбонатной, так и с фосфатной раковиной. А ведь различия в составе скелета означают существенную разницу в биохимии животных, так что изучение брахиопод может пролить свет на то, какие причины могли вызвать появление на рубеже докембрия и кембрия скелетов из фосфата или карбоната кальция. Сейчас в основе разделения брахиопод на классы (иногда их называют подтипы) лежит именно этот признак – состав скелета. В настоящее время приняты названия: *Linguliformea* – для фосфатных брахиопод, *Craniaformea* – для части карбонатных брахиопод без замкового сочленения и *Rhynchonelliformea*, куда вошли все замковые брахиоподы (*Articulata*) и некоторые карбонатные беззамковые.

Напомню, что брахиоподы – одиночные двусторонне-симметричные животные, тело которых снаружи покрыто двустворчатой раковиной, но в отличие от моллюсков раковина у брахиопод располагается не с левой и правой сторон, а с брюшной и спинной. Несмотря на различия в минеральном составе раковин у всех брахиопод есть много общего. Мягкое тело у современных и у кембрийских брахиопод располагалось в задней части раковины, створки внутри были выстланы мантией, внешний слой которой секретировал раковину, все они были сестонофагами, то есть питание было пассивное, у всех имелся фильтрующий орган – лофофор, все были сидячими животными, прикреплявшимися ко дну ножкой. Но помимо состава раковины имеются и другие существенные различия между классами.

Карбонатные ринхонеллиформеа имеют в брюшной створке на линии сочленения *зубы* для жесткой фиксации створок, в спинной им соответствуют *зубные ямки*; у многих из

них есть карбонатные поддержки для лофофора. У фосфатных жесткое сочленение отсутствует, створки соединены сложной системой мускулов, поддержки у лофофора отсутствуют.

Различно протекает у них эмбриональная и личиночная стадии развития. Все брахиоподы характеризуются примитивным недетерминированным радиальным дроблением яйца. Но уже после дробления постэмбриональное развитие у классов различается. У лингулиформей отсутствует головная лопасть, мантия развивается сразу в дефинитивном положении и на ее поверхности очень рано появляется тонкая органическая раковинка, органом движения служит лофофор. Собственно это не личинка, а планктотрофная молодая брахиоподка. То есть, у них превращение во взрослое животное происходит без метаморфоза, а это значит, что личиночная стадия отсутствует. Эти молодые брахиоподки могут находиться в толще воды до месяца, плавая с помощью щупалец лофофора. Ножка закладывается на поздних этапах развития при оседании на дно и является выростом брюшной лопасти мантии.

У ринхонеллиформей личинка лецитотрофная, и это именно личинка. У нее выделяется головная лопасть, средний, мантийный отдел, покрытый мелкими ресничками, и задний отдел, который при оседании на дно превращается в ножку. Она плавает в толще воды 1-2 дня, движение осуществляется с помощью ресничек наружного эпителия среднего отдела, который при метаморфозе выворачивается и оказывается внутри. А эпителий, выстилавший внутреннюю поверхность среднего отдела личинки, при метаморфозе оказывается снаружи и формирует раковину. Головная лопасть атрофируется. Вероятно, так было и в кембрии.

Самые ранние остатки брахиопод известны на Сибирской платформе в разрезе Улахан-Сулугур на р. Алдан. Первые из них встречены уже в 20 см выше основания кембрия, в отложениях нижней зоны томмотского яруса *Sunnaginicus* и принадлежат роду *Aldanotreta* из класса *Linguliformea*. Более древние брахиоподы пока нигде в мире не известны. Таким образом, Сибирская платформа, скорее всего, является местом их первого появления как скелетных организмов. Первые брахиоподы с карбонатной раковинкой из класса *Rhynchonelliformea* обнаружены в том же разрезе, но уже в 30 м выше основания кембрия, в верхней части томмотских отложений в зоне *Regularis*. Из верхней части томмотских отложений и почти всего атдабанского яруса Сибирской платформы, а также в Монголии, в Забайкалье и в Китае определено около 15 родов брахиопод, принадлежавших двум классам – *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea*.

Но с чем же могли быть связаны столь сильные различия в составе раковины? Напомним, что у *Linguliformea* минеральная часть раковины состоит из фосфата кальция, близкого к минералу франколиту ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F},\text{OH})$), а у *Rhynchonelliformea* – из кальцита или реже из арагонита (CaCO_3). Для строительства известкового скелета, кроме растворенного в воде углекислого газа, требуются ионы Ca^{+2} , а для фосфатного скелета, помимо ионов Ca^{+2} необходимы ионы PO_4^{3-} или растворенные в воде органические соединения фосфора – полифосфаты. Оба эти элемента – кальций и фосфор, абсолютно необходимы любым организмам в их жизненном цикле, и входили в состав мягкого тела задолго до появления скелета. Фосфор способствует делению клеток, нормализует обмен веществ, является источником энергии и проч.; кальций регулирует процессы роста и деятельности клеток всех видов тканей, влияет на обмен веществ и проч. Без фосфора и кальция ни одно живое существо бы не выжило. Кальций и фосфор уже присутствуют в клетках древнейших организмов – архей и эубактерий.

Представляется важным выяснить, существуют ли различия в обмене веществ у современных брахиопод с фосфатной и с карбонатной раковинкой, которые могли бы отразиться на выделении этими группами двух разных минералов при строительстве скелета. Оказалось, что современные лингулиформея и ринхонеллиформея резко различаются физиологически, что можно понять по характеру потребляемой ими пищи.

По данным С. Чуаня (Chuang, 1959) в желудке и кишечнике *Lingula unguis* – брахиоподы с фосфатной раковинкой, содержатся углеводолитические ферменты – *амилаза*,

протеаза и *липаза*, способные разлагать целлюлозу. Присутствие таких ферментов дает возможность животным питаться растительной пищей. Напротив, большинство изученных современных представителей ринхонеллиформей чрезвычайно отрицательно реагируют на присутствие фитопланктона. Сначала они выводят его из мантийной полости с помощью слизи, а при длительном получении перестают питаться, захлопывают раковину и гибнут. Питаются же современные карбонатные брахиоподы агрегатами бактериальных клеток или скоплениями органического вещества животного происхождения.

Ч.М. Пан и Н. Ватабе (Pan, Watabe, 1988) исследовали пути поступления кальция и фосфора в фосфатную раковину брахиоподы *Glottidia pyramidata* и установили, что кальций, который участвует в обмене веществ и идет на строительство раковины, попадает туда через лофофор, главным образом, путем диффузии прямо из морской воды. Главным же источником фосфора является пища.

Вернемся теперь к самому началу кембрия. Как мы уже выяснили, Сибирская платформа – родина как фосфатных, так и карбонатных брахиопод. На реконструкциях, показывающих расположение материков, в раннекембрийское время Сибирская платформа находилась в приэкваториальных широтах. На ее территории в раннекембрийском эпиконтинентальном теплом, мелком море, скорее всего, уже обитали две еще бесскелетных предковых ветви брахиопод: одна, в пищеварительном тракте которой имелись углеводолитические ферменты, а другая – без них или с малым их количеством. Первые могли питаться водорослями, а вторые, как бы мы теперь сказали, ели животные белки. В это же время в самом начале томмотского века сравнительно недалеко от Сибирской платформы – в Монголии, в Казахстане, в Южном Китае накапливались мощные фосфоритовые толщи. Это была одна из самых грандиозных эпох фосфатонакопления на Земле. В раннекембрийском море Сибирской платформы содержание фосфат-иона тоже было повышено, хотя здесь нет крупных фосфоритовых местонахождений. А это, конечно, должно было вызвать бурное развитие фитопланктона.

Совместно с сотрудниками Института микробиологии мы провели эксперименты по изучению взаимодействия цианобактерий и ионов фосфата. Оказалось, что при повышении концентрации фосфора в среде, живые цианобактерии потребляют фосфор, запасая его в клетках в виде волютиновых гранул, причем скорость потребления наибольшая в первые сутки роста культуры. Последующее аэробное и анаэробное разложение некромассы цианобактерий, которое могло быть связано со сменой сезонов или со значительным обмелением бассейнов, приводило к новому повышению концентрации фосфора в среде, и т.д. И вот, предки фосфатных брахиопод, питавшиеся фитопланктоном, стали получать его переполненным гранулами, содержащими полифосфаты. Но любой, даже такой полезный для живых существ продукт, как органический фосфат, в большом количестве вреден. Судя по преобладанию карбонатно-глинистых осадков в данном регионе и по широкому развитию здесь же археоциат, ионов кальция в окружающей среде тоже было достаточно. Скорее всего, предки брахиопод начали разгружать ионы, содержащие фосфор, поближе к поверхности – в наружный эпителий мантии, где в вакуолях они соединялись с ионами кальция, образуя мельчайшие кристаллиты фосфата кальция, и тем самым невольно укрепляли покровные структуры. Эти укрепленные минеральным веществом покровы и стали началом появления у фосфатных брахиопод минерального скелета. Собственно и сейчас фосфатная раковина у лингулиформей состоит наполовину из органики, а наполовину из плотно слившихся тончайших кристаллитов фосфата кальция, погруженных в органический матрикс.

Появление скелета у первых карбонатных брахиопод, по-видимому, произошло немного позднее, чем у фосфатных – во второй половине томмотского века. Вполне возможно, что оно тоже было связано с изменением экологической обстановки. Мы помним, что воды были насыщены как фосфором, так и кальцием. Карбонатные брахиоподы не употребляли в пищу растительность, обогащенную фосфором, но избыток кальция они могли получать, пропуская через себя с помощью лофофора насыщенную им воду. И, значит, они

тоже должны были избавляться от его губительных излишков, которые могли разгружаться в наружный эпителий. Кстати, по сведениям, которые приводит А.В. Марков, ссылаясь на исследования Д. Джексона (Jackson et al., 2007), уже древнейшие губки, которые считаются последним общим предком всех животных, жившие задолго до кембрийской скелетной революции, обладали ферментами типа *карбоангидразы*, способствующими образованию минеральных скелетов.

Таким образом, как и многие другие многоклеточные, брахиоподы отделились от общего ствола животных гораздо раньше начала кембрия и прошли долгий путь эволюции еще до появления у них минерального скелета. В докембрии они разделились на две ветви, которые различались по характеру потребляемой пищи. Благодаря сложившейся на Земле к началу кембрия обстановке, брахиоподы научились строить минеральный скелет, но каждая ветвь – в соответствии со своими биохимическими возможностями.

ОСНОВНЫЕ РУБЕЖИ И ФАКТОРЫ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ФАУНЫ РУГОЗ

В.С. Цыганко

ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, tsyganko@geo.komisc.ru

Преобладающей точкой зрения о происхождении кораллов ругоз является представление об их возникновении в начале среднего ордовика от аулопороидных предков подкласса *Tabulata* (Соколов, 1955). В отличие от существенно колониальных табулят у ругоз в течение всего палеозоя существовали одиночные и колониальные формы. Принимая, что эволюция идет монофилетически и в филогенезе невозможно возвращение к уже пройденному этапу развития, Н.Я. Спасский (1977) предположил, что ругозы практически сразу после возникновения в среднем ордовике дивергировали по типу размножения на два основных ствола – колониальных (*Associata*) и одиночных (*Solitaria*), рассматриваемых им в качестве надотрядов. Ранее это явление у ругоз отмечали Е.Д. Сошкина (1947) и А.Б. Ивановский (1971).

Таким образом, в начале среднего ордовика появились представители двух примитивных родов – *Proterophyllum* и *Primitophyllum*, положившие начало двум стволам ругоз – колониальным и одиночным. При этом появление одиночной формы роста у ругоз рассматривается в качестве прогрессивного признака, так как позволило ругозам выйти за пределы зоны преимущественно карбонатных осадков, к которым приурочено большинство колониальных форм, и захватить огромные территории с карбонатно-глинистым и терригенным осадконакоплением. По сравнению с относительно консервативными ругозами надотряда *Associata* одиночные формы надотряда *Solitaria* эволюционировали относительно быстрее и были значительно более разнообразными. Уже в начале позднего ордовика представители одиночных кораллов из отряда *Streptelasmata* дали начало двум другим отрядам одиночных ругоз – *Kodonophyllida* и *Cystiphyllida*. Начало развития цистициллид связано с появлением подотряда *Pholidophyllina* – кораллов с простым септальным аппаратом, состоящим из шипов-трабекул: у ранних фolidофиллин они были представлены голакантами, в силуре их сменили рабдаканты, а затем монаканты. Первые представители подотряда *Cystiphyllina* в начале силура унаследовали от фolidофиллин шиповатый септальный аппарат. Но вместо дний у них развилась пузырчатая ткань, выполнявшая всю внутреннюю полость кораллов. Дальнейшее развитие фolidофиллин в конце ордовика и в начале силура пошло по пути модификации септ. У значительной части ругоз подотряда *Cystiphyllina* вместо игольчатых септ-голакантов развились рабдакантные шипы. В венлоке кроме двух существовавших типов акантинных септ – голакантных и рабдакантных, появился монакантный тип шиповатых септ.

Предок всех ругоз отряда *Streptelasmata* – род *Primitophyllum* в среднем ордовике дал начало нескольким семействам (Ивановский, 1965; Спасский, 1977). В раннем силуре

появились первые представители подотряда *Metriophyllina*, характеризующиеся формированием осевой трубки (сем. *Laccophyllidae*) или стереоколумеллы – столбика (сем. *Metriophyllidae*). Среди ругоз отряда *Kodonophyllida*, ведущих свое начало с раннего силура, наиболее специализированная ветвь представлена подотрядом *Masgeeina* в составе номинального семейства (конец раннего девона–поздний девон).

Колониальные *Rugosa* (надотряд *Associata*), появившиеся, как и одиночные, в среднем ордовике, относятся к отрядам *Columnariida* и *Zonasraeida* (Спасский и др., 1974; Спасский, 1977). В первом из них родоначальник колониальных ругоз род *Proterophyllum* в конце среднеордовикской эпохи дал начало роду *Favistella*, который в позднем ордовике дивергировал на беспузырчатые короткосептные *Palaeophyllum* и длинносептные *Cyathophylloides*. От семейства *Cyathophylloidae* отошли представители отряда *Zonasraeida*. Древнейшие ругозы этого отряда с голакантными септами (подсемейство *Holacanthinae*) появились в начале позднего ордовика. В конце ордовика отмечается первое появление колониальных форм с рабдакантными септами, а в венлокском веке силура – с монакантными септальными шипами. Последовательность и хронология появления и эволюции септальных шипов у зонастреид подотряда *Rhabdacanthina* практически идентичны приведенному выше явлению у одиночных кораллов цистириллитид из подотряда *Pholidophyllina*. Гомеоморфное сходство септ и внутреннего строения у ругоз, относящихся к различным ветвям, свидетельствует об отчетливом параллелизме в их развитии.

Гомеоморфизм между одиночными и колониальными ветвями ругоз наблюдается в отношении такого прогрессивного с эволюционной точки зрения признака, как осевой столбик. Среди силурийских колониальных колюмнариид осевой столбик является характерным для венлокского рода *Altaja*. В связи с вымиранием в конце раннего силура рода *Dalmanophyllum*, а в конце силура – рода *Altaja*, осевой столбик появляется на короткий период у колюмнарииды *Nadotia* (Цыганко, 1974) в среднем девоне (ранний живет). Вновь данная структура в скелете ругоз возникает уже в раннем карбоне почти одновременно у одиночных представителей подотряда *Polycyrtina* и у колониальных колюмнариид – в подотряде *Lithostrotionina*, которые, как и все ругозы, вымирают в конце пермского периода. Сходной является ситуация и с осевой колонной, впервые установленной у раннеживетских спонгофиллин рода *Centristela* (Цыганко, 1967). В позднем девоне подобные структуры неизвестны. Как и столбик, осевая колонна появляется вновь уже в раннем карбоне у колониальных ругоз подотряда *Lonsdaleiina*, а у одиночных ругоз – в подотрядах *Ascorphyllina* и *Aulophyllina*, также завершивших свое существование в конце палеозоя.

Наглядный пример параллелизма в развитии ругоз в девоне представляют описанные выше одиночные кораллы подотряда *Masgeeina* и конвергентно сходные с ними колониальные ругозы подотряда *Thamnophyllina*. Для кораллитов последних, как и для макгеин, характерными являются строение септ из веретенообразно расходящихся трабекул, горизонтальные днища и подковообразные пузыри на периферии, а также чашки «гексагонального» (более правильно называть «склерактиниевого») типа. Высокоспециализированные представители обоих рассматриваемых подотрядов вымерли к концу девонского периода. Сходные скелетные образования появляются вновь только в мезозое у склерактиний.

Для колониальных ругоз, как и для других классов колониальных организмов в целом, в ходе эволюции прослеживается тенденция усиления интеграционных процессов и формирования колониальной целостности в качестве ассоциации морфологически и физиологически связанных особей. Это сопровождается повышением разнообразия колониальных форм. Среди целентерат это в очень высокой степени свойственно склерактиниям, у которых интеграция сопровождалась полимеризацией различными способами и приводила к лучшей адаптивной способности к «облавливанью» водной среды щупальцами (Кузьмичева, 1988).

Анализ всего хода эволюции кораллов подкласса *Rugosa* свидетельствует о том, что на протяжении палеозоя в обоих основных их стволах происходило направленное и часто

параллельное совершенствование скелетных образований. При этом особо следует отметить, с одной стороны, усложнение внутриващечных образований кораллитов, а с другой – появление микроструктуры скелетных образований, свойственной мезозойским и кайнозойским кораллам. Таким образом, в целом отмечается отчетливая тенденция к повышению сходства рогов со склерактиниями.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы», проект № 12-П- 5-1015.

РАННЕПЕРМСКАЯ БИОТА ВОСТОКА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ И ЕЕ СВЯЗИ С БИОТАМИ ТЕТИЧЕСКОЙ И АРКТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

Б.И. Чувашов

ИГГ УрО РАН, Екатеринбург, chuvashov@igg.uran.ru

Раннепермский бассейн, унаследовавший гжелский водоем, занимал в ассельский век территорию от Уральского горного сооружения до современной территории Москвы. В последующие периоды бассейн отступал на восток, и к концу сакмарского века территория моря сократилась на половину ширины ассельского моря. В артинский век граница нормального морского бассейна проходила вблизи западной границы Предуральяского прогиба. В кунгурский век только узкая полоса морской воды нормальной солености сохраняла связь бассейнов области Тетис на юге, с обширным морским бассейном Арктики. История развития раннепермского бассейна и связи с прилегающими морями приведена в статье (Chuvashov, Crasquin–Soleau, 2000) как результат выполнения Международной программы «Перитетис». Приуральское море сохранялось в течение ранней перми как «коридор» между морскими бассейнами области Тетис и Арктикой того времени.

Фузулиниды являются наиболее изученной и результативной группой организмов для биостратиграфии пермских отложений. Они распространены на огромных пространствах Европы, Азии, Африки, Северной и Южной Америк. Отсутствуют эти организмы только на Северо-Востоке Азии, в Австралии и смежных с ней островах южнее этого континента.

Ближайший к северу от Австралии район, где найдены фузулиниды артинского типа, это о-в Тимор. На о-ве Суматра (Vachard, 1989) определены фузулиниды и известковые водоросли низов ассельского яруса.

О-в Тимор и соседние острова являются уникальной территорией, где известно обилие местонахождений криноидей хорошей сохранности. G. Webster (Permian System..., 1998) насчитал на Тиморе 99 «гнезд» поселений этих организмов. Одно из местонахождений криноидей на острове – Баслео получило название *Красноуфимской фауны*, которая родственна криноидеям саргинского горизонта артинского яруса. Из 25 родов, описанных из этого местонахождения, 15 сопоставлены с криноидеям саргинского горизонта Красноуфимска.

Брахиоподы (Archbold, 1998) составляют основную часть биоты в бассейнах Западной Австралии. Сводная стратиграфическая колонка всего континента построена на базе брахиопод. При этом в общей части шкалы использованы ярусы и горизонты Европейской России. В родовом составе брахиопод преобладают общеизвестные таксоны, но видовой состав этих организмов – местный с авторством проф. Арчболда. Биостратиграфия австралийского запада большей частью строилась на базе двустворчатых моллюсков (Dickens, 1963).

По сведениям Т.Б. Леоновой (Permian system..., 1998), из тридцати известных на территории России сакмарских родов аммоноидей, в Австралии только шесть являются «российскими»: *Uraloceras*, *Svetlanoceras*, *Juresanites*, *Propinacoceras*, *Talassoceras*, *Metalegoceras*. Из 29 родов артинских аммоноидей России в Австралии только пять родов – *Metalegoceras*, *Neocrimites*, *Bamianiceras*, *Aricoceras*, *Pseudoshistoceras* – являются общими для этих континентов. Из 11 известных на то время кунгурских родов в нашей стране

только два *российских* рода – *Paragastrioceras* и *Bamyaniceras* найдены в Западной Австралии и род *Aricoceras* обнаружен на востоке континента.

Конодонты (Nicoll, Metcalfe, 1998) найдены в бассейнах Каннинг и Карнарвон Западной Австралии в отложениях верхней части сакмарского и артинского ярусов и низов кунгурского. На о-ве Тимор наиболее древними конодонтами являются представители зоны *Mesogondolella bisselli*–*Sweetognathus innornatus*, а наиболее высокий уровень (роудский ярус) отмечен по конодонтам *Mesogondolella nankingensis*. Важным представителем пермской биоты Австралии можно считать также рыб геликоприонов (*Helicoprion*), которые найдены на западе континента в средней (?) перми.

Сравнительно полно изучен пермский разрез в Таиланде (Toriyama, Takashi et al., 1975) и Вьетнаме (Нгуен-Ван-Льем, 1982). Пермские отложения этих стран представлены мощной (1000-1800 м) толщей массивных известняков серии Бак Сон, возраст которых занимает интервал от ассельского яруса до дорашамского яруса поздней перми. Более поздние отложения остальной территории Тетис разделены по фузулинидам на яхташский и болорский ярусы.

На территории обширной зоны Тетис, включая Китай, Российское Приморье, Узбекистан, Таджикистан, Киргизию, наблюдается одна закономерность: ассельская часть карбонатных разрезов имеет почти одинаковую фузулинидовую характеристику с уральскими разрезами. Изменения состава фузулинид начинаются с основания или средней части сакмарского яруса. Наибольшее сходство разрезов Тетис с уральскими проявилось в разрезе Дарваза (Левен, Щербович, 1978). Фузулинидовые комплексы Урала и Предуралья южнее широты г. Пермь хорошо сопоставляются с ассельскими комплексами Дарваза, и менее уверенно с сакмарскими. Севернее этой широты, до побережья Баренцова моря весь разрез сакмарского яруса охарактеризован разновидностями фузулинид двух видов: *Pseudofusulina uralica* (Krotov) и *Pseudofusulina* (?) *perflexa* Grozd. et Leb. (Гроздилова, Лебедева, 1961). На территории Баренцова моря известен один разрез ассельского яруса с фузулинидами – на Медвежьем острове (Лившиц, Соловьева, 1975).

В нашей статье (Чувашов, 1977) было показано, что нижняя часть пермского разреза на о-ве Эллсмир (Арктическая Канада) хорошо сопоставляется по фузулинидам с верхами ассельского яруса Урала и Приуралья. «Сакмарские отложения» в нижней части канадского разреза также содержат ряд таксонов уральского типа, но выше появляются формы (*Eoparafusulina linearis*), тождественные по морфологии североуральским (*P. (?) linearis*). Более высокие уровни разреза Арктической Канады содержат фузулинид, отличных от уральских.

Сообщество родов кораллов на Урале – *Thysanophyllum*, *Kleopatrina*, *Protowentzella*, *Tchussovskenia* ограничено в своем распространении ассельским ярусом и низами тастубского горизонта сакмарского яруса. Роды *Protolonsdaleiastrea*, *Ortonastrea*, *Arachnastrea* распространены в верхней части сакмарского яруса и в нижней части артинского яруса. На территории области Тетис эти кораллы не известны. Известна только одна находка уральских кораллов на Юго-Восточном Памире (Ильина, 1974). Распространение этих двух групп кораллов к северу от Прикаспия хорошо прослеживается вдоль Урала, на островах Баренцова моря (Fedorovski, 1965, 1967), в Канадском Арктическом архипелаге и в США (Stevens, 1987).

Добавим к сказанному еще легко определяемую группу кишечнополостных палеоплизиин (*Palaeaplisona*), которые прослежены на территории Предуралья от Прикаспия до Баренцова моря и на его островах – на о-ве Колгуев (Устрицкий, Чувашов, 1993) и архипелаге Шпицберген (Scaug, Dons et al., 1983), а также на островах Канадского Арктического архипелага (Beauchamp, Davies, Nassichuk, 1984). На территории США палеооплизины прослежены от штатов Айова и Айдахо на севере, до штата Калифорния включительно.

Практически повторяют «дугу местонахождений палеоплизиин» находки зубных аппаратов геликоприоновых рыб. В Приуральском море они известны в верхней части сак-

марского яруса, по всему разрезу артинского яруса и в нижней части кунгурского яруса (Чувашов, 2001). Самые южные находки этих организмов на Урале известны в бассейне р. Уфа, Башкирия (55° с.ш.). Северная граница находок этих организмов в России – р. Кожим, приток р. Печора на Приполярном Урале (66° с.ш.). Наиболее известны по находкам отложения верхней части артинского яруса района г. Красноуфимск на р. Уфа. Далее к югу следуют местонахождения Пакистана и Ирана. Из известняков формации Чидру верхней перми описан *Helicoprion kokeni* Branson (1935). В Западной Австралии в бассейне Карнарвон (Carnarvon) находки геликоприонов известны на трех уровнях глинисто-карбонатных отложений группы Биро (Bygo). Все находки принадлежат к одному виду – *Helicoprion davisii* (Woodward).

Обращаясь к северной части «дуги» и к ее вершине надо отметить находки спиралей геликоприонов на архипелаге Шпицберген и в Гренландии. Далее по дуге следуют находки спиралей в Западной Канаде (Logan, McGugan, 1968). В Арктической Канаде (Nassichuk, Spinoso, 1970) в Безымьянной формации (артинский ярус, *Б.Ч.*) были найдены две спирали. На о-ве Мелвилл Канадского архипелага в отложениях роудского яруса была найдена зубная спираль хорошей сохранности (Nassichuk, 1971). Главное местонахождение североамериканских геликоприонов – формация Фосфория (штат Айдахо). Первые находки относятся еще к началу прошлого века (Hay, 1907, 1909). Позднее С.Е. Бендикс-Альмгрен сообщил (Bendix-Almgren, 1986), что на то время было найдено 27 зубных спиралей, которые в целом принадлежат двум новым видам геликоприонов. В штате Калифорния зубные спирали найдены во всем нижнем отделе перми и нижней части среднего отдела. Всего известно 5 видов.

К изложенному материалу я добавлю, что описанная «дуга» повторяется также и распределением в пространстве известковых водорослей (Чувашов, 2013).

Исследования выполнены по программе Президиума РАН № 12-П-5-1029.

ПЕРИОДИЧНОСТЬ ЭКОСИСТЕМНЫХ ПЕРЕСТРОЕК В РАННЕМ И СРЕДНЕМ ДЕВОНЕ САЛАИРА

А.Ю. Языкков, Н.Г. Изох

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, YazikovAY@ipgg.sbras.ru

Для анализа вопросов эволюции ископаемых биот, вспышек биоразнообразия, путей миграции фаун принципиальным и базовым аспектом является понимание изменения палеосреды обитания организмов во времени. Источником этой информации является реконструкция хода седиментации, основанная на детальном литолого-биостратиграфическом картировании.

Несмотря на более чем вековую историю изучения девонских отложений Салаира, начало этапа детальных биостратиграфических исследований приурочено к концу 70-х– началу 80-х годов прошлого века. Самостоятельный раздел этих работ проводила группа биостратиграфов и литологов под руководством Е.А. Елкина, в состав которой входили и авторы настоящего сообщения. За этот, более чем 30-летний период, были переизучены все известные ранее девонские разрезы Салаира (преимущественно, в его стратотипической – северо-восточной части), и описаны десятки новых, ранее неизвестных обнажений. Результатом этих исследований стал цикл монографий (Стратотипические разрезы..., 1986, 1987; Ключевые разрезы..., 2004) и сотни специализированных статей. Но лишь в настоящее время, после многолетнего анализа всех собранных материалов, уже на новой биостратиграфической основе авторы смогли реконструировать сводный разрез нижнего и среднего девона Салаира, прийти к пониманию сложнейших фациальных взаимоотношений внутри и между выделяемыми биостратиграфическими подразделениями.

Нижне- и среднедевонские отложения Салаира формировались в шельфовой зоне окраинного моря Сибирского палеоконтинента, в чрезвычайно изменчивой и нестабильной во времени среде. В сводном разрезе четко выделяются шесть мегациклов, которые отвечают соответственно: лохковскому, позднелохковско-раннепражскому, позднепражско-раннеэмсскому, позднеэмсскому, эйфельскому и позднеэйфельско-живетскому временам. Выделяемые мегациклы поразительно схожи литологически. В основании обычно присутствует красноцветная терригенная (песчанно-гравелитовая, реже песчано-галечная) пачка, с редкими карбонатными прослоями (либо они отсутствуют). Выше по разрезу возрастает доля карбонатов, а песчаники постепенно сменяют алевролиты и аргиллиты. Верхняя часть мегацикла, как правило, карбонатная и тонко-терригенная. Эти три фазы ритма характеризуют постепенный трансгрессивный тренд. Иная общая черта всех ритмов седиментации – присутствие резко асимметричной регрессивной фазы. Терригенные отложения последующего мегацикла по резкой границе перекрывают карбонаты предыдущего, с одновременной пенеценизацией сформировавшегося палеорельефа. Подобную асимметричность циклов седиментации можно было бы «списать» на большую амплитуду размыва, но биостратиграфические данные подобную трактовку опровергают. Существенного выпадения фрагментов разреза по конодонтам, брахиоподам, остракодам, трилобитам и другим группам фауны не фиксируется. Резкое обмеление бассейна в масштабах геологического времени наступало молниеносно.

Выделяемые мегациклы имеют поразительное сходство друг с другом и при оценке биоразнообразия внутри каждого ритма. Их базальные части практически «стерильны», либо содержат моно- или битаксонные ассоциации (численно представленные огромным количеством экземпляров). В средней части ритма таксономическая характеристика резко возрастает, появляются рекуррентные виды и ряд новых видов, создающих неповторимый облик всего цикла. Максимальное таксономическое разнообразие фиксируется в верхней (обычно карбонатной) части циклов. Именно на этих уровнях наблюдается развитие биогермов и формирование более сложных рифогенных образований. В нижнем и среднем девоне Салаирского палеобассейна им отвечают рифовые комплексы петцевских, малобачатских, верхнешандинских, пестеревских и керлегешских слоев, характеризующиеся крайне сложным и разнообразным набором микрофаций. Именно в этих фациально «пестрых» отложениях обычно обнаруживаются космополитные виды, являющиеся биомаркерами для межрегиональных и планетарных корреляций.

Анализ цикличности процессов седиментации и, соответственно, хода эволюционного преобразования морских биот, приводит к выводу о существовании глобальных факторов, влиявших и периодически воздействовавших как на процесс седиментации, так и на эволюцию палеоэкосистем. Е.А. Елкин (1983) периодичность и цикличность этих процессов связывал с факторами космогенного характера. Авторы же настоящего сообщения считают, что более очевидна связь с активизацией вулканизма, так как в базальных частях всех мегаритмов отмечается присутствие туфогенного материала. Тектоно-магматическая активизация могла провоцировать «мгновенные» и значительные изменения уровня океана, резкое изменение физико-химических параметров окружающей среды, что дестабилизировало и разрушало сложившиеся экосистемы. С затуханием вулканической активности в палеобассейне начинался очередной этап реанимации жизни. Факторы же, контролирующие тектонические и магматические процессы, возможно, являются космогенными.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект № 14-05-00500), Программы VIII.68.1. и Программы РАН 28. Авторы координируют свои исследования также с программами работ по проекту IGCP 596.

ТИП СУБСТРАТА МОРСКОГО ДНА, КАК ОДИН ИЗ ГЛАВНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ
ФАКТОРОВ, ВЛИЯВШИХ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РАЗНООБРАЗИЕ
БЕНТОСНОЙ МАКРОФАУНЫ ПОЗДНЕМЕЛОВОГО БАССЕЙНА
ЮГО-ЗАПАДА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Л.Н. Якушин

ДП «Научно-исследовательский институт нефтегазовой промышленности»
Национальной акционерной компании «Нефтегаз Украины»
г. Вишневое, Киевская обл., Украина, yakushin@ukr.net

Из многих известных абиотических факторов (тип субстрата морского дна, глубина морского бассейна, палеорельеф дна, химический и газовый состав воды и др.), влиявших на распространение и разнообразие бентосной макрофауны в морском поздне меловом бассейне юго-запада Восточно-Европейской платформы (ВЕП), главную роль играл *тип субстрата морского дна*.

Тип или характер субстрата морского дна определялся, главным образом, особенностями процесса осадконакопления. Изменение последнего приводило к изменению типа субстрата и влияло на расселение и разнообразие бентосных сообществ.

Литолого-фациальные исследования естественных обнажений региона, с учетом найденных в них макрофаунистических остатков, позволили выделить три главных типа субстрата, пригодных для поселения макрофауны: твердый, рыхлый и илистый.

Твердый субстрат был характерным для верхней части литорали морского бассейна и представлен прибрежно-морскими и мелководными фациями. В литологическом отношении – это песчанисто-гравийно-галечные, песчанисто-ракушечно-детритовые отложения, а также ракушечники. На этом типе субстрата существовало до 30% бентосной макрофауны, из которых 76% – прикрепленный бентос и 24% – активно подвижные формы.

Рыхлый субстрат был характерен для средней части литорали морского бассейна и представлен мелководными фациями. В литологическом отношении – это песчанисто-известковые, песчанисто-мергельные, мшанково-фораминиферовые и кремнисто-песчанисто-карбонатные отложения. Это наиболее подходящий для поселения тип субстрата, на котором обитало почти 65% бентосной макрофауны, из которых 35% – прикрепленные формы, 63% – подвижные формы и 2% – свободнолежащие.

Илистый субстрат был характерным для нижней части литорали морского бассейна и представлен умеренно-глубоководными фациями. В литологическом отношении – это фораминиферово-питонелово-кокколитовые илы. На этом типе субстрата обитало до 5% бентосных форм, из которых 17% – прикрепленный бентос, 29% – активно подвижные формы и 54% – свободнолежащий бентос.

Литолого-фациальный анализ отложений позволил восстановить особенности осадконакопления, его изменение в течение поздне меловой эпохи и проследить распространение прибрежно-мелководных, мелководных и умеренно-глубоководных фаций на территории исследования (Рис.).

Преобладающий до позднего сеномана твердый субстрат (песчанисто-гравийно-галечные, песчанисто-глинистые, песчанисто-карбонатные и песчанисто-мергельные отложения прибрежно-мелководных и мелководных фаций) сменился рыхлым и илистым (фораминиферово-питонелово-кокколитовые илы, песчанисто-карбонатные и песчанисто-мергельные отложения мелководных и умеренно-глубоководных фаций), которые господствовали почти до конца маастрихта.

Изменение типа субстрата с твердого на рыхлый и илистый привело к исчезновению из ориктокомплекса мелководных фаций многочисленных представителей инфауны.

Другие абиотические факторы оказывали второстепенное значение на расселение и систематическое разнообразие макробентоса.

Глубина морского бассейна. По нашему мнению, глубины позднемелового морского бассейна юго-запада ВЕП не превышали 150 м, а на большей ее части находились в пределах фиталя – 0-40 м. Влияние этого фактора – почти повсеместной мелководности бассейна – на характер и разнообразие бентосных сообществ в течение позднемеловой эпохи было локальным.

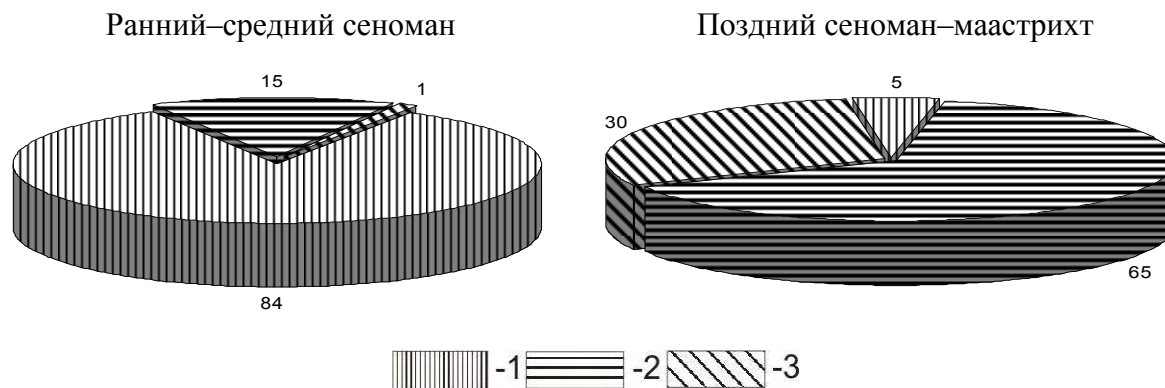


Рис. Распространение прибрежно-мелководных, мелководных и умеренно-глубоководных фаций на территории платформенной Украины на протяжении позднемеловой эпохи. Площадь распространения (%): 1 - мелководные фации, 2 - прибрежно-мелководные фации, 3 - умеренно-глубоководные фации

Палеорельеф дна в некоторой степени определял латеральные особенности осадконакопления и поэтому непосредственно влиял на распространение типов субстрата, а, следовательно, и на разнообразие форм макробентоса.

Интенсивность действия этого фактора различна. Наибольшей и повсеместной она была в раннем-среднем сеномане и в конце маастрихта. С такой же интенсивностью, но только на территории Волыно-Подоллии и окраинах Донбасса, она проявилась в кампане и маастрихте, с наименьшей и повсеместно – в течение турона-сантона.

Влияние химического и газового состава воды, главным образом, сказывалось на морфометрических данных раковин бентоса и его географическом распространении.

Составляющая абиотических факторов влияния на распространение и разнообразие бентосной макрофауны позднемелового морского бассейна Юго-Запада ВЕП на протяжении всей эпохи позволяет наметить два максимума и два минимума систематического разнообразия этих организмов. Первый максимум приходится на среднесеноманское и начало позднесеноманского времени, а второй – на позднекампанское-раннемаастрихтское. Минимумы зафиксированы в раннетуронское время и в конце маастрихтского.

СМЕНА МОРСКОЙ БИОТЫ НА РУБЕЖЕ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА В ПАЛЕОБАССЕЙНАХ ВОЛГОГРАДСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

А.А. Яркв

ВГИ (филиал) ВолГУ, г. Волжский, tozazaur@yandex.ru

На рубеже маастрихта и дания, около 65 миллионов лет назад, на Земле произошли загадочные события с весьма драматическими экологическими последствиями. Во время экологического кризиса вымерли 17% семейств и 45% родов животных. Однако пока не ясно, постепенно или мгновенно длился процесс вымирания. Некоторые специалисты (Alvarez, 1980) приводят аргументы в пользу мгновенного вымирания части биоты, указывая на существование иридиевой аномалии в пограничных слоях маастрихта и дания. Это превышение иридия объясняется падением на Землю астероида или другого внеземного тела

(Ярков, 1999). В то же время В.А. Красилов (1985) справедливо считает, что иридий вполне мог попасть в осадочные слои вместе с вулканическим пеплом.

Автор провел в Волгоградском Поволжье свои исследования по данной проблеме (Ярков, 1987; 1999; 2000; 2011). В бассейне р. Балыклейка (Дубовский р-н) выявлены десятки разрезов, где отражена, имеющая минимальный стратиграфический пропуск, история некоторых этапов эволюции органического мира на рубеже мела и палеогена. Местами в обнажениях Балыклейского грабена наблюдается непрерывное чередование фаунистически охарактеризованных песков сеномана, писчего мела турона, коньяка и нижнего сантона, алевролитов и песков кампана и маастрихта, песков дания. Над отложениями дания залегает фосфоритовый горизонт с остатками зеландских селахий, птиц (*Volgavis marina* Nesson et Yarkov) и крокодилов (*Asiatosuchus*). Выше по разрезу установлены селахиозоны в танетских, ипрских и лютетских отложениях.

В разрезах близ хутора Расстригин последовательно сменяют друг друга фациально однородные прибрежные темно-зеленые, насыщенные глауконитом, пески верхнего маастрихта мощностью около 17 м и зеленовато-серые пески с датской фауной, мощностью 18 м. В кровле маастрихта залегает горизонт (А) подводного эрозионного размыва с фосфатизированными известковыми водорослями *Solenopora* (составляют основу залежей фосфоритов), ядрами позднемаастрихтских моллюсков (*Amphidonte conaliculata*, *Rynchodonte vesicularis*, *Lopha sibirica*, *Lima* sp., *Spondylus* sp., *Chlamys acuteplicatus*), альвеолярными ядрами фрагмоконов белемнитов (*Belemnella* sp.), многочисленными зубами рыб, жучками гигантских осетровых «*Acipenser*» *gigantissimus* Nesson et Yarkov; фрагментарными остатками морских черепах и мозазавров (*Carinodens belgicus*, *Plioplatecarpus marshi*, *Prognathodon* sp., *Liodon* sp., *Dollosaurus* sp., *Mosasaurus hoffmanni*). В залегающих выше датских отложениях также обнаружен богатый ориктокомплекс позвоночных прекрасной сохранности.

В 2013 г. автором раскопана значительная площадь фосфоритового горизонта (А) и песков датского яруса с последующим просеиванием пород через сито с ячейкой 1 мм. В результате этих исследований выявлена четкая граница смены фауны, которая находится на 50 см выше горизонта (А), в кровле слоя серовато-зеленых песков (Б). Верхняя граница слоя (Б) фиксируется по тонкому горизонту светло-зеленых уплотненных песков слоя (В) (мощность 1-2 см). Над слоем (В) залегают пески слоя (Г) (мощность 4 м), ничем не отличающиеся по цвету и содержанию глауконита от песков слоя (Б).

В слое (Б) обнаружены великолепной сохранности кости, принадлежащие одной особи мозазавра (*Mosasaurus hoffmanni*) (Ярков, 1987). Останки залежали в песке компактно. Квадратная кость, нижнечелюстная (зубная) кость, сплениаль, фаланга, шейный и туловищные позвонки находились на 30-40 см выше фосфоритового горизонта, что указывает на незначительный их перенос от места гибели рептилии. Кроме костей мозазавра в слое собрана многочисленная чешуя костистых рыб, зубы ювенальных акул и химер, зубы крупных маастрихтских акул (*Cretolamna appendiculata* var. *lata*, *Squalicorax pristodontus*, *Palaeohypotodus bponni*, *Pseudocorax affinis*, *Notidanodon (Notidanus) loozi*), кости гигантских костистых рыб (*Eurypholis*, *Ichthyodektus*, *Portheus*, *Belenostomus*), альвеолярные ядра белемнитов. Присутствие в слое (Б) остатков ювенальных хрящевых рыб и чешуи указывает на незначительный перемыв прибрежных отложений и внезапную гибель молоди рыбы.

В результате просеивания песка в основании слоя (Г) в интервале 0-1м установлено, что остатки крупных маастрихтских позвоночных отсутствуют, не считая *Notidanodon loozi*. Здесь выявлены многочисленные зубы типично датских родов акул (*Otodus*, *Odontaspis*, *Striatolamia*, *Carcharias* и проч.), зубные пластины химеровых рыб (*Ischyodus*, *Edaphodon*).

Редкие зубы *Euchlaodus (Sphenodus) lundgreni*, являющиеся «визитной карточкой» датских отложений, появляются в биостратиграфической летописи также в слое (Г), на 2 - 3 м выше горизонта (А). Зубы Dalatiinae (древнейших для России пряморотых акул) выявлены на отметке 3-4 м выше горизонта (А). На отметке 5 м обнаружены, кроме зубов акул (*Oto-*

us, *Carcharias*, *Odontaspis* и проч.), позвонок и зуб крокодила (*Asiatosuchus* sp.) череп гигантской морской черепахи (*Itiochelys rasstrigin* Danilov, Averianov et Yarkov), зуб древнейшего ската *Myliobatis* sp. В зеландских отложениях, на отметке 20 м резко возрастает количество остатков крокодилов *Asiatosuchus* и скатов *Myliobatis*.

Таким образом, судя по мощности горизонта (B), биоту маастрихта и дания разделяет незначительный временной интервал, что, вероятнее всего, указывает на моментальный по геологическим меркам (но не мгновенный) характер исчезновения в дании консументов высокого трофического уровня: мозазавров, акул и костистых рыб. Выше этой границы маастрихтские роды крупных акул сменяются датскими формами. Экологические ниши крупных костистых рыб маастрихта (*Eurypholis*, *Icthyodectus*, *Portheus*), в датское время также занимают акулы. Исследованиями автора в Поволжье установлено, что в зеландии и танете костистые рыбы не достигали более 1 м в длину. Крупные макрели (*Scomberomorus* aff. *saevus*) более 2 м в длину появляются лишь в раннем эоцене.

Однако границу маастрихта и дания успешно преодолели и даже резко увеличились в размерах акулы (*Eychlaodus* (*Sphenodus*) *lundgreni*, *Notidanodon loozi*), а также многие небольшие придонные и архаичные формы (*Synechodus*, *Paraorthacodus*, *Squalus*, *Ginglimostoma*, *Squatina*, *Heterodontus*, *Palaeogaleus* и проч.). При этом *Synechodus*, *Paraorthacodus* и занимающие вершину пищевой пирамиды *Eychlaodus* вымирают лишь в зеландии.

В датское время в Поволжье на смену мозазаврам пришли прибрежно-морские крокодилы, расцвет которых намечился в зеландии. В танете особенно многочисленными были морские и наземные черепахи (Testudinidae), речные мягкокожие черепахи (Trionychoidae), указывающие на существование поблизости значительной системы островов (Аверьянов, Ярко, 2000). Судя по составу моллюсков, отсутствию характерных для позднего маастрихта стеногалийных *Spondylus*, *Lima*, *Chlamys*, соленость бассейна в танете была ниже, чем в Черном море. Первые многочисленные пектиницы рода *Chlamys* появляются лишь в лютете.

Очевидно, в датском веке на территории современных Балыклейского грабена и г. Камышин располагались морские заливы, где накапливались прибрежные осадки. На остальной территории Приволжской возвышенности датские отложения отсутствуют. На юге территории, в окрестностях Береславского водохранилища на охарактеризованных обильной фауной песках нижнего маастрихта, со значительным стратиграфическим перерывом залегают пески зеландия с зубами акул, остатками черепах и крокодилов (*Asiatosuchus volgensis* Efimov et Yarkov). По отсутствию в фосфоритовых горизонтах как позднемаастрихтских, так и датских форм селаний и находкам костей раннемаастрихтских динозавров (фрагмент зуба *Hadrosaurus* sp., Dromaeosauridae, *Ceratosauria* sp., *Ankylosaurus* sp.) (Аверьянов, Ярко, 2004) автор обосновал существование континентального режима развития на территории Волгоградского Правобережья с позднего маастрихта по ранний зеландий (Ярко, 2000; 2011).

В процессе биостратиграфических исследований автором установлен еще один любопытный факт, что скачкообразному вымиранию на границе маастрихта и дания предшествовали эпизодические вымирания в маастрихте. Ближе к концу маастрихта, а не на самой границе с данием, исчезли роды и виды акул (*Plicatolamna* (*Cretodus*), *Eostratolamia*, *Paraanacorax obruchevi*, *Cretolamna borealis*, *Hybodius*), зубастые птицы (*Hesperornis*), птерозавры (*Ornithocheirus*), плезиозавры (*Trinacromerum*, *Polycotylus*, *Elasmosaurus*), аммониты (*Baculites*).

ПРИСУТСТВИЕ ЕВРОПЕЙСКОГО ВИДА УСОНОГИХ РАКОВ
PUSNOLEPAS AFF. *RIGIDA* В СРЕДНЕАЛЬБСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ
ХАБАРОВСКОГО КРАЯ – ПРИМЕР ВИКАРИАЦИИ

Д.В.М. Яхт¹, Т.Д. Зонова², Е.А. Яхт-Языкова¹

¹Опольский университет, Ополье, Польша, euazykova@uni.opole.pl

²ВНИГРИ, Санкт-Петербург

Находка усонного рака *Pusnolepas* sp. является первой на территории Северо-Востока России (Сей и др., 2004). Позднее находки усонных раков были сделаны в бассейне р. Амур (Вассинская протока на юго-запад от с. Богородское в Хабаровском районе) в 1966 и 2000 гг. соответственно В.Д. Овчинниковым и Л.П. Эйхвальдом. Этот материал был собран из нескольких обнажений, представленных переслаивающимися алевролитами, аргиллитами и песчаниками, с прослоями туффитов среднеальбского возраста, где они приурочены к уровням зон: аммонитовой *Cleoniceras* sp. и иноцерамовой *Inoceramus* ex gr. *anglicus*.

Эти находки важны, поскольку свидетельствуют о распространении брахилепидоморфного рода *Pusnolepas* Withers, 1914 в разрезах Северной Пацифики. До этого распространение видов данного рода было известно лишь на европейской территории и исключением являлось нахождение их на острове Александра в Арктике – *P. articulata* Collins, 1980 (?нижний апт) и в Тургайском прогибе (Северо-Западный Казахстан) – *Pusnolepas* n. sp. (верхний палеоцен). Кроме того, в Азербайджане, на р. Кузна-чай в отложениях верхнего мела был обнаружен европейский таксон *Pusnolepas orientalis* Kolosváry, 1966. К сожалению, точный стратиграфический уровень этой находки не ясен.

Изученный материал из Хабаровского края был детально изучен и определен как *P. aff. rigida* (Jagt et al., 2007). Описанный вид представлен изолированными капитулярными пластинками нескольких экземпляров. Это одна карина и четыре скутума (один левый и три правых). Несмотря на некоторые отличия в контуре створки и орнаменте, эта форма достаточно близка к типовому виду рода *Pusnolepas* – *P. rigida* (J. de C. Sowerby, 1836), известному из отложений верхнего альба–среднего (?верхнего) сеномана Англии и Франции. Однако отсутствие створок других типов, например, тергума, рострума и имбрикатных пластин допускает определение лишь в открытой номенклатуре – *P. aff. rigida*.

В настоящее время описанный материал находится в ЦНИГР музее ВСЕГЕИ (Санкт-Петербург), коллекция № 13062, образцы 57, 58, 128-130.

Присутствие типичного для северо-западно-европейского региона вида усонных *P. aff. rigida* в бассейне р. Амур можно объяснить и дисперсионной миграцией, и викариацией. *Pusnolepas rigida* впервые появился в южной Англии в самом раннем альбе (около 113 Ma) и, возможно, расширил свое географическое распространение благодаря дисперсионной миграции в длительной личиночной стадии и/или будучи прикрепленным к плавающим объектам, например, бревнам или веткам. Успешная дисперсия далее могла бы продолжиться диверсификацией и, в определенный момент, появлением изолированной популяции, закончившейся аллопатрическим видообразованием. Учитывая, что в раннем альбе существовал «арктический» канал между северной Европой и бассейнами северо-запада Тихоокеанской провинции, подобный способ географического распространения был бы вполне возможен. Такое дисперсионное распространение «островного» типа должно было бы «оставлять следы» в палеонтологической летописи и других групп, что требует подтверждения. Для того чтобы это подтвердить или опровергнуть, необходимо закончить ревизию существующих коллекций ранне-среднеальбских макроископаемых, которая в настоящий момент проводится авторами. Коллекции находятся в ЦНИГР музее ВСЕГЕИ, №№ 13140, 13237, 13088.

Дизъюнктивное распространение (викариация) рассматриваемого таксона может объяснять некогда сплошное последовательное его расселение. Участвующие в этом процессе новые формы исчезали из промежуточных областей, или новые популяции были

изолированы какими-либо барьерами так, что исключалось перемешивание, и могло происходить лишь аллопатрическое видообразование. В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что *P. aff. rigida* является в Хабаровском районе частью группы подобных таксонов-мигрантов, включающую иноцерамид, бухийид и аммонитов. Все эти таксоны также по-существу являются европейскими. Как, например, аммониты *Protetragonites aeolus* (d'Orbigny), *Eogaudryceras (Eotetragonites) duvalianus* (d'Orbigny), ауцеллины *Aucellina aptiensis* (d'Orbigny) и иноцерамы *Inoceramus anglicus* Woods и другие. Отсутствие представителей рода *Pycnolepas* в более молодых отложениях региона предполагает приостановление дальнейшего процесса радиации. Однако нельзя исключать и недостаточную полноту коллекции, и необходимость дальнейших поисков. Скорее всего, ранее многие образцы не были обнаружены в связи с очень мелкими размерами.

Нахождение промежуточных видов *Pycnolepas* в арктических регионах России и восполнение изученных материалов остальными капитулярными створками могли бы подтвердить или опровергнуть действительную принадлежность находки к виду *P. rigida*. На данный момент, на наш взгляд, представляется наиболее подходящим вариант появления видов-викариатов.

ЗАСЕДАНИЕ, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАМЯТИ Л.И. ХОЗАЦКОГО (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

Л.И. ХОЗАЦКИЙ И ЕГО ВКЛАД В РАЗВИТИЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ШКОЛЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

И.Г. Данилов¹, Г.О. Черепанов²

¹ЗИН РАН, Санкт-Петербург; ²СПбГУ, Санкт-Петербург; igordanilov72@gmail.com



Лев Исаакович Хозацкий (1913-1992) – известный ленинградский зоолог-герпетолог и палеонтолог (биографию см. Боркин, 2013), внесший заметный вклад в развитие ленинградской школы палеонтологии позвоночных. В палеонтологии Лев Исаакович был учеником Ю.А. Орлова, который в 1930-е годы читал курс палеонтологии позвоночных на кафедре зоологии позвоночных Ленинградского государственного университета (ЛГУ), где Л.И. Хозацкий был студентом с 1930 по 1936 гг. После окончания ЛГУ, Л.И. был оставлен аспирантом на той же кафедре и в 1944 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Функционально-морфологическое и палеонтологическое исследование некоторых черепах». После смерти ленинградского палеонтолога А.Н. Рябина (1874-1942) Л.И. почти на три десятилетия стал единственным палеогерпетологом в Ленинграде и главным специалистом по черепахам в СССР.

Черепахи (ископаемые и современные) были основным объектом исследований Л.И. Хозацкого – им посвящено 115 из 268 его публикаций (Danilov et al., 2013). Помимо черепах, работы Л.И. по палеонтологии позвоночных были посвящены древним рыбам, земноводным, различным группам пресмыкающихся, птицам, млекопитающим и следам жизнедеятельности позвоночных. Общее количество публикаций Льва Исааковича по палеонтологии позвоночных – не менее 110. Л.И. Хозацкий установил 47 таксонов древних позвоночных, из которых 1 принадлежит рыбам, 2 – копролитам рыб, 1 – амфибиям, 41 – черепахам и 1 – ящерицам (Боркин, 1999). Л.И. Хозацкий был автором разделов по рыбам и рептилиям в «верхнемеловом» (1949) и по амфибиям и рептилиям в «неогеновом» (1949) томах «Атласа руководящих форм ископаемых фаун СССР», а также разделов по рептилиям в «юрском» (1972), амфибиям и рептилиям в «палеогеновом» (1975) и «четвертичном» (1982), и по позвоночным в «меловом» (1987, совместно с коллективом авторов) томах «Стратиграфии СССР». Вместе со своим учеником К.Б. Юрьевым он написал разделы по мозазаврам и птерозаврам для справочника «Основы палеонтологии» (1964). Л.И. Хозацкий читал курс палеонтологии позвоночных на кафедрах зоологии позвоночных (1951-1983 гг.) и палеонтологии (1963-1981 гг.) ЛГУ, где под его руководством были выполнены 55 курсовых и дипломных работ по палеонтологии позвоночных (Табл.). Кроме того, под официальным руководством Л.И. были выполнены 2 кандидатские диссертации (Л.А. Несов, 1977; О.И. Редкозубов, 1991), посвященные ископаемому позвоночному (Danilov et al., 2013). Многие «палеонтологические» ученики Льва Исааковича впоследствии стали палеонтологами-позвоночниками (Л.С. Гликман, А.О. Иванов, М.Ф. Ивахненко, П. Нармандах, Л.А. Несов, О.И. Редкозубов, К.Б. Юрьев), морфологами (В.Г. Борхвардт), ихтиологами (Г.Е. Синиченко (Белокобыльская), В.П. Телепнева (Природина)), герпетологами (Л.Я. Боркин) и териологами (А.К. Каспаров, М.В. Саблин).

Авторы благодарны К.Г. Никольской за доступ к архиву кафедры палеонтологии СПбГУ.

№	Автор	Год	Название (тип работы, место защиты)
1	Балова В.А.	1969	Некоторые итоги изучения плезиозавров юры и мела СССР (К, КП)
2	Балова В.А.	1970	Местонахождения ихтиозавров на территории СССР (К, КП)
3	Белов В.А.	1980	Общий обзор остатков плезиозавров по данным литературы и неопубликованным данным (К, КП)
4	Бененсон В.Г.	1964	О новых находках девонских панцирных рыб Ленинградской области (К, КП)
5	Боркин Л.Я.	1969	Плиоценовые черепахи Молдавии и Украины (К, КЗП)
6	Борхвардт В.Г.	1961	Новые данные о плезиозаврах из юры и мела СССР (К, КЗП)
7	Борхвардт В.Г.	1962	Краткий обзор местонахождений остатков плезиозавров на территории СССР (К, КЗП)
8	Боткина (Бененсон) В.Г.	1965	Руссильонская фауна млекопитающих юго-западной Бессарабии (Д, КП)
9	Вадило А.П.	1976	Особенности микроструктуры панциря некоторых палеозойских рыб и бесчелюстных (Д, КП)
10	Гликман Л.С.	1952	Морские верхнемеловые позвоночные Саратовского Поволжья (Д, КЗП)
11	Голубятникова М.М.	1957	Змеи палеолита Крыма (К, КЗП)
12	Жерехова И.	1973?	История диких млекопитающих Европейской части СССР по археологическим раскопкам (К, КЗП)
13	Жерехова И.	1974	Морфометрическое исследование исторических изменений панциря степной черепахи (Д, КЗП)
14	Зубарева Е.А.	1971	Некоторые данные о тапирах и носорогах позднего плиоцена Молдавии (К, КП)
15	Иванов А.О.	1980	Общий очерк птерозавров СССР (К, КП)
16	Иванов А.О.	1981	Мягкокожие черепахи позднего мела Кызылкумов (К, КП)
17	Ивахненко М.Ф.	1969	Новые находки остатков наземных позвоночных в породах северо-двинской свиты бассейна р. Малой Северной Двины (К, КП)
18	Ивахненко М.Ф.	1970	Раннетриасовые лабиринтодонты Тихвинского местонахождения (Верхнее Поволжье) (Д, КП)
19	Каспаров А.К.	1978	Носороги плиоцена Молдавии (К, КЗП)
20	Левинсон С.В.	1976	Новые пресноводные черепахи мела Ферганы и Кызылкумов (К, КПЗ)
21	Левшакова И.Ю.	1980	Мягкокожие черепахи (триониксы) позднего мела Ферганы (К, КП)
22	Левшакова И.Ю.	1981	Триониксы мела и палеогена Монголии (К, КП)
23	Левшакова И.Ю.	1982	Триониксы мела и кайнозоя Средней Азии и Монголии (Д, КП)
24	Мальшев В.Н.	1968	Руссильонская фауна позвоночных Лучештского местонахождения (К, КЗП)
25	Мальшев В.Н.	1969	Позднемеловые черепахи-триониксы Ферганы (Д, КЗП)
26	Мозгалина Е.С.	1986	Лошади плиоцена и плейстоцена Молдавии
27	Мозгалина Е.С.	1987	История широкопалой лошади <i>Equus latipes</i> Grom. Юга Восточной Европы (Д, КЗП)
28	Нармандах П.	1967	Пресноводные черепахи позднего мела Монголии (К, КП)
29	Нармандах П.	1968	Материалы по фауне черепах мезозоя и кайнозоя Монголии (К, КП)
30	Нармандах П.	1969	Черепахи мезозоя и кайнозоя Западной Монголии (Д, КП)
31	Несов Л.А.	1967	Об особенностях экзоскелета древних бесчелюстных и рыб девона (К, КП)
32	Несов Л.А.	1968	Пресноводные черепахи раннего мела Ферганской впадины (К, КП)
33	Несов Л.А.	1969	Некоторые панцирные бесчелюстные и рыбы раннего девона севера о. Западный Шпицберген (Д, КП)
34	Николаев А.И.	1973	Плиоценовые млекопитающие Лучештского местонахождения в Молдавии (К, КЗП)
35	Николаев А.И.	1974	Хищные млекопитающие неогена Молдавии и юго-западной Украины (Д, КЗП)
36	Орлов А.Н.	1980	Обзор изученности остатков ихтиозавров, обнаруженных на территории СССР (К, КП)
37	Орлов А.Н.	1981	Нижнетриасовые лабиринтодонты из местонахождения Тихвинское (Ярославская область) (К, КП)
38	Орлов А.Н.	1982	Лабиринтодонты Тихвинского местонахождения (Д, КП)
39	Погорельский С.	1992	Общая характеристика динозавров (К, КП)
40	Романович	1969	Описание остатков рыб из нижнепермских отложений хр. Сайр (Кендерлыкская мульда) и геологическая характеристика места их нахождения (КП)
41	Саблин М.В.	1984	Представители семейства бычьих в неогене Молдавии (К, КЗП)

42	Саблин М.В.	1985	Олени плиоцена Молдавии (Д, КЗП)
43	Селецкий О.Б.	1966	Лучештское местонахождение плиоценовой фауны Молдавии (Д, КП)
44	Синиченко Г.Е.	1976	Плиоценовые верблюды Молдавии и Украины (К, КЗП)
45	Синиченко Г.Е.	1977	Кожный скелет панцирных динозавров Монголии (Д, КЗП)
46	Синяк И.Е.	1973	Одонтометрическая характеристика мамонтов Берелехского местонахождения (К, КЗП; руководство совместно с Н.К. Верещагиным)
47	Телепнева В.П.	1962	Конструктивные особенности микроструктуры панциря вымерших и современных черепах (К, КЗП)
48	Телепнева В.П.	1965	Черепahi мезозоя Ферганы (Д, КЗП)
49	Тимофеев А.А.	1992	Происхождение высших позвоночных (К, КП)
50	Толмачева Н.В.	1956	Ископаемые черепахи из плиоценовых отложений Северного Приазовья (К, КЗП)
51	Трусова В.К.	1968	[“ <i>Chelydra</i> ” из плиоцена Молдавии] (Д, КЗП)
52	Фейгин Г.Г.	1967	Краткое описание святского неолитического поселения Усвяты 4 в Псковской области и определение собранных на его территории костных остатков (К, КЗП)
53	Фейгин Г.Г.	1968?	Куньи неолита Псковской области (Д, КЗП)
54	Храбров Г.П.	1953	Лошади из поселения Саркел-Белая Вежа (Д, КЗП)
55	Юрьев К.Б.	1951	Морфо-функциональное значение сухожильных и связочных окостенений у современных и ископаемых животных (Д, КЗП)

Таблица. Список курсовых (К) и дипломных (Д) работ по палеонтологии позвоночных, выполненных на кафедре зоологии позвоночных (КЗП) и кафедре палеонтологии (КП) ЛГУ под руководством Л.И. Хозацкого.

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ КОТЛАССИИД ПОДСЕМЕЙСТВА LEPTOROPHINAE (TETRAPODA, SEYMOURIAMORPHA) В СРЕДНЕЙ–ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В.В. Буланов

ПИН РАН, Москва, bulanov@paleo.ru

Среди известного разнообразия пермских амфибий наибольшим своеобразием зубной системы обладают котлассииды, объединяемые в подсемействе *Leptorophinae* (Bulanov, 2003). У наиболее специализированных позднеказанских форм (род *Leptoropha*) в связи с переходом к облигатной альгофагии челюстные зубы приобретают поликуспидное строение: на режущей кромке появляются дополнительные крупные зубцы, придающие коронке веерный тип строения. Подобный тип конвергентно возникает среди многих ископаемых и некоторых современных групп рептилий, в рационе которых резко преобладают корма растительного происхождения (Reis, Sues, 2000).

Долгое время род *Leptoropha* был представлен единственным видом – *L. talonophora*, известным только из типового местонахождения Шихово-Чирки (Кировская обл.), датированного концом казанского века (Ивахненко и др., 1997). Коллекция по *L. talonophora* включает две неполные крыши черепа (длина черепа около 10 см), челюстные кости с удовлетворительно сохранившимися зубами, и несколько менее информативных краниальных фрагментов (Bulanov, 2003). Среди признаков, характеризующих лепторофин, следует отметить сохранение контакта между заглазничной и надвисочной костями, слабое развитие таблитчатых костей, наличие не глубоких ушных вырезов, и, конечно, аберрантное строение маргинальных зубов (Рис., фиг. 1а, 1б). Дефинитивно на большинстве покровных элементов черепа развит орнамент из бугорков неправильной формы, которые в краевых зонах крупных окостенений (например, parietale) объединены перемычками в радиально ориентированные гребни. Сохранение во взрослом состоянии короткого преорбитального отдела черепа и сейсмочувствительной системы указывает на большую роль неотенических факторов в формировании морфотипа *Leptorophinae* в целом, что хорошо со-

гласуется с эффективной альгофагией, возможной у земноводных, по-видимому, только при сохранении жаберного дыхания и разделении артериального и венозного кровотоков.

Несмотря на то, что остатки лептороф (в первую очередь зубы) очень диагностичны, достоверные находки, которые можно было бы отнести к данному роду, до недавнего времени фактически отсутствовали. Единственный не вызывавший сомнений образец был обнаружен сотрудниками Саратовского госуниверситета А.В. Миних и М.Г. Миних в разрезе Сухая Лощина и представляет собой изолированный зуб (Рис., фиг. 1в), уклоняющийся по форме и размеру от таковых *L. talonophora*.

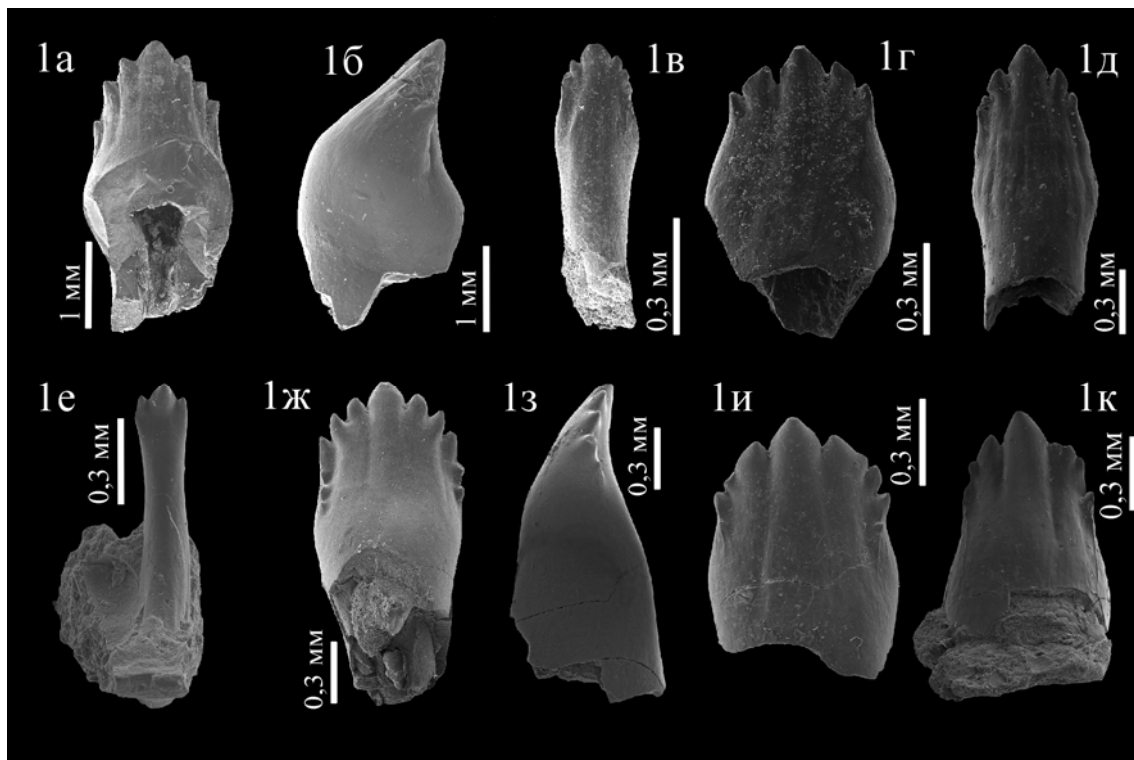


Рис. Челюстные зубы среднепермских сеймуриаморф рода *Leptoropha*.

1а, 1б, *Leptoropha talonophora* Tchud., 1955; корона нижнечелюстного зуба (экз. ПИН, № 161/68; местонахождение Шихово-Чирки, верхнеказанский подъярус), лингвально и сбоку соответственно. 1в. *Leptoropha* sp.; челюстной зуб (экз. ПИН, № 4805/1; местонахождение Сухая Лощина), лингвально. 1г, *Leptoropha* sp.; корона максиллярного зуба лингвально (экз. ПИН, № 5388/26; местонахождение Сундырь-1, северодвинский ярус). 1д, *Leptoropha* sp.; корона нижнечелюстного зуба лингвально (экз. ПИН, № 5388/27; местонахождение Сундырь-1, северодвинский ярус). 1е, *Leptoropha* sp.; челюстной зуб ларвальной особи лингвально (экз. ПИН, № 5303/10; местонахождение Монастырский овраг-D, верхи уржумского яруса). 1ж, *Leptoropha* sp.; корона предчелюстного зуба лингвально (экз. ПИН, № 5303/4; местонахождение Монастырский овраг-D, верхи уржумского яруса). 1з, 1и, *Leptoropha* sp.; коронки максиллярных зубов (экз. ПИН, № 5303/5 сбоку и экз. ПИН, № 5303/2 лингвально; местонахождение Монастырский овраг-D, верхи уржумского яруса). 1к, *Leptoropha* sp.; корона нижнечелюстного зуба лингвально (экз. ПИН, № 5303/6; местонахождение Монастырский овраг-D, верхи уржумского яруса).

Данные по распространению лепторофин были значительно дополнены в результате экспедиционных исследований последних лет, охвативших новые средне-верхнепермские местонахождения восточно-европейского региона. Так, отдельные зубы, определяемые как *Leptoropha* aff. *talonophora*, были обнаружены в реперном местонахождении сундырского комплекса тетрапод Сундырь-1 (Рис., фиг. 1г, 1д), имеющего раннепутятинский возраст (нижняя часть верхнесеверодвинского подъяруса (Буланов, Голубев, 2011; Голубев и др.,

2011)). Все пять найденных здесь коронок принадлежали некрупным особям с длиной черепа около 5-6 см. Помимо размеров, от зубов *L. talonophora* они отличаются слабым вздутием прибазальной части, иной формой и ориентировкой дополнительных зубцов, слабым лингвальным наклоном вершинки. Макроостатки лептороф в Сундыре-1 пока не обнаружены.

Большое количество изолированных челюстных зубов лептороф получено в результате химической обработки тонкого карбонатного прослоя из верхнеуржумского местонахождения Монастырский овраг–D (Буланов, 2010), насыщенного глинистым гравием и изолированными мелкими костями позвоночных. По отличиям в форме и распределению боковых зубцов на режущем канте можно достаточно уверенно распознать в полученной выборке зубы *praemaxillare* (Рис., фиг. 1ж), *maxillare* (Рис., фиг. 1з, 1и) и *dentale* (Рис., фиг. 1к). Зубы лептороф из Монастырского оврага соразмерны сундырским находкам, а некоторые коронки морфологически им идентичны. Из этого можно заключить, что, несмотря на заметную разновозрастность местонахождений, они принадлежат одному, пока не описанному виду *Leptoropha* (упомянутый ранее зуб из местонахождения Сухая Лощина морфологически значительно ближе к данному виду, чем к *L. talonophora*).

Как и в Сундыре-1, в местонахождении Монастырский овраг–D достоверные макроостатки *Leptoropha* пока не известны. Тем не менее, в серых глинах, лежащих сразу под содержащим зубы карбонатным прослоем, встречены в различной степени деформированные скелетики мелких амфибий с длиной черепа менее 35 мм, имеющих трикуспидное строение коронок челюстных зубов (Рис., фиг. 1е). При предварительном определении состава ориктокомплекса (Буланов, 2010) эти находки рассматривались как ларвальные экземпляры *Karpinskiosaurus* cf. *ultimus*, для которых трикуспидное строение зубов трактовалось как личиночная адаптация к альгофагии. Онтогенез, проходящий по такому сценарию, ранее был реконструирован для *Karpinskiosaurus ultimus* из верхнесеверодвинского местонахождения Бабинцево (Буланов, 2002; Vulanov, 2003), где в совместной встречаемости с остатками почти взрослых карпинскиозавров также были обнаружены личинки сеймуриаморф с трикуспидным габитусом коронок.

Препарирование материалов из местонахождения Монастырский овраг–D позволило установить несостоятельность данного предположения. В частности, впервые были обнаружены ларвальные экземпляры карпинскиозаврид со стандартным строением зубов, соразмерные особям с трикуспидными коронами. Последние в настоящее время с большой долей вероятности могут быть идентифицированы как ювенильные особи *Leptoropha*. Таким образом, благодаря новым находкам впервые появилась возможность реконструкции ранних стадий онтогенеза восточно-европейских лепторофин. Новые материалы увеличивают известный интервал стратиграфического распространения специализированных амфибий-альгофагов рода *Leptoropha*, по меньшей мере, до низов верхнесеверодвинского подъяруса (Сундырь-1), а при верной интерпретации находок из Бабинцево – до его верхней части.

Работа поддержана грантами РФФИ № 14-04-00115 и № 14-04-01128.

ТИПЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ТКАНЕЙ ЭКЗОСКЕЛЕТА У ДЕВОНСКИХ ПСАММОСТЕИДНЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ

В.Н. Глинский

СПбГУ, Санкт-Петербург, vadim.glinskiy@gmail.com

Экзоскелет псаммостеидных бесчелюстных состоял из пластинок, тессер и чешуй. Он служил для защиты от хищных рыб (Mark-Kurik, 1995), одновременно являясь конструкцией, позволяющей планировать в толще воды и удерживаться на дне в условиях интенсивной гидродинамики среды. Ископаемый материал часто демонстрирует разнообразие изменений тканей дермального скелета псаммостеид с их последующим прижизненным восстановлением (Марк-Курик, 1966; Halstead, 1969). Восстановление экзоскелета

может быть следствием истирания о дно водоема, укуса, обламывания, царапин и других механических повреждений (Марк-Курик, 1966; Lebedev et al., 2009), а также действия паразитов (Быстров, 1956; Lukševičs et al., 2009). Предположительно, в скелете могут быть зафиксированы изменения, появившиеся в результате болезней (Марк-Курик, 1966).

Элементы экзоскелета псаммостеид сформированы из трех слоев: поверхностного, среднего и базального (Новицкая, 2004). Ряды дентиновых бугорков (туберкул) чаще всего образуют поверхностный слой. Бугорки отделены друг от друга межтуберкулярными желобками, ведущими во внутренние полости, дно и стенки которых сложены из аспидина (Johanson et al., 2013). Средний слой обычно сформирован из губчатых мелкоячеистого сетчатого (ретикулярного) и крупноячеистого решетчатого (канцеллярного) аспидина. Аспидин среднего слоя состоит из разнонаправленных балок (трабекул), разделенных межбалочными полостями. Базальный пластинчатый (ламеллярный) слой сформирован из налегающих друг на друга тонких аспидиновых пластин, пронизанных редкой сетью васкулярных каналов (Новицкая, 2004; Halstead, 1969).

По опубликованной информации (Марк-Курик, 1966; Lebedev et al., 2009) и данным автора можно наблюдать следующие типы восстановления тканей экзоскелета у девонских псаммостеид:

Повреждение поверхностного слоя.

1. На месте механического повреждения поверхностного слоя растут бугорки новой генерации. Рост следующей генерации бугорков происходит по направлению от пульпарных полостей поврежденных бугорков и окружающих их внутренних полостей (Johanson et al., 2013). При этом пространство между генерациями бугорков может заполняться дентином (Gross, 1930) или аспидином (Halstead, 1969). Также была доказана резорбция первоначальных туберкул в аспидине (Halstead, 1969). Впервые подобный тип восстановления был выявлен на пластинках видов *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), *Ganosteus stellatus* Rohon и *Psammolepis paradoxa* Agassiz (Gross, 1930; Новицкая, 1965); сейчас он известен почти у всех видов псаммостеид.

У этого типа залечивания есть несколько вариантов восстановления тканей:

а) Нарастание на крупном обломанном бугорке новых бугорков меньших размеров. Это явление характерно для крупных туберкулов пластинок *Ganosteus stellatus* (Марк-Курик, 1966).

б) Восстановление повреждения вторичными бугорками, наиболее типичной для данного таксона формы. Так, на коньковой чешуе *Pycnosteus pauli* Mark, обычно имеющей вытянутую форму туберкул, повреждение залечивается изометричными бугорками, стандартными для остальных пластинок вида (Марк-Курик, 1966).

в) Образование более крупных пузыреобразных дентиновых бугорков (блистеров) поверх слоя первичных туберкул. Широко распространена точка зрения, что подобная регенерация является следствием реакции на какое-то раздражение, так как в большинстве случаев при появлении блистеров зачастую не обнаружено механических повреждений первичной скульптуры (Ørvig, 1968; Halstead, 1969).

2. Рост тессер поверх слоя первичных бугорков. Подобный тип восстановления обнаружен на бронхиальных пластинках видов *Psammosteus praecursor?* Obruchev и *Psammosteus megalopteryx* (Trauttschold).

3. Прижизненное пломбирование постоянно истирающихся участков пластинок экзоскелета плеромином. Плеромин формируется за счет плеромобластов между дентиновыми бугорками, заполняя полости в аспидине (Ørvig, 1978). Перекрытие открывающихся межбалочных полостей аспидинового слоя этой компактной тканью служит для защиты от истирания и для упрочнения конструкции у псаммостеид (Halstead, 1969; Ørvig, 1976; Mark-Kurik, 1984). У поздних представителей группы, например, родов *Obruchevia* и *Perscheia*, поверхностный слой полностью сложен плероминовой тканью (Halstead, 1969; Elliott et al.,

2004). Благодаря своей прочности плеромин также выполняет профилактическую функцию, защищая от проникновения паразитов внутрь аспидинового слоя (Быстров, 1956).

Повреждение аспидина (средний и базальный слой).

1. При повреждении аспидиновая ткань может подвергаться частичной резорбции. Также аспидин способен к осаждению вторичных аспидонов в резорбированных полостях, что свидетельствует о способности этой ткани к восстановлению. Подобный процесс был описан для *Ganosteus stellatus*, у которого пластинчатый аспидин базального слоя был резорбирован и переотложен в губчатом слое (Halstead, 1969).

2. Залечивание повреждений пластинчатого базального слоя губчатым аспидином. Данный тип залечивания описан на примере дорсальной пластинки *Psammolepis alata* Mark-Kurik (Lebedev et al., 2009).

3. При повреждении среднего и базального слоев наряду с залечиванием аспидина происходит дополнительное образование дентиновых бугорков поверхностного слоя, характерной для данного вида формы. Так, подобное залечивание тканей, вызванное укусом саркоптеригии, наблюдается в проксимальной части бронхиальных пластинок *Psammosteus praecursor*.

4. На месте утерянной тессеры происходит формирование новых бугорков без типичного для тессер отдельного аспидинового основания. В таком случае туберкулы новой генерации расположены непосредственно на среднем аспидиновом слое пластинки (Обручев, Марк-Курик, 1965). Подобные образования особенно характерны для бронхиальных пластинок рода *Psammosteus*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 14-04-01507а.

СЕВЕРОДВИНСКИЙ КРИЗИС СООБЩЕСТВА ТЕТРАПОД ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В.К. Голубев, А.Г. Сенников

ПИН РАН, Москва, golubeff@yandex.ru

В истории сообщества тетрапод Восточной Европы второй половины пермского периода выделяется два главных этапа – среднепермский диноцефаловый и позднепермский териодонтовый. На границе этих этапов фауна полностью обновляется на уровне таксонов семейственного ранга: поздняя диноцефаловая фауна (позднеуржумская ишеевская) и ранняя териодонтовая фауна (позднесеверодвинские котельничская и ильинская) не имеют ни одного общего семейства. Несомненно, смена диноцефалового суперкомплекса териодонтовым – крупнейшее событие в филоценогенезе пермотриасовых тетрапод. Для раскрытия характера этой смены в последние годы проводятся активные исследования верхнеуржумских и северодвинских местонахождений позвоночных. В результате в среднесеверодвинских отложениях были обнаружены местонахождения Сундырь-1 (Марий Эл) и Полдарса (Вологодская обл.) с новой фауной тетрапод, получившей название сундырской.

Сундырский комплекс хронологически располагается между ишеевским и котельничским и синэкологически является переходным от диноцефаловой фауны к териодонтовой. Доминантный блок сундырского сообщества, блок крупных фитофагов и специализирующихся по ним хищников, образуют исключительно диноцефалы: растительоядные тапиноцефалы и хищные антеозавриды и сиодонтиды. По сути, сундырское доминантное сообщество еще диноцефаловое (поэтому сундырский комплекс отнесен к диноцефаловому суперкомплексу). Субдоминантный блок сундырского сообщества, блок мелких наземных инвертебратофагов и омнифагов, образован энозухидами, диапсидами, тероцефалами, галеопидами и иктидоринидами. Энозухиды известны только в диноцефаловых комплексах. Тeroцефалы широко распространены в териодонтовой фауне, но впервые появляются в ишеевском комплексе. Галеопиды и иктидориниды известны только в ранней териодонтовой фауне. Таким образом, в составе сундырского субдоминантного сообщества уже

много элементов териодонтовой фауны. Водный блок сундырского сообщества образуют храниозухиды, котлассииды и двинозавры, широко распространенные в териодонтовой фауне и отсутствующие в типичных диноцефаловых комплексах. В то же время в сундырской водной фауне отсутствуют типичные для диноцефаловых комплексов архегозавроидные амфибии и лантанозуховые парарептилии. По сути, сундырское водное сообщество уже териодонтовое, хотя в нем присутствуют и диноцефаловые элементы – последние лепторофиды. Таким образом, на лицо переходный облик сундырского комплекса: доминантное сообщество еще диноцефаловое, субдоминантное – смешанное, а водное – уже териодонтовое.

Открытие сундырского комплекса выявило сложный характер перестройки сообщества тетрапод в северодвинское время. Переход от диноцефаловой фауны к териодонтовой не был мгновенным: сообщество не разрушилось все разом, оно менялось поэтапно. Перестройка началась с водного блока: исчезли архегозавроиды и лантанозухи, и на смену им пришли храниозухиды, котлассииды, двинозавры и казанские реликты лепторофиды. Возможно, это замещение произошло не путем конкурентного вытеснения, поскольку местонахождения со смешанной фауной не известны. По всей видимости, новое водное сообщество формируется на уже освободившемся месте. Таким образом, перестройка водного блока проходила в два этапа: сначала разрушается ишеевское водное сообщество, затем формируется сундырское. Причина распада ишеевского водного сообщества не установлена, но этот распад выглядит закономерным на фоне неуклонного обеднения водной фауны на протяжении всего диноцефалового времени. Третья стадия северодвинского кризиса – развал диноцефалового доминантного сообщества. В итоге диноцефалы, игравшие ключевую роль в сообществах тетрапод в среднепермское время, навсегда исчезают из геологической летописи. Заключительная стадия – инвазия на территорию Восточной Европы гондванской фауны тетрапод и формирование нового доминантного сообщества исключительно из гондванских иммигрантов – парейзавров, горгонопий, дицинодонтов и тероцефалов (котельничский субкомплекс). Стратиграфические данные свидетельствуют, что четвертая стадия отделена от третьей коротким временным интервалом. Однако отсутствие местонахождений со смешанной фауной, а также общий облик представителей новой фауны позволяют сделать предположение, что новое сообщество не вытеснило конкурентным образом предыдущее, но сформировалось на свободном синэкологическом пространстве.

Северодвинский кризис сообщества тетрапод разворачивался на фоне перестройки всей восточноевропейской экосистемы. В течение северодвинского века практически повсеместно исчезают озерные ландшафты, весьма обычные для средней перми, и вся территория постепенно превращается в аллювиальную низменность. Происходят крупные изменения в фауне рыб и беспозвоночных, но они далеко не всегда совпадают с перестройками сообщества тетрапод. Так, крупнейшее в пермском периоде обновление фауны остракод происходит на границе уржумского и северодвинского веков. Водный блок сообщества тетрапод перестраивается несколько позже – в раннесеверодвинское время. Еще позже, в середине позднесеверодвинского времени, обновляется фауна двустворчатых моллюсков и рыб, меняется доминантное сообщество тетрапод. Наконец, на границе северодвинского и вятского веков вновь изменяется фауна остракод. Выявленная последовательность обновления водной биоты указывает на значительную синэкологическую независимость тетрапод от других водных организмов, с которыми они, несомненно, связаны трофически.

Северодвинский кризис многостадийен и довольно продолжителен. Этим он отличается от пермотриасового экосистемного кризиса, в ходе которого за очень короткое время, геологически почти мгновенно, перестроилась вся восточно-европейская геосистема. Северодвинский кризис проявился в поэтапной перестройке сообщества тетрапод – сначала обновился водный блок, затем доминантный. В пермотриасовом кризисе сначала частично перестраивается доминантное сообщество: исчезает трофическая пара парейзавр-горгонопия, в нишу крупных хищников впервые внедряются текодонты, и доминантное

сообщество становится архозаврово-терапсидным, – а затем кардинальным образом меняется всё сообщество, все его блоки.

Современные палеонтологические и геологические данные позволяют в деталях восстановить хронологию событий северодвинского экосистемного кризиса, но их не хватает для выявления причин большинства этих событий. Особого внимания заслуживают события в середине позднесеверодвинского века. В это время в Восточной Европе исчезают водоемы, пригодные для обитания самых массовых рыб ранней и средней перми – акул и платисомусовых палеонисков, окончательно разваливается диноцефаловое сообщество тетрапод, вымирают диноцефалы, а из гондванских иммигрантов формируется новое териодонтовое сообщество, в фауне двустворчатых моллюсков исчезают ангарские и появляются гондванские и восточноазиатские элементы. По времени все эти события совпадают с крупным кризисом в морских экосистемах на границе гваделупской и лопинской эпох, вызванным глобальным падением уровня Мирового океана. Вероятно, эта глобальная регрессия стала причиной и отмеченных событий на территории Восточной Европы в середине позднесеверодвинского времени.

Исследования поддержаны РФФИ, гранты 11-04-01055, 14-04-01128 и 14-04-00185.

ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ

Н.В. Зеленков

ПИН РАН, Москва, nzelen@paleo.ru

На протяжении долгого времени палеонтологическая летопись птиц оставалась очень скудной. Как результат, еще в середине XX века системы птиц практически не испытывали влияния всевозрастающего объема палеонтологических данных, даже если вымершие таксоны формально были в них включены. Ситуация начала меняться во второй половине XX века: после публикации каталога ископаемых птиц П. Бродкорба (первый том – 1963 г.), включавшего более восьмисот вымерших таксонов, игнорировать палеонтологическую летопись при обсуждении глобальной эволюции птиц стало попросту невозможно. На последние два десятилетия приходится расцвет палеорнитологии. За это время было открыто множество групп птиц, зачастую уникальных по своей морфологии, демонстрирующих неожиданные сочетания признаков. Филогенетическое положение большого числа ранее известных форм было пересмотрено. Кроме того, в настоящее время получены зачастую независимые датировки происхождения современных таксонов на основе молекулярных данных. Все это указывает на наличие необходимых предпосылок для пересмотра ранних представлений об этапности в эволюции таксономического разнообразия птиц.

Современные птицы (Neornithes) делятся на две крупные филогенетические ветви: палеогнат и неогнат. Е.Н. Курочкин (Kurochkin, 2000 и др.) относил к палеогнатам ранне-меловую монгольскую птицу *Ambiortus dementjevi* и, таким образом, связывал базальную радиацию неорнисовых птиц, как минимум, с ранним мелом. Сходные оценки дают и новейшие молекулярные исследования (Haddrath, Baker, 2012). В то же время в последние десятилетия в Китае была открыта богатая раннемеловая фауна веерохвостых птиц (O'Connor et al., 2011; Wang et al., 2013 и др.), все представители которой занимают базальное положение на филогенетическом древе, оставаясь за пределами Neornithes (O'Connor, Zhou, 2013). Переизучение *Ambiortus* показало, что этот таксон также отличается от всех современных птиц примитивным строением плечевой кости и на этом основании должен быть исключен из неорнисовых птиц (O'Connor, Zelenkov, 2013). Морфологические типы, характеризующие палеогнат (крупные нелетающие птицы, с одной стороны, и «куроподобные» – с другой), распространены и среди неогнат (Galliformes, Dromornithidae, Gastornithidae, Turnicidae). Поэтому наиболее вероятно, что «палеогнатная» морфология была характерна для всех веерохвостых птиц еще до их деления на палеогнат и не-

огнат. Относя *Ambiortus* к палеогнатам, Е.Н. Курочкин сравнивал его, в основном, с палеогеновым семейством *Lithornithidae*, однако филогенетическое положение этой группы остается не ясным. Не исключено, что *Lithornithidae* сами оказываются за пределами *Neornithes*, как это следует из одного филогенетического анализа (Livezey, Zusi, 2007). Несомненные остатки палеогнат, таким образом, сейчас известны только начиная с палеоцена (Mayr, 2009).

Время формирования современных отрядов в настоящее время дискутируется. Молекулярные данные (Brown et al., 2008; Pacheco et al., 2011; Haddrath, Baker, 2013 и др.), в целом свидетельствующие в пользу появления большинства современных отрядов еще в мезозойскую эпоху (в меловом периоде), пока однозначно не подтверждаются палеонтологическими находками. Некоторые поздне меловые (маастрихтские) формы, такие как *Vegavis*, первоначально отнесенные к гусеобразным, скорее всего, являются стволовыми представителями *Galloanseres* (*Anseriformes*+*Galliformes*), до расхождения на современные отряды. Сходство всех этих птиц с современными гусеобразными, по-видимому, не случайно, поскольку посткраниальный скелет древнейших известных несомненных курообразных (палеогеновое семейство *Gallinuloididae*) по многим признакам сходен с таковым гусеобразных (Mayr, 2006). Это, очевидно, указывает на первичность (примитивность) морфологического типа «гусеобразных» в группе *Galloanseres*.

На протяжении большей части палеогена в фаунах птиц доминировали представители вымерших групп птиц. В основном, это были стволовые семейства современных отрядов. Наиболее характерные семейства континентальных фаун Северного полушария этого времени: *Lithornithidae*, *Gastornithidae*, *Presbyornithidae*, *Paraortygidae* и *Gallinuloididae*, *Juncitarsinae*, *Messelornithidae* и *Eogruidae*, *Idiornithidae*, *Archaeotrogonidae*, *Aegialornithidae*, *Sandcoleidae*, *Protostrigidae*, *Quercypsittidae*, *Primobucconidae*, *Zygodactylidae* и ряд других (Mayr, 2009 и др.). Наиболее характерные морские птицы Северного полушария в первой половине палеогена – *Pelagornithidae* и *Prophaethontidae* (Mayr, 2009). Некоторые эоценовые филогенетические линии птиц достойны статуса отдельных отрядов. Подавляющее большинство современных семейств впервые появляется в палеонтологической летописи только в конце олигоцена или даже в раннем миоцене. На рубеже олигоцена и миоцена известные фауны птиц из разных частей света уже состоят почти исключительно из представителей современных семейств.

Вплоть до начала XXI века считалось, что современные семейства птиц в конце олигоцена и в первой половине миоцена были представлены большим числом ныне живущих родов. В настоящее время такая точка зрения не поддерживается почти никем из исследователей. Ревизия раннемиоценовых птиц Западной Европы и среднемиоценовых птиц Монголии, а также изучение новых материалов по раннемиоценовым птицам Новой Зеландии и ряда других территорий убедительно показали, что современные роды птиц, в общем, возникают не ранее среднего миоцена. Фауны птиц с позднего олигоцена вплоть до начала позднего миоцена глобально представлены почти исключительно ископаемыми стволовыми родами современных семейств. Изучение фауны птиц монгольского местонахождения «Шарга» (Зеленков, Курочкин, 2011 и др.) указывают, что, по крайней мере, на территории Центральной Азии современные роды птиц были широко распространены и стали довольно обычны не ранее конца среднего миоцена (около 12 млн лет назад). Примечательно, что находки отдельных современных родов птиц в раннем миоцене всегда приурочены к определенной территории и не встречаются глобально, как это характерно для более поздних отрезков палеонтологической летописи птиц.

В позднем миоцене и в раннем плиоцене (около 11,5-3,6 млн лет назад) современные роды птиц в палеонтологической летописи представлены практически исключительно вымершими видами (Voev, 2002; Manegold et al., 2013; Zelenkov, 2013), многие из которых, очевидно, были родственны некоторым из современных видов и по этой причине их определение на основании разрозненных костных остатков может быть затруднено. Вплоть до

конца плиоцена (около 2,6 млн лет назад) в авифаунах всего мира также присутствует небольшая часть ископаемых родов (например, Emslie, 1998; Zelenkov, Kurochkin, 2012), но в плейстоцене их число сокращается. Процесс формирования современных видов в некоторых птиц начался, очевидно, еще в конце миоцена или в начале плиоцена, однако большинство видов, составляющих современную фауну, появились на рубеже плиоцена и плейстоцена (около 2,6 млн лет назад) или позднее.

СЛЕДЫ БИОЭРОЗИИ НА ЧАСТЯХ ЭКЗОСКЕЛЕТА ПАЛЕОЗОЙСКИХ РЫБ

А.О. Иванов

СПбГУ, Санкт-Петербург, IvanovA-paleo@yandex.ru

В скелетных тканях ископаемых позвоночных иногда находят следы эндобионтов в виде разнообразных микроходов, но подобные данные для палеозойских рыб крайне редки. А.П. Быстров (1956) описывал следы паразитов у девонских бесчелюстных и рыб, считая их результатом сверления гифов грибов, и выделил новый таксон *Palaeomycelites lacustris* Bystrov. Автор отмечал, что этот паразит никогда не разрушал дентиновую и эмелеподобную ткань, а только костную и аспидиновую, которые в последствии залечивались. Следы микросверления приводили для дентина зубов мезозойских и кайнозойских акул (Underwood et al., 1999; Underwood, Mitchell, 2004; Hospitaleche et al., 2011), и даже для тканей девонских конодонтов (Königshof, Glaub, 2004). Следы паразитов с последующим восстановлением тканей наблюдали в экзоскелете девонских бесчелюстных, пластинокожих и лопастеперых рыб (Быстров, 1956; Lukševičs et al., 2009).

Собранный материал по палеозойским хрящевым и лучеперым рыбам демонстрирует несколько типов следов микросверления, встреченных в зубах и чешуе. Следы первого типа представляют собой протяженные, неветвящиеся, извилистые, узкие ходы, округлые в сечении (диаметр от 2 до 10 мк), с продольными, параллельными бороздами разной глубины. Они часто выходят на поверхность скелетного элемента. Подобные следы встречены в экзоскелетных элементах карбоновых хрящевый рыб: в зубах симмориид *Danaea* и *Stethacanthulus*, ксенакантиморфа *Bransonella*, фебодонтида *Thrinacodus*, гибодонтоида *Sphenacanthus* и неоселяхия *Cooleyella*, в чешуе ородонтид и неоселяхий; а также в зубах и чешуе элонихтидных лучеперых рыб. В экзоскелетных элементах хрящевых рыб повреждены и дентин, и энамеллоид, а в остатках лучеперых просверлены как дентиновая, так и акродиновая часть зуба, а в чешуе – и костная, и ганоиновая ткани. При этом в поверхностных тканях (энамелоиде и ганоине) ходы расположены чаще.

Следы второго типа встречаются в энамелоиде и ортодентине палеозойских акул в виде коротких овальных полостей, часто расположенных цепочкой друг за другом. Они обнаружены в зубах карбоновых и раннепермских акул: симмориид *Cobelodus* и *Stethacanthulus*, ктенакантида *Glikmanius* и неоселяхия *Cooleyella*; в ктенакантидных и неоселяхивых чешуях.

Третий тип следов обнаружен на поверхности коронок зубов каменноугольных гибодонтоида *Sphenacanthus* и неоселяхия *Cooleyella*, где наблюдаются параллельные тонкие борозды, идущие от края коронки и повреждающие энамеллоид или плотные, поверхностные слои дентина.

Следы четвертого типа найдены на зубной симфизной спирали раннепермского эдестидного хрящевого *Helicoprion*. Они представляют собой округлые ямки, сконцентрированные в плотно расположенные группы. Поврежден энамеллоид только нижней части функциональных зубов спирали, у более молодых зубов во внутренних оборотах такие следы отсутствуют.

В последней сводке по микробиоэрозии (Wisshak, 2012) среди следов различных эндобионтов (цианобактерий, водорослей, губок и грибов) следов сверления первого и чет-

вертого типов не описано. Сверление некоторых цианобактерий или водорослей напоминает следы второго типа (Königshof, Glaub, 2004; Wisshak, 2012). Следы третьего типа, вероятно, появились при соскабливании на скелетных частях после смерти животного. К прижизненным повреждениям можно отнести следы четвертого типа. Вероятнее всего, паразит находился в коже губной части челюсти. Следы сверления первого и второго типов могли быть как посмертными, так и прижизненными. При постоянной смене зубов у акул не было необходимости в восстановлении поврежденной ткани в экзоскелетном элементе – ему на смену появлялся новый здоровый зуб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 14-04-01507А.

ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ ИХТИОФАУНЫ В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ ЮГА УКРАИНЫ

А.Н. Ковальчук

Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины, Киев, biologist@ukr.net

Становление современной фауны пресноводных костистых рыб Европы началось во второй половине палеогена (Kovalchuk, 2013). Этот процесс продолжался в миоцене, сопровождаясь масштабной перестройкой экосистем на фоне значительных климатических изменений. Уже в конце олигоцена представители семейства карповых (Cyprinidae) занимают доминирующее положение в пресноводных сообществах рыб Европы и Азии (Яковлев, 1964). Вместе с карповыми в ископаемом состоянии довольно часто встречаются сомообразные, щукообразные и окунеобразные, при этом видовой состав костистых рыб в позднемиоценовых местонахождениях Палеарктики довольно однообразен (Яковлев, 1962). С раннего миоцена фауна костистых рыб включает современные роды (Сычевская, 1989), а к концу миоцена в палеонтологической летописи появляется ряд современных видов или очень близких к ним форм (Ковальчук, 2012). В связи с этим, исследование неогеновых фаун костистых рыб представляет значительный интерес для их таксономии и систематики, а также является существенным для понимания истории формирования современных сообществ.

Многочисленные позднемиоценовые местонахождения ископаемых позвоночных юга Украины имеют сходный видовой состав. Палеоихтиологические комплексы этого возраста имеют одну общую особенность: в каждом из них карповые рыбы являются фоновой группой, доминируют по количеству остатков и в контексте видового разнообразия (Ковальчук, 2013). В материалах из 24 гетерохронных костеносных горизонтов 20 местонахождений позднего сармата, мэотиса и понта, расположенных на территории южных областей Украины, установлено наличие 32 видов 24 родов (*Leuciscus*, *Squalius*, *Idus*, *Rutilus*, *Scardinius*, *Chondrostoma*, *Alburnus*, *Blicca*, *Abramis*, *Gobio*, *Pelecus*, *Rhodeus*, *Aspius*, *Barbus*, *Cyprinus*, *Carassius*, *Palaeocarassius*, *Tinca*, *Silurus*, *Parasilurus*, *Esox*, *Sander*, *Perca*) костистых рыб, принадлежащих к 5 семействам (Cyprinidae, Cobitidae, Siluridae, Esocidae, Percidae) 4 отрядов (Cypriniformes, Siluriformes, Esociformes, Perciformes).

Фаунистический состав сообществ пресноводных костистых рыб позднего миоцена юга Украины обнаруживает высокую степень сходства с таковыми из других регионов Восточного Паратетиса и может быть охарактеризован как лимнофильная фауна средиземноморского типа (Ковальчук, 2013).

Дальнейшее комплексное изучение ископаемых остатков костистых рыб из позднемиоценовых местонахождений юга Украины позволит решить вопрос о преемственности фаун позднего неогена и антропогена, вскрыть механизмы и пути их распространения в Восточной Европе, а также значительно дополнить существующие представления об экологической обстановке в миоцене.

ТРАНСФОРМАЦИИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ИХТИОФАУН ВОСТОЧНОГО ПРИАЗОВЬЯ И БАССЕЙНА ДОНА

С.В. Куршаков

ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, kurshackov@yandex.ru

В различные годы рядом исследователей проводилось изучение четвертичной ихтиофауны Приазовья и бассейна Дона. В основном это касалось голоценовых отложений. Наибольший вклад в это изучение внес Л.Д. Лебедев (1960). Им были в частности рассмотрены остатки рыб и из более древних отложений – из местонахождений Матанов сад (поздний плиоцен) и аллювиальных хазарских (средний неоплейстоцен) отложений. На данный момент имеется очень мало данных по рыбам из эоплейстоценовых и неоплейстоценовых отложений бассейна Дона и Приазовья.

На основе анализа наземных фаун - моллюсков, рептилий и млекопитающих, было показано, что на рубеже палеоплейстоцена и эоплейстоцена, как и в конце последнего, происходило изменение количества родов, связанное с перестройками климата (Фролов, 2013; Титов, в печати). Вероятнее всего имели место и некоторые изменения в составе пресноводных ихтиофаун юга Русской равнины. Например, М.С. Маркин (2002) определил позвонки *Salmo* sp. из отложений среднего плейстоцена (раннего и среднего неоплейстоцена) Среднего Дона. Данный род отсутствует в коллекциях из голоценовых местонахождений.

Полученные в последнее время (Куршаков, 2013 и др.) результаты изучения костных остатков рыб из эоплейстоценовых (Семибалки 1, Маргаритово 1, Порт-Катон и Маргаритово 2) и неоплейстоценовых (Зеленый, Стефанидар и Таганрог) местонахождений Приазовья позволяют оценить изменения в сообществах ихтиофаун в течение плейстоцена.

Из местонахождения Матанов сад (Нижний Дон, Цимлянское водохранилище) были определены лещ *Abramis brama*, сазан *Cyprinus carpio*, *Rutilus* sp. и щука *Esox lucius* (Лебедев, 1960). Из хазарских слоев (СВ Приазовье, Ливенцовский карьер; начало раннего плейстоцена) выявлены остатки осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, стерляди *Acipenser ruthenus*, леща *Abramis brama*, сазана *Cyprinus carpio*, черного амура *Mylopharyngodon piceus*, вырезуба *Rutilus frisii*, плотвы *R. rutilus*, сома *Silurus glanis*, щуки *Esox lucius*, судака *Sander lucioperca*, окуня *Perca fluviatilis* и чопы *Zingel nogaicus* (Сычевская, 1986). Из хазарских слоев (Нижний и Средний Дон, средний неоплейстоцен) была определена ихтиофауна, схожая с современной фауной рыб (Лебедев, 1960). Помимо уже перечисленных остатков рыб, были встречены: севрюга *Acipenser stellatus*, синец *Abramis ballerus*, густера *Abramis bjoerkna*, линь *Tinca tinca*, чехонь *Pelecus cultratus*, красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, голавль *Squalius cephalus* (Лебедев, 1960). Не было найдено остатков черного амура и чопы.

Ихтиофауна из эоплейстоценовых местонахождений Приазовья представлена 11 видами, относящимися к 5 семействам: *Acipenser* sp., горчак *Rhodeus sericeus*, карась *Carassius carassius*, густера *Abramis bjoerkna*, жерех *Aspius aspius*, плотва *Rutilus rutilus*, *Rutilus* sp., красноперка *Scardinius erythrophthalmus*, линь *Tinca tinca*, сом *Silurus glanis*, щука *Esox lucius*, окунь *Perca fluviatilis* и *Sander* sp. (Куршаков, 2013). В основном, остатки рыб происходят и отложений голубовато-синих глин, в которых встречаются раковины пресноводных и солоноватоводных моллюсков, остатки наземных позвоночных.

Ихтиофауна конца эоплейстоцена (Маргаритово 2) и начала неоплейстоцена (Зеленый, Стефанидар и Таганрог) представлена 8 видами, относящимися к 4 семействам: *Alburnus* sp., сазан *Cyprinus carpio*, чехонь *Pelecus cultratus*, *Rutilus* sp., сом *Silurus glanis*, щука *Esox lucius*, *Perca* sp., судак *Sander lucioperca*. Данные остатки происходят из косослоистых мелкозернистых песков с глинами и гравием, откуда известны находки остатков крупных и мелких млекопитающих тираспольского фаунистического комплекса.

Некоторые различия видового состава рыб из отложений разных стратиграфических уровней Приазовья объясняются тем, что эоплейстоценовые (Семибалки 1, Маргаритова 1,

Порт-Катон) остатки рыб происходят из глин лагунного типа. Неоплейстоценовые (Зеленый, Стефанидар и Таганрог) слои представляют собой преимущественно аллювиальные отложения. Соответственно, это отображается и на составе фауны рыб. Наличие костей линия свидетельствует об озерно-старичном типе водоема, а наличие чехони указывает на проточный водоем. Не исключено, что уменьшение количества видов в неоплейстоцене может быть связано также и с изменениями климата. Но, на данный момент, подтвердить это предположение не представляется возможным.

Согласно данным Е.К. Сычевской (1986), наличие черного амура может быть связано с проникновением в бассейны рассматриваемых районов чуждых видов в начале раннего плейстоцена. Присутствие остатков *Salmo* sp. в бассейне Дона связывается со снижением температуры воды в раннем неоплейстоцене (Маркин, 2002). Других, определенных на данный момент родов и видов рыб в плейстоцене Приазовья и бассейна Дона, не встречающихся в голоценовой ихтиофауне, не выявлено.

В голоценовых местонахождениях присутствуют остатки рыб, являющихся типичными для современной ихтиофауны бассейна Дона. Отличия современной ихтиофауны от голоценовой заключаются только в средних размерах особей и темпах роста, что в большей степени можно связать с антропогенным воздействием.

На основании предварительных данных, полученных при изучении ихтиофаун из четвертичных местонахождений Приазовья можно сделать вывод, что изменение их таксономического состава на протяжении плейстоцена не было значительным. Это свидетельствует о том, что перестройки климата, которые происходили в это время, не были существенными для типичных родов и видов пресноводных рыб.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОМЕХАНИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЖЕВАТЕЛЬНОГО АППАРАТА НОСОРОГОВ *COELODONTA ANTIQUITATIS*
(BLUMENBACH, 1799) И *STEPHANORHINUS KIRCHBERGENSIS* (JÄGER, 1839)

Ю.В. Лобачев¹, А.Ю. Лобачев², Э.М.Е. Биллиа³

¹ЗАО «ИНТЕЛ А/О», Новосибирск, ylobache@ngs.ru

²ООО «Новотелеком», Новосибирск; ³Рим, Италия

При рассмотрении остатков носорога *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839), найденных на территории Евразии (Billia, 2006; 2009; 2011), а также серии новых находок зубов и челюстей *S. kirchbergensis* и *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), сделанных авторами на юге Западной Сибири и предгорий Алтая, особое внимание было уделено тем морфологическим особенностям в строении челюстей и зубов, которые определяют геометрию жевательных движений. Выявленные при этом морфологические различия указывают на то, что в случае *S. kirchbergensis* смещения челюстей при перетирании пищи происходили преимущественно в вертикальном направлении, а в случае *C. antiquitatis* более предпочтительными были боковые смещения в горизонтальной плоскости. Тем самым подтверждается принадлежность данных видов носорогов к разным биоценозам.

Новые находки *S. kirchbergensis* – 5 верхних коренных зубов (M^3 , $2 M^2$, $2 P^4$), 2 верхних молочных зуба (dp^4), левая ветвь нижней челюсти молодой особи (dp_2 - dp_4) и правая ветвь нижней челюсти взрослой особи (P_2 - M_3) были обнаружены на р. Чумыш (Кытмановский р-н, Алтайский край, 53.42° с.ш., 85.72° в.д.), один верхний коренной M^3 – на р. Чик (Коченевский р-н, Новосибирская область, 54.96° с.ш., 82.30° в.д.).

Рассматривались нижние челюсти молодых и взрослых особей ископаемых носорогов, а также отдельные зубы из верхних и нижних челюстей.

Среди основных отличий нижних челюстей молодых особей *S. kirchbergensis* от *C. antiquitatis* следует отметить существенно более длинные зубы и, соответственно, большую длину зубного ряда. В ходе сравнения изменений пропорций зубов dp_1 - dp_4 было от-

мечено, что у *C. antiquitatis* ширина зубов увеличивается быстрее, чем их длина в направлении от dp_1 к dp_4 . В то же время у *S. kirchbergensis* наблюдается обратный процесс – увеличение длины зубов от dp_1 к dp_4 незначительно опережает увеличение их ширины. Разница в пропорциях постоянных зубов взрослых особей этих двух видов носорогов выглядит менее ярко выраженной.

Высота и ширина нижней челюсти *S. kirchbergensis* относительно длины зубного ряда в онтогенезе увеличиваются не так стремительно, как у *C. antiquitatis*. Высота челюсти на уровне M_1 – M_3 у *S. kirchbergensis* практически перестает меняться.

У *S. kirchbergensis* и *C. antiquitatis* наблюдаются разные пропорции симфизной области. Так, отношение расстояния от резцовой границы до альвеолы P_2 к длине нижней ветви у *S. kirchbergensis* существенно меньше, чем у *C. antiquitatis*. В то же время, отношение общей длины симфиза (от резцовой границы до симфизной вырезки) к длине нижней ветви в обоих случаях имеет близкие значения. Это происходит за счет того, что симфизная вырезка *S. kirchbergensis* сдвинута в аборальном направлении: аборальный край у *C. antiquitatis* находится на уровне P_2 , в то время как у *S. kirchbergensis* – на уровне P_3 . Максимальная толщина симфиза у *S. kirchbergensis* (со стороны симфизной вырезки) существенно превосходит максимальные размеры в этом месте у *C. antiquitatis*.

Далее рассмотрим некоторые детали морфологических отличий *S. kirchbergensis* от *C. antiquitatis*, которые могли повлиять на изменения в биомеханических процессах.

У верхних и нижних зубов *C. antiquitatis* трущая поверхность относительно плоская и ровная. Стирание эмали происходило в плоскости, перпендикулярной к сагиттальной плоскости черепа. Таким образом, жевательные движения имели преимущественно горизонтально-латеральное направление. Иная картина наблюдается на трущей поверхности верхних и нижних зубов у *S. kirchbergensis*: вдоль всего верхнего ряда отчетливо виден желобообразный продольный глубокий след. Такой тип стирания трущей поверхности является индикаторной чертой верхних зубов *S. kirchbergensis* в сравнении с верхними зубами *C. antiquitatis*.

У нижних зубов стирание эмали с лабиальной стороны зубного ряда происходило под острым углом к сагиттальной плоскости, что объясняется трением о внутреннюю латеральную сторону «желоба» верхних зубов. Соответственно, это тоже является индикаторной отличительной чертой нижних зубов *S. kirchbergensis*, в сравнении с нижними зубами *C. antiquitatis*. Именно по этой причине, при практически одинаковых абсолютных значениях толщины эмали зубов нижней челюсти у *S. kirchbergensis* и *C. antiquitatis* со стороны трущей поверхности, эмаль у *S. kirchbergensis* с лабиальной стороны выглядит более тонкой. Таким образом, очевидно, что жевательные движения у носорогов *S. kirchbergensis* происходили с существенно меньшей амплитудой в латеральном направлении. Следовательно, при перетирании пищи более характерными были давящие движения с незначительными смещениями в латеральном направлении. При боковых движениях нижние зубы не могли заходить за внешний край верхних зубов, так как этому препятствовал эктолоф, который у *S. kirchbergensis* опускался ниже уровня трущей поверхности. С точки зрения биомеханики такому способу жевательных движений способствовало и строение нижней челюсти носорога *S. kirchbergensis*. Поскольку восходящая ветвь у *S. kirchbergensis* поднималась под более острым углом, сокращалось относительное расстояние между суставным блоком и зубным рядом, что вело к уменьшению величины крутящего момента в горизонтальной плоскости. Более широкая восходящая ветвь, с одной стороны, затрудняла боковые движения, а с другой – обеспечивала большую площадь для крепления массетерных мышц, которые способствовали увеличению вертикальной составляющей результирующей жевательной силы. Признаки такого вида использования жевательного аппарата у *S. kirchbergensis* начинали проявляться с детского возраста, т.е. такой тип износа наблюдается и на молочных зубах детенышей Мерки.

Таким образом, получено еще одно подтверждение того, что *S. kirchbergensis* был более специализированным видом носорогов, более требовательным к выбору рациона питания. Возможно поэтому он был более редким видом в сравнении с *S. antiquitatis*, и, возможно, это является одной из причин, по которой он оказался менее приспособленным к резким климатическим изменениям в позднем плейстоцене.

НОВЫЕ НАХОДКИ ОСТАТКОВ ЛОШАДЕЙ *EQUUS (SUSSEMIONUS) OVODOVI* НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-МИНУСИНСКОЙ ВПАДИНЫ

Д.Г. Маликов

Томский государственный ун-т, Томск, knight_1991@mail.ru

Настоящая работа является предварительным сообщением о находках остатков лошадей морфологически близких к *Equus (Sussemionus) ovodovi* Eisenmann et Vasiliev 2011. Исследованные остатки происходят из местонахождений, расположенных на территории Красноярского водохранилища, и в приустьевой части р. Черный Июс, где ранее этот вид отмечен не был.

E. ovodovi представляют собой стройных, относительно теплолюбивых лошадей, размером немного более крупных, чем кулан *E. hemionus onager* Boddaert, 1785. По данным авторов, описавших эту лошадь (Айзенман, Васильев, 2009), она является обитателем степных, реже лесостепных ландшафтов. На настоящий момент данных об этой лошади не много. Нет точных данных о морфологии животного, за исключением наиболее диагностических элементов скелета. Ареал и возрастной интервал, в котором обитала *E. ovodovi*, изучены недостаточно, так же, как и морфология. Наибольшее количество находок остатков этого вида происходит с территории Алтая. В пещерных местонахождениях остатки *E. ovodovi* могут составлять половину всех остатков представителей рода *Equus* (пещеры Денисова и Страшная). На Алтае эта лошадь просуществовала предположительно до конца плейстоцена (Айзенман, Васильев, 2009).

За пределами Алтае-Саянской горной области находки лошадей единичны, а остатки носят крайне фрагментарный характер. Так, имеется несколько находок морфологически близких остатков с территории Новосибирской области (Тарадановское местонахождение, Красный Яр), возраст этих находок раннекаргинский. Также имеются предварительные данные о находке морфологически схожих лошадей из Предбайкалья: южная часть Братского водохранилища (Клементьев, 2009) и Усть-Одинское местонахождение (Щетников и др., 2012). На территории Красноярского края и Республики Хакасия (за исключением грота Проскуракова, откуда вид был описан) остатки этого вида не известны.

Остатки лошадей были изучены из трех местонахождений позднеплейстоценового возраста на территории Северо-Минусинской котловины: 1) Куртакский археологический район, Куртакский участок (Маликов, Изгагина, 2012); 2) Новоселовское местонахождение (Маликов, 2012; 2013); местонахождение Кожухово I (Маликов, Шпанский, 2013).

Исследованные материалы собраны сотрудниками зоологического музея Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова в 2009 и 2011 гг. (Новоселово) и в 2012 г. (Куртак) при непосредственном участии автора (2011-2013 гг.). Кроме этого, изучены материалы фондов Палеонтологического музея Томского государственного университета, происходящие из местонахождения Кожухово I, а также материалы из частной коллекции одного из жителей г. Абакан, собранные им в 2011-2012 гг. на территории Новоселовского местонахождения.

При определении видовой принадлежности использовались метаподиальные кости лошадей, как диагностические и хорошо сохраняющиеся элементы посткраниального скелета. Изучение костей проводилось по методике, предложенной В. Айзенман (Eisenmann,

1979). Из общего количества изученных остатков (38 экз.) к виду *E. ovodovi* отнесено 11 образцов. В результате измерений получены следующие графики (Рис.).

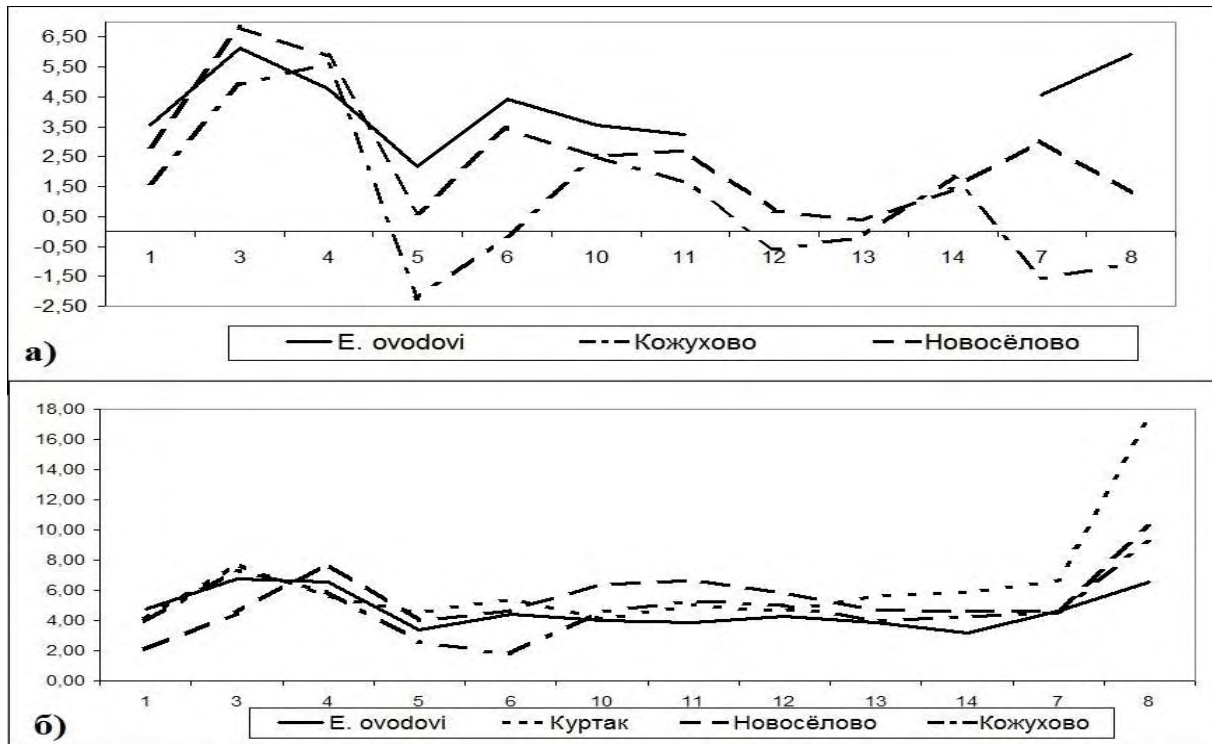


Рис. Пропорции метакарпальных (а) и метатарзальных (б) костей *Equus ovodovi* из местонахождений Северо-Минусинской котловины.

Представленные графики показывают сходство пропорций метаподиальных костей лошадей из разных местонахождений, что позволяет достаточно уверенно отнести их к одному виду – *E. ovodovi*. Одной из характерных особенностей лошади Оводова является тонкий диафиз метаподиальных костей, так называемая «грацильность» (Айзенман, Васильев, 2009), что характерно и для наших образцов.

Особый интерес вызывают пястная и плюсневая кости лошади из местонахождения «Новоселово», хранящиеся в частной коллекции. Они принадлежат одной особи подросткового возраста. На момент смерти животного дистальные эпифизы метаподиальных костей были полностью приросшими к диафизу, но след эпифизарного шва хорошо заметен. Степень «грацильности» этой особи была максимальной. Для м/с III отношение ширины диафиза к ее длине составляло всего 10,4%, а для типовых представителей *E. ovodovi* этот показатель составлял ~13%. Те же показатели для м/т III составляют 8,9% и 10,6% соответственно. Возможно, это связано с индивидуальным возрастом животного, однако даже в этом случае эти показатели значительно ниже, чем для других позднеплейстоценовых лошадей: *E. gallicus* – м/с=16,7%, м/т=13,6%; *E. przewalskii* – м/с=14,6%, м/т=11,6%; *E. hydruntinus* – м/с=13,2%, м/т=10,9%.

Экологические особенности *E. ovodovi* изучены слабо. Авторы вида отмечают, что лошадь Оводова была теплолюбивой формой, обитавшей в условиях степи, и лишь изредка – в лесостепных ландшафтах (Айзенман, Васильев, 2009). Однако строение метаподиальных костей не подтверждает ее высоких скоростных качеств. Суженный дистальный отдел сближает эту лошадь (в экологическом смысле) с видами, населяющими ландшафты с расчлененным рельефом – горным козлом, архаром, снежным бараном. Этот факт, а так же места наиболее массового скопления остатков этого вида (грот Проскурякова и пещера Логово гиены), дают основания рассматривать *E. ovodovi* как вид, обитавший в условиях

расчлененного рельефа, схожего с современными «каменистыми степями» Минусинской котловины (Шпанский, Маликов, в печати).

Приведенные данные позволяют расширить ареал *E. ovodovi* на восток. Вероятно, он протягивался вплоть до территории Предбайкалья, куда эта лошадь могла попасть через Северо-Минусинскую впадину.

ПОЗДНЕЖИВЕТСКАЯ ИХТИОФАУНА БЕЛАРУСИ

Д.П. Плакс

БНТУ, Минск, Беларусь, agnatha@mail.ru

Согласно последней Стратиграфической схеме девонских отложений Беларуси (Обуховская и др., 2010) к верхнему подъярису живетского яруса относятся преимущественно терригенные отложения убортского горизонта ланского надгоризонта, представленные мелкозернистыми, иногда разнотернистыми, часто алевритовыми, кварцевыми и олигомиктовыми песчаниками и песками, а также глинистыми алевролитами с прослоями пестроцветных глин. Породы этого горизонта обычно содержат скелетные элементы позвоночных, углефицированные растительные остатки и миоспоры. Последние встречаются довольно часто и имеют первостепенное значение для определения возраста этих отложений и их корреляции. Остатки позвоночных в породах этого горизонта встречаются несколько реже миоспор, но также имеют большое стратиграфическое значение. Важными в этом отношении группами бесчелюстных и рыб для убортского горизонта являются гетеростраки и плакодермы, в меньшей степени, акантоды. Последние отсюда достаточно неплохо изучены Ю.Ю. Валюквичюсом (Valiukevičius et al., 1995; Valiukevičius, Kruczek, 2000), гетеростраки и плакодермы – Э. Марк-Курик, А.О. Ивановым (Голубцов и др., 1990; Mark-Kurik, 2000) и автором (Плакса, 2006; 2007; 2008; Плакс, 2008). Помимо выше указанных групп ихтиофауны в отложениях этого горизонта встречаются представители саркоптеригий и актиноптеригий. В разное время их изучением занимались В.Н. Каратайте-Талимаа, Э. Марк-Курик (Mark-Kurik, 2000; Геология Беларуси, 2001) и автор (Плакса, 2006; 2007; 2008; Плакс, 2008). Возможно, к хрящевым рыбам этого горизонта относится вид *Nodocosta pauli* Gross, который часто приводится в опубликованных списках ихтиофауны среднего девона (Valiukevičius, Kruczek, 2000; Плакс, 2008). В целом, за последнее время автором дополнен имеющийся ранее список таксонов позвоночных убортского горизонта.

На территории Беларуси позвоночные убортского горизонта представлены достаточно часто встречающимися фрагментами пластинок, изолированными чешуями, тессерами, отдельными дентиновыми бугорками псаммостеидных бесчелюстных *Ganosteus stellatus* Rohon, *Psammolepis* sp., *P. paradoxa* Ag., *Psammosteus* sp., *Psammosteiformes* gen. et sp. indet. и плавниковыми шипами, изолированными чешуями акантод *Devononchus concinnus* (Gross), *D. laevis* (Gross), cf. *Cheiracanthus*, cf. *Diplacanthus*, cf. *Rhadinacanthus*, *Acanthodii* gen. indet. Несколько реже встречаются отдельные фрагменты пластинок экзоскелета плакодерм *Asterolepis* sp., *A. ornata* Eichwald sensu Agassiz, *Plourdosteus* sp., *P. livonicus* (Eastman) и дискретные чешуи, зубы, мелкие обломки костей саркоптеригий *Glyptolepis* sp., *G. baltica* Gross, *Laccognathus* sp., *Onychodus* sp., *Osteolepididae* gen. indet., *Dipnoi* gen. indet., *Sarcopterygii* indet., редкие изолированные чешуи актиноптеригий *Cheirolepis* sp., *Actinopterygii* indet. и единичные плавниковые шипы предположительно хрящевой рыбы *Nodocosta pauli* Gross. Анализ этого комплекса позвоночных позволил установить, что впервые на этом стратиграфическом уровне появляются виды *Psammolepis paradoxa*, *Asterolepis ornata* и *Glyptolepis baltica*. Из транзитных таксонов в комплексе обычно присутствуют *Psammosteus* sp., *Psammosteiformes* gen. et sp. indet., *Devononchus laevis* (Gross), *Acanthodii* gen. indet., *Onychodus* sp., *Glyptolepis* sp., *Osteolepididae* gen. indet., *Dipnoi* gen. indet., *Sarcopterygii* indet. и *Actinopterygii* indet., из которых в свою очередь доминирующе-

ми являются *Psammosteiformes* gen. et sp. indet., *Acanthodii* gen. indet., *Onychodus* sp., *Glyptolepis* sp. и *Osteolepididae* gen. indet. Зональными видами для отложений этого горизонта являются *Psammolepis paradoxa* и *Asterolepis ornata*. Статистическое преобладание в отложениях убортского горизонта вида *Devononchus concinnus* (Gross) зачастую может использоваться для определения возраста этих отложений. Однако нужно отметить, что этот вид характерен также и для отложений желонского горизонта ланского надгоризонта франского яруса верхнего девона, для которого он также является зональным.

В заключение стоит отметить, что отложения убортского горизонта ланского надгоризонта верхнего живета среднего девона на территории Беларуси сравнительно хорошо охарактеризованы ихтиофауной. По гетеростракам они соответствуют зоне *Psammolepis paradoxa*, а по плакодермам – зоне *Asterolepis ornata*, что позволяет коррелировать их (Плакса, 2008; Плакс, 2008) с отложениями гауйского горизонта Главного девонского поля (Девон..., 1981), ястребовской свиты Центрального девонского поля и пашийского горизонта восточных районов Восточно-Европейской платформы (Родионова и др., 1995).

СУБФОССИЛЬНЫЕ ОСТАТКИ *SPERMOPHILUS SUPERCILIOSUS* (RODENTIA, SCIURIDAE) НА КАНЕВЩИНЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДПОСЛЕДНЕГО БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА

Л.В. Попова, Л.В. Горобец

Киевский национальный ун-т, Киев, Украина, popovalv@mail.ru

Специфика биосферного кризиса, по определению, должна состоять не в более или менее интенсивном вымирании видов, а в перестройке биогеоценотического покрова. И чем более быстрой и коренной является эта перестройка, тем более настоятельно требуются для ее объяснения некие дополнительные механизмы, не предусмотренные в рамках синтетической теории эволюции (т. е. на популяционно-видовом уровне). Механизмы, обеспечивающие биотическое событие, должны находиться выше – на уровне биоценозов или биомов. Именно такой точки зрения (заимствованной в значительной мере из работ В.В. Жерихина, Н. К. Верещагина и П.В. Пучкова) придерживаются авторы. Тем не менее, вымирания казались нам обязательной составляющей кризисного сценария, совершенно неизбежной при определенных, хорошо известных условиях (малочисленные популяции и т.д.).

Вымирание тундро-степной фауны в начале голоцена – ближайший к современности пример биотического кризиса в геологическом прошлом. Видимо, именно поэтому (как абберация близости) никого особенно не удивляла некоторая хронологическая неувязка между вымиранием видов тундро-степной фауны и началом голоцена: именно в то время, когда типичные для позднего плейстоцена тундро-степные сообщества распадаются, видовой состав фактически не несет потерь.

Тут необходимо сделать важную поправку: И.Г. Пидопличко в свое время уделил большое внимание этому вопросу. Как бы его порадовали сведения о мамонте с о-ва Врангель! Потому что ему, в попытках обосновать выживание вплоть до исторического времени мамонта, шерстистого носорога, пещерного льва и пещерной гиены, пришлось обращаться к летописным свидетельствам. Причина же этих нетрадиционных для палеозоолога изысканий – неожиданная динамика вымирания видов тундро-степной микротерииофауны в голоцене. Образно выражаясь, виды проявляли склонность вести себя как Несси и снежный человек (выживать в составе малочисленных популяций, невзирая на имбридинг и генетико-автоматические процессы). Причем, именно И.Г. Пидопличко обнаружил зримые свидетельства «смертного приговора», подписанного этими процессами реликтовым популяциям. У голоценовых слепушонок *Ellobius talpinus* частота встречаемости мимомисной складки приближается к 100%, тогда как в популяциях второй половины среднего плейстоцена этот архаический признак составлял не более 50%. И, тем не менее, типичные

представители тундро-степной микротериофауны обнаруживались в голоцене систематически. А вот с крупными млекопитающими в этом смысле у И.Г. Пидопличко возникали проблемы. Но ведь их отличие от мелких млекопитающих – чисто количественное. Если у микротериофауны наблюдаются некоторые любопытные особенности распространения в геологической летописи, то и у крупных млекопитающих должно быть нечто подобное.

Теоретическое значение этих явлений несомненно. Это – вопрос о роли массового вымирания видов в ходе биоценологических кризисов. Насколько тесно связаны оба события (биотический кризис и массовое вымирание)? Является ли хронологический разрыв, наблюдаемый между ними в случае плейстоцен–голоцена, общей чертой таких событий, или он вызван какими то особенностями данной конкретной ситуации? Предложить вариант ответа на эти вопросы позволяют новые находки субфоссильных остатков крупных пустынно-степных сусликов *Spermophilus (Colobotis) superciliosus* (вымерший вид, типичный представитель тундро-степных фаун территории Украины).

В южной стенке Костянецкого карьера (г. Канев, Черкасская обл., Украина) над морскими отложениями бучакского регионаруса нижнего эоцена и кварцевыми песками среднелепистоценового аллювия обнажаются отложения склонового делювия, к которым и приурочены костные остатки. Строение костеносного слоя характерно для древних сусликовин: хорошо аэрируемая и дренируемая супесь, в которой располагались гнездовые камеры, сверху защищена от воды маломощным суглинком. Это благоприятное место заселялось неоднократно: кроме остатков *Colobotis* тут были выявлены и *S. odessanus*, которые обитали под Каневом еще в 70-х годах XX века.

Размерные показатели и морфология черепа крупной формы суслика из Костянецкого карьера (Табл.) убедительно свидетельствуют о принадлежности к подроду *Colobotis* (выпуклый профиль черепа, приподнятые края орбитальных отростков, расширение рострума в его передней трети). По всем показателям эти остатки (череп и нижняя челюсть от двух разных особей) ближе к *S. fulvus*, чем к *S. major*, но, в то же время, *S. fulvus* не только крупнее, но и массивнее. Кроме того, *S. fulvus* никогда не был распространен в Приднепровье, а близкородственный *S. superciliosus* в позднем плейстоцене и даже в голоцене был обычен (Громов и др., 1965). Единственная особенность, по которой остатки из Костянецкого карьера не вписываются в диагноз *S. superciliosus* – заметное развитие гипоконида на Р₄. Но и этот признак находится в пределах изменчивости позднелепистоценовых *S. superciliosus*. Например, у *S. superciliosus* из Новгорода-Северского некоторые экземпляры имеют такой же гипоконид. Таким образом, принадлежность этих остатков к *S. superciliosus* несомненна.

	<i>Colobotis</i>				<i>Citellis</i>
	<i>S. fulvus</i> lim	<i>S. superciliosus</i> lim	<i>S. major</i> lim	<i>S. superciliosus</i> (Костянец)	<i>S. suslicus</i> lim
Альвеолярная длина Р ³ -	12,9-15,1	12,3-13,2	11,7-12,2	12,94	8,25-9,75
Коронарна длина Р ₄ -М ₃	11,7-14,6	11,3-13,1	10,5-12,6	10,96	7,8-8,8

Таблица. Размерные показатели зубов *Spermophilus superciliosus* Костянецкого карьера в сравнении с современными и ископаемыми видами подродов *Colobotis* и *Citellis* (сравнительные данные – по Громову и др., 1965).

S. superciliosus Костянецкого карьера и вымирание тундро-степной фауны. Среди многочисленных примеров сохранения реликтовых популяций тундро-степных видов в голоцене данный случай выглядит наиболее выразительно. *S. superciliosus* был глубоко специализирован к условиям тундростепи. Морфология его зубной системы, а также интерполяция данных по диете родственного и экологически сходного современного *S. fulvus* свидетельствуют о том, что он не мог быть зеленоядным как, например, его прямой замес-

титель на Костянце, *S. odessanus*. В плейстоцене *S. superciliosus* был обитателем сухих, сильно открытых и высоко мозаичных степей (в чем он похож на сенокосца и заметно отличается от современных степных видов лесостепи). Наконец, он просто крупнее, чем большинство известных голоценовых реликтов, что не упрощало задачу выживания маленькой изолированной популяции. Тем не менее, *S. superciliosus* удержался в голоценовых сообществах, и даже, как теперь выяснилось, намного дольше других реликтов – его остатки выглядят совершенно не fossilizованными.

Для всего вышесказанного можно предложить следующую интерпретацию. В условиях деструкционного филоценогенеза вымирания видов могут отставать от трансформации ценозов на срок до 10 тыс. лет (таков наиболее оптимистичный максимум, который допускают костянецкие находки). Генетико-автоматические процессы при этом имеют место, но почему-то не доводят реликтовые популяции до вымирания. Существенное отставание событий на популяционно-видовом уровне от биоценологических трансформаций должно представлять собой отличительную черту деструкционного филоценогенеза; тогда как в ходе трансформационного филоценогенеза такие реликты вытесняются быстрее.

СЕГНОЗАВРЫ – СТОПОХОДЯЩИЕ ДИНОЗАВРЫ

А.Г. Сенников

ПИН РАН, Москва, sennikov@paleo.ru

Диагностическими признаками динозавров считаются пальцехождение и дополнительный метатарсальный отдел в задних конечностях. Обычно полагается, что эти признаки, как и бипедализм, исходны для динозавров и характеризуют их уровень организации, переходный от рептилий к птицам. Однако в результате изучения необычных следов из нижнемеловых отложений Средней Азии получены новые данные, свидетельствующие о существовании в раннем мелу облигатно стопоходящих двуногих динозавров.

В 1963 г. в местонахождении Ширкент-1 (Таджикистан) в отложениях верхнего альба на поверхности пласта глинистого известняка прибрежно-морского генезиса были обнаружены следовые дорожки неизвестного двуногого динозавра. С.А. Захаров (1964) описал найденные следы, выделил новый род и вид *Macropodosaurus gravis*. Описание, сделанное этим автором – яркий пример научного предвидения, так как он предсказал, что следы должны принадлежать неизвестной еще группе теропод и реконструировал их облик и образ жизни. Предположение С.А. Захарова блестяще подтвердилось с открытием новой группы теропод – *Segnosauria*. Среди всех упоминаний *Macropodosaurus* в литературе только Л.А. Несов (1995) предположил, что «данные следы похожи на оставленные сегнозавром» и выделил их носимое семейство *Segnosauripodidae*.

Во время экспедиционных работ в Средней Азии в 1987 г. мне удалось обследовать следы *Macropodosaurus*. Сегнозавровая природа этих следов стала очевидна уже при полевом изучении. В основной следовой дорожке насчитывается 7 следов, во второй только 2 следа. Следы принадлежат двуногим животным; сохранились отпечатки только задних конечностей, отпечатков передних конечностей и хвоста нет. Следовые дорожки узкие, отпечатки стоп ориентированы по направлению движения. Стопа вдавлена в грунт глубоко (на 3-5 см) и достаточно равномерно; передняя ее часть – пальцы и когти – вдавлена лишь не намного сильнее, чем задняя. Такой характер отпечатков говорит о массивности и крайне медленном темпе ходьбы *Macropodosaurus*. Длина шага около 72-75 см, длина двойного шага около 146 см. Длина отпечатков стопы около 50-56 см, максимальная ширина 28-30 см. Длина шага *Macropodosaurus* лишь не намного больше длины его стопы, что также свидетельствует о том, что этот динозавр ходил очень медленно. Кроме того, такое соотношение длины стопы к длине шага может указывать на небольшую длину ног *Macropodosaurus*. На отпечатке стопы хорошо различимы четыре пальца, сближенные и

расходящиеся под небольшими углами. Второй-четвертый пальцы почти одинаковой длины, третий лишь немного длиннее второго и четвертого, а первый – короче и несколько отстоит от остальных. Пальцы заканчиваются длинными, узкими, слабо загнутыми когтями.

Форма следов *Macropodosaurus* (пропорции и размеры стопы, короткий метатарсальный отдел, четыре сближенных, направленных вперед пальца с длинными, узкими и слабо загнутыми когтями) максимально отвечает строению стоп крупных массивных сегнозавров *Erlikosaurus* и *Therizinosaurus*, которые наиболее хорошо вписываются в эти следы (Рис.). Реконструируемый по следовым дорожкам облик *Macropodosaurus* как двуногого, тяжеловесного динозавра с относительно короткими задними ногами ближе всего к пропорциям сегнозавров. Но совершенно необычной особенностью следов *Macropodosaurus* является то, что они, несомненно, принадлежат стопоходящему животному, что было отмечено уже С.А. Захаровым (1964). При внимательном изучении следов *Macropodosaurus* ясно видно, что этот динозавр действительно опирался на всю стопу. Только передняя часть следа представляет собой отпечатки сближенных пальцев, а задняя часть, четко отделенная от основания пальцев – это отпечаток короткого и широкого метатарсального отдела. Бросается в глаза удивительное сходство формы стопы у *Macropodosaurus* и медведя – яркий пример конвергенции в связи с крупными размерами и медленным стопохождением. Из этого следует, что сегнозавры были стопоходящими, причем облигатно стопоходящими.

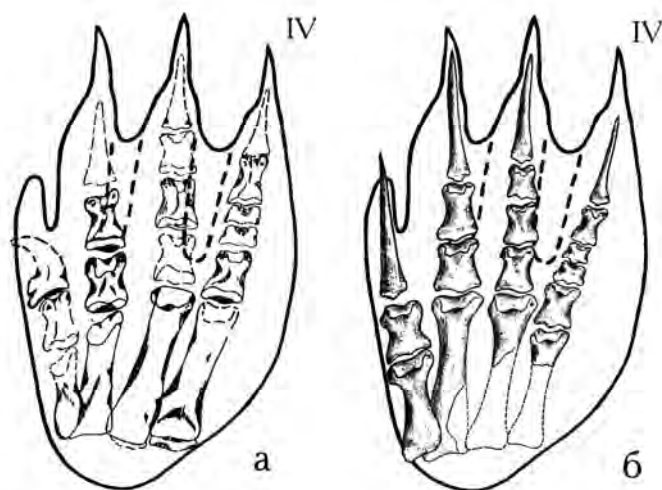


Рис. Реконструкции стоп сегнозавров *Therizinosaurus* (а) и *Erlikosaurus* (б), наложенные на прорисовку следа *Macropodosaurus*. IV – четвертый палец.

Стопохождение для облигатно-бипедальных сегнозавров означает наличие особой стратегии локомоции, отличной от таковой других двуногих динозавров. Исходной тенденцией в развитии динозавров было ускорение, интенсификация локомоции, обеспечиваемая, в том числе, удлинением конечностей с обособлением третьего, метатарсального отдела и развитием пальцехождения. У двуногих динозавров возникала проблема удержания равновесия, балансирования на небольшой площади опоры в процессе локомоции. В связи с этим часть тазобедренной мускулатуры, вероятно, принимала на себя эту функцию, помимо функции поддержания тела над субстратом и пропульсии, как это имеет место у птиц. Центр тяжести тела у двуногих динозавров смещался к точке опоры – к тазовому поясу и задним конечностям. Длинный хвост служил противовесом, уравновешивающим переднюю часть тела с тяжелой головой, и балансиром. У многих групп динозавров, сошедших с пути хищнической специализации и ставших всеядными и растительноядными, при увеличении размеров и веса тела, и при переходе к более медленному режиму

локомоции происходил возврат к опоре на передние конечности и четвероногости (факультативной или облигатной). Сегнозавры, очевидно, встали на путь развития особого типа медленной облигатно-бипедальной локомоции, так как возврат к четвероногости и опора на передние лапы из-за шкивного сустава и огромных когтей на передних конечностях стали для них невозможны. Кроме того, массивная передняя часть туловища сегнозавров с мощными передними лапами и длинной шеей явно не уравновешивалась коротким хвостом, так что положение тела у них должно было быть более вертикальным, чем у других двуногих динозавров. С этими особенностями строения и двуногой локомоцией сегнозавров, вероятно, и был связан возврат к облигатному стопохождению, что увеличивало площадь опоры.

Среди следов динозавров известны отпечатки всей стопы, включая узкий, хорошо обособленный метатарсальный отдел. Но они соответствуют не облигатному стопохождению, как у *Macropodosaurus*, а особым режимам или фазам локомоции пальцеходящих форм. Следы *Macropodosaurus* напоминают только следы массивных стопоходящих прозауропод *Otozoum* с широким и слабо обособленным метатарсальным отделом. Но последние хорошо отличаются по форме стопы, пальцев и когтей, а также по наличию отпечатков передних конечностей (факультативному квадрупедализму).

Сегнозавры, вероятно, единственная группа динозавров, перешедшая к облигатному стопохождению. Но они, очевидно, не были исходно, первично стопоходящими животными. Судя по полной редукции пятого пальца и частичной первого, а также по наибольшей длине третьего пальца (симметричная стопа), их предки проходили стадию пальцеходения, хотя бы факультативного, а затем достаточно быстро вернулись к вторичному стопохождению. Возврат к стопохождению при ряде черт специфической специализации сегнозавров говорит о том, что корни этой группы, близкой к манирапторам, должны уходить к временам появления динозавров, когда синдром динозаврового уровня организации (включая пальцеходение) только что оформился, то есть не позднее триасового периода.

Сегнозавры до сих пор остаются самой загадочной группой среди динозавров. Были ли они растительноядными, всеядными или насекомоядными? Чисто наземными или полуводными? По образу жизни сегнозавров сравнивали с муравьями, ленивцами, халикотеориями, медведями. При современном уровне изученности можно уверенно утверждать лишь то, что их специфическая экологическая ниша была обусловлена крупными размерами, особым типом медленной облигатно-бипедальной локомоции, связанной со стопохождением и невозможностью опоры на передние конечности, и отказом от хищнической специализации.

Работа подготовлена при поддержке грантов РФФИ №№ 13-05-00274-а, 14-04-00185-а и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы», Подпрограмма IV.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ТЮЛЕНЯ В НИЖНЕМИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАЛМЫКИИ

К.К. Тарасенко¹, С.Ю. Енгальчев²

¹ПИН РАН, Москва, tarasenkokk@gmail.com; ²ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург

В октябре 2012 г. при документации и опробовании керн скважин, пробуренных на Багабурульском месторождении, С.Ю. Енгальчевым в рудной части керн скважины № 315 (южная часть Багабурульского месторождения, глубина около 95 м) в прослое костного детрита был найден позвонок морского млекопитающего.

Багабурульское рудное поле – одно из шести рудных полей в пределах Ергенинского рудного района ураново-редкометалльных месторождений, содержащих широкий спектр полезных компонентов: U, P, TR, Sc, Y, Re и других. Рудные залежи локализова-

ны в глинах продуктивной калмыцкой свиты, входящей в состав майкопской серии олигоцен–раннемиоценового возраста. Рудовмещающий горизонт мощностью до 300–400 м сложен в основном неизвестковистыми темными глинами, содержащими прослой костного детрита рыб.

Найденный в керне из скважины № 315 позвонок определен как грудной позвонок ювенильной особи тюленя (об этом свидетельствует то, что эпифизы тела позвонка еще не приросли к телу позвонка). Он предварительно отнесен к настоящим Phocidae. Судить о систематическом положении тюленей по посткраниальному материалу, в том случае если это не плечевые или бедренные кости, довольно сложно (Koretsky, 2001). Однако, первые настоящие тюлени известны уже из лангия (Schneider, Heissig, 2005) на границе среднего и нижнего миоцена. Кроме того, настоящие фоциды известны из нижнего миоцена (Koretsky, 2001), например, *Leptophoca* True, 1906.

В то же время, сопоставление позвонка из керна № 315 (экз. колл. ПИН 5518/1) с известными материалами по тюленям показало относительно большие размеры животного по сравнению с позднемиоценовыми фоцидами и значительно меньшие – по сравнению с протофоцидами. Возможно, остатки тюленей из отложений Багабурульского месторождения – одни из первых, относящихся к семейству Phocidae. Это первая находка тюленей олигоцен-миоценового возраста на территории Калмыкии.

Рудные образования в пределах Ергенинского рудного района представлены залежами костного детрита песчано-алевритовой размерности, заключенного в глинисто-сульфидном материале. В одновозрастных отложениях на Мангышлаке (месторождение Меловое) при отработке горизонтов с костным детритом в них были обнаружены зубы акул, кости птиц, а также полные скелеты китов очень хорошей сохранности, в частности *Patriocetus kazakhstanicus* Dubrovo et Sanders, 2000 (Dubrovo, Sanders, 2000). По современным представлениям формирование горизонтов костного детрита в майкопских отложениях Калмыкии и Мангышлака связано с повторяющейся во времени подводной вулканической деятельностью, приводящей к катастрофической массовой гибели рыб и других обитателей бассейна, в том числе и тюленей. Скопления детрита в виде протяженных горизонтов по периферии палеоподнятий связано с деятельностью течений и перемывом отложений.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 11-06-12030-ОФИ-М-2011, программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»; ОФИ 13-06-12015/13 «Млекопитающие как основа ресурсов палеолитического человека».

БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ВОЗРАСТА АРМАВИРСКОЙ СВИТЫ (ВЕРХНИЙ МИОЦЕН, КРАСНОДАРСКИЙ КРАЙ)

А.С. Тесаков¹, В.В. Титов², Е.В. Сыромятникова³

³ГИН РАН, Москва, tesak@ginras.ru

²ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону; ¹ЗИН РАН, Санкт-Петербург

На правом берегу р. Кубань, напротив г. Армавир, вскрываются континентальные отложения, представленные толщей песков и пестроцветных глин. Эта толща залегает на морских отложениях верхнего сармата. Она была выделена В.П. Колесниковым (1931, 1933) в армавирскую свиту, возраст которой определялся в широких пределах от позднего сармата до понта. В 1956 г., благодаря сообщению армавирского краеведа Б.Л. Выродова, Н.А. Лебедева открыла и изучила местонахождение остатков млекопитающих, приуроченное к данной свите. Это дало возможность более точной датировки вмещающих отложений. На основании немногочисленных находок остатков *Hipparion* sp., *Chilotherium* cf. *schlosseri* и *Tragoceros* (?) sp. возраст данной толщи был определен как поздний сармат–мэотис (Алексеева, 1959). Кроме того, Л.И. Алексеевой отмечалось, что сходство армавир-

ского гиппариона с *H. eldaricum*, возможно, указывает на более древний возраст, чем мэотис. Позднее из данного местонахождения был получен дополнительный материал, который позволил определить еще несколько форм животных: пеликана *Urmiornis maraghanus*, свинью *Microstonyx* sp., жирафу *Samotherium* sp. и антилопу *Oioceros* sp. (Меладзе, 1985). Плохая сохранность костей не позволила дать более точные определения.

Начиная с 2004 г. авторами проводится изучение отложений армавирской свиты (Titov, Tesakov, 2013). В результате раскопок местонахождений Форштадт 1 и 3, приуроченных к единому горизонту пестроцветных глин в верхней части свиты, получены новые материалы по фауне позвоночных. Данные захоронения имеют пролювиальный генезис, в них преобладают фрагменты скелетов крупных травоядных млекопитающих. Был получен дополнительный материал по мелким и крупным млекопитающим: *Amblycoptus oligodon*, *Prolagus* sp., *Spermophilinus* sp., *Alactaga* sp., *Apodemus* sp., *Pseudocricetus* sp., *Stylocricetus maeoticus*, Felidae gen., Nyaenidae gen., *Chilotherium* cf. *schlosseri*, cf. *Cremhipparion* sp., *Hippotherium* sp., *Procapreolus* sp., *Gazella* cf. *pilgrimi*, *Miotragocerus* sp. Герпетофауна местонахождения представлена *Bufo viridis*, *Testudo* s.s., *Anguis* sp., Viperinae gen., Colubrinae gen. В 2013 г. был раскопан первый для территории России неполный скелет носорога хилотерия. Костные остатки в основном деформированы и местами преобразованы карбонатами. Подобная сохранность затрудняет получение хорошо определимого массового материала.

Эволюционный уровень ануросорицидной землеройки *Amblycoptus* близок уровню *A. oligodon*, описанной из среднетуролийских фаун Венгрии (Meszaros, 1998). Хомяки *Pseudocricetus* известны из мэотических и понтических фаун Украины, коррелирующихся со средним–поздним туролием. Хомяки *Stylocricetus* были известны в Восточной Европе лишь из местонахождения Черевичное 3 (ЮВ Украины), которое по возрасту отвечает началу мэотиса и зоне MN12 (Nesin, Nadachowski, 2001). Морфология зубов двух форм гиппарионов, черепа и челюсти хилотерия, размеров антилоп сходны с таковыми у представителей мэотических фаун Северо-Западного Причерноморья. Таким образом, фауна Армавира предварительно имеет возраст средний туролий (зона по млекопитающим MN12) и ранний мэотис (Рис.).

млн лет	геомагнитная полярность	Эпохи	Стадии	ELMA	MN зоны	APTS (2004)	Региоразделы Восточного Паратетиса	Восточноевропейские фаунистические комплексы	Местонахождения	
3	C2A	ПЛИОЦЕН	Пьяченций		MN16	Пьяченций		Урывский		
4			Занклий	русциний	MN15			Молдавский		
5	C3					MN14	Занклий	Киммерий	Кучурганский	Косеякино Нижневодяной
6	C3A	МИОЦЕН	Мессиний	туролий	MN13	Мессиний	Понт	Виноградовский Таврический (Фонтановский)	Солнечнодольск Синявская Раздорская Новочеркасск	
7	C3B					MN12		Мэотис	Черевичанский	Морская 2 Обуховка-Яновка
8	C4					MN11			Белкинский	Форштадт 1, 3
9	C4A			Тортон	валлезий	MN10	Тортон		Бериславский	Ханская Гавердовский Фортеньянка
10	C5					MN9		Сармат (s.l.)	Севастопольский	
11	C5A						Бессарабский	Гритцевский		
12	C5A		Серраваллий	астараций	MN7-8	Серраваллий	Волынский			

Рис. Стратиграфическое положение ряда позднемиоценовых местонахождений наземных позвоночных Северного Кавказа.

Данная ассоциация относится к белкинскому фаунистическому комплексу Северного Причерноморья, который характеризовался расцветом гиппарионовой фауны. В это время происходило сокращение влажных залесенных биотопов и расширение типичных саванных ландшафтов. Продолжали существовать формы, обычные для предыдущего этапа (бериславского териокомплекса) и появлялись новые элементы биоты; эволюционировали как автохтонные, так и аллохтонные представители фаун (Короткевич, 1988).

Таким образом, изучение остатков животных из местонахождений армавирской свиты значительно расширило фаунистический список позвоночных и позволило уточнить возраст верхней части свиты в интервале раннего мэотиса.

Работа проведена при поддержке грантов РФФИ №№ 12-04-01691-а, 12-05-00904-а, 12-05-91372-СТ_а.

ДИНАМИКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНЫХ ЖИВОТНЫХ ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

В.В. Титов¹, А.С. Тесаков², В.С. Байгушева³, Е.В. Сырмятникова⁴

¹ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону, vvtitov@yandex.ru

²ГИН РАН, Москва; ³Азовский музей-заповедник, Азов

⁴ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Плейстоценовый этап развития наземной биоты Голарктики характеризовался достаточно быстрыми сменами и трансформациями биотических сообществ в связи с серией похолоданий. Во внеледниковой зоне юга Русской равнины влияние климатической цикличности проявлялось в меньшей степени, чем на севере. Для сообществ юга Восточной Европы выделяется несколько этапов заметных биоценотических преобразований: на границе плиоцена и плейстоцена, при переходе от палеоплейстоцена к эоплейстоцену, от эоплейстоцена к неоплейстоцену, в начале позднего плейстоцена и в начале голоцена.

Для начала плейстоцена были характерны средневиллафранкские евроазиатские фауны (хапровский териокомплекс). Здесь доминировали формы, приспособленные к обитанию в саванноподобных лесостепных ландшафтах: *Archidiskodon*, *Equus*, *Stephanorhinus*, *Eucladoceros*, *Libralces*, *Gazellospira*, *Paracamelus*. Широко распространены *Homotherium* и *Megantereon*. При переходе от плиоцена к палеоплейстоцену на данной территории исчезли *Parameles*, *Agriotherium* и *Procapreolus*. Появились *Clethrionomys*, крупные *Canis*, *Meles*, *Pachycrocuta*, *Elasmotherium*, *Cervalces* (*Libralces*), *Gazellospira*. В целом, родовой состав сообщества млекопитающих сохранился на 70% в сравнении с поздним плиоценом. Основная трансформация произошла на уровне видов и подвидов в целом ряде филогенетических линий, а также проявилась появлением новых родов (~ 20%).

При переходе к следующей стадии палеоплейстоцена, для которой характерны фауны начала и середины позднего виллафранка (псекупский териокомплекс), значительных изменений на уровне родов в ассоциации млекопитающих не произошло (~80 % сходных родов). Становятся обычными *Ellobius*, *Spermophilus*, *Phanagoroloxodon*, *Pseudodama*. Появляются первые некорнезубые полевки *Prolagurus*, *Lagurodon*, *Allophaiomys*. Основные трансформации у крупных млекопитающих происходят, в основном, на видовом и подвидовом уровнях. Появление некорнезубых полевок полностью меняет родовой состав доминирующих групп мелких млекопитающих.

При переходе от палеоплейстоцена к эоплейстоцену на Северном Кавказе и в Приазовье резко понижается родовое разнообразие черепах: исчезают *Testudo* и *Melanochelys*, остается только *Emys*. Остальные представители герпетофауны не претерпевают изменений на родовом уровне.

Следующий этап развития ассоциаций Восточной Европы представлен эоплейстоценовым таманским фаунистическим комплексом, который имеет около 70% родов, общих

с предыдущими этапами. В это время происходит более заметное изменение родового состава как за счет вымирания (~15%), так и появления новых таксонов (~15%). Обычные для палеоплейстоцена *Pliocrocota*, *Anancus*, *Paracamelus*, *Arvernoceros* и *Palaeotragus* в таманском комплексе становятся крайне редкими или совсем исчезают. Становятся обычными *Eolagurus*, *Stenocranius*, *Panthera*, *Pontoceros*, *Bison*.

Похолодание, произошедшее в конце эоплейстоцена (терминальный поздний виллафранк), а также общая тенденция к аридизации привели к резкому сокращению или вымиранию наиболее теплолюбивых форм животных. В целом, для этого периода характерно преобладание степных ландшафтов над лесостепными. В результате этих изменений раннеплейстоценовая тираспольская териофауна в значительной степени отличается от преимущественно теплолюбивой таманской фауны (~45% новых родов). Исчезают *Lagurodon*, *Archidiskodon*, *Paracamelus*, *Eucladoceros*, *Cervalces* (*Libralces*), *Homotherium*, *Pachycrocota*. *Allophaiomys* и *Prolagurus* трансформируются в филетически приемственные рода. Появляется довольно много новых родов (~30%): *Lagurus*, *Microtus*, *Terricola*, *Mammuthus*, *Palaeoloxodon*, *Camelus*, *Praemegaceros*, *Praedama*, *Alces*. Доживают последние представители *Equus* (*Allohippus*). Значительно преобразуется состав антилоп. В ходе расширения степных ландшафтов этот этап стал переломным в преобразовании фаунистической ассоциации в современный тип. Эта ассоциация считается относительно холодоустойчивой, поскольку состоит преимущественно из потомков тех животных, которые смогли пережить эпохи похолоданий. В теплые периоды происходило увеличение доли пойменных и байрачных широколиственных лесов, сопровождавшееся более широким расселением лесных форм животных.

Несмотря на ряд холодных фаз, имевших место в раннем и среднем неоплейстоцене, состав териофауны сильно не менялся. Состав среднеплейстоценового хазарского фаунистического комплекса на родовом уровне изменился не более чем на 15% по сравнению с тираспольским. Остальные таксономические изменения произошли на видовом/подвидовом уровнях. Обычными стали *Arvicola*, *Camelus*, *Bos*, *Saiga*. В этот период произошли почти все виды современных грызунов.

Максимальное оледенение в конце среднего неоплейстоцена привело к трансформации хазарского териокомплекса в позднеплейстоценовый (мамонтный) и полному исчезновению форм, не адаптированных к обитанию в резко континентальном климате с холодными зимами. Состав родов млекопитающих обновился примерно на 20%. Исчезли *Trogotherium*, на большей части территории перестали обитать *Camelus*. На юг Восточной Европы стали проникать *Coelodonta* и *Rangifer*.

В позднем неоплейстоцене заметных трансформаций биоты на юге Русской равнины не происходило. При переходе от теплолюбивого шкурлатовского териокомплекса, существовавшего в период микулинского межледниковья, к мамонтовому, который населял зону открытых ландшафтов в период валдайского оледенения позднего плейстоцена, состав фауны практически не менялся (~95% общих родов). В отложениях конца позднего неоплейстоцена отсутствуют находки *Mammuthus* и *Coelodonta*. Изменения на видовом уровне были также минимальными.

Следующий период заметного снижения разнообразия произошел уже в начале голоцена, когда число родов изменилось примерно на 25%, в первую очередь за счет их сокращения (17%). В частности, исчезают *Megaloceros* и *Rangifer*. Становятся обычными *Equus* (*Hemionus*).

НОВЫЕ НАХОДКИ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА В БАЙКАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

Н.А. Щепина

ГИН СО РАН, Улан-Удэ, natschepina@rambler.ru

Северная Палеарктика (территория Европы и бывшего СССР) населена представителями 4 семейств хвостатых (15 родов, 38 видов) и 8 семейств бесхвостых амфибий (8 родов, 64 вида).

Согласно молекулярным оценкам (Zhang, Wake, 2009) предполагается, что современные амфибии возникли в начале пермского периода, около 294 млн лет назад. Обособление безногих амфибий произошло несколько раньше, чем хвостатых и бесхвостых. Время дивергенции последних – поздняя пермь (около 264 млн лет назад). (Литвинчук, 2010).

Палеонтологических данных по батрахо- и герпетофауне в Байкальском регионе в настоящий момент очень мало. В регионе известны только остатки монгольской жабы из местонахождений Береговая (поздний плиоцен), Додогол (ранний и средний эоплейстоцен) и Тологой (средний плейстоцен–голоцен) (Ратников, 1997).

В Западном Забайкалье нами были изучены костные остатки земноводных (в основном *Bufo cf. raddei*) из местонахождений позднего плейстоцена: Харьяска – в южном предгорье хребта Цаган-Дабан, Черноярво – в окрестностях с. Черноярво в нижнем течении р. Хилок (южная оконечность Поворотнинско-Ноехонской межгорной впадины) (Хензыхенова и др., 1991), и с песчаных выдувов около с. Поворот в Селенгинском районе. В Северной Монголии, в Булганском аймаке монголо-японской экспедицией на новой палеолитической стоянке Баян-Гол были собраны костные остатки амфибий: бесхвостой амфибии *Anura* gen. indet., жабы *Bufo* sp., монгольской жабы *Bufo cf. raddei*, японской квакши *Hyla cf. japonica* и рептилий – ящерицы *Lacertidae* gen. indet. (Табл.).

Местонахождения	Бесхвостые амфибии (<i>Bufo cf. raddei</i>)	Бесхвостые амфибии (<i>Hyla cf. japonica</i>)	Рептилии <i>Lacertidae</i>
Харьяска II, слой 2	35/3		
Харьяска II, слой 4	34/4		
Черноярво, слой 2	14/2		
Черноярво, слой 3	18/1		
Поворот (Селенгинский район), песчаные выдувы	16/2		
Баян-Гол, Монголия	24/8	1/1	1/1

Таблица. Количество остатков амфибий и рептилий в местонахождениях.
m/n – количество остатков/количество особей.

Результаты исследований показали, что монгольские жабы были широко распространены в прошлом и в настоящее время обитают в бассейне р. Селенга в Забайкалье и Монголии.

ИСТОРИЯ НАУКИ: ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ 2014 ГОДА

200 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ К.Ф. РУЛЬЕ

И.А. Стародубцева

ГГМ им. В.И. Вернадского РАН, Москва, ira@sgm.ru

Карл Францович Рулье (1814-1858), выдающийся естествоиспытатель первой половины XIX в., блестящий популяризатор науки, один из первых исследователей геологии Центральной России, принадлежит к основоположникам отечественной стратиграфии и палеонтологии. В 1833 г. он окончил Московскую медико-хирургическую академию с серебряной медалью, получив звание лекаря. В 1834-1836 гг. служил младшим лекарем в Рижском драгунском полку. В 1836 г. в Московской медико-хирургической академии занял должность репетитора по зоологии при Г.И. Фишере фон Вальдгейме. Через год К.Ф. Рулье защитил диссертацию на степень доктора медицины и был назначен адъюнкт-профессором академии и хранителем музея Естественной истории Императорского Московского университета. В 1840 г. он получил кафедру зоологии, которую занимал до конца жизни, в 1842 г. был избран экстраординарным профессором, а в 1850 г. – ординарным профессором Московского университета.

В начале 1840-х годов К.Ф. Рулье приступил к геологическим исследованиям в ближайших окрестностях Москвы, чему способствовало наличие здесь прекрасно охарактеризованных палеонтологически разрезов каменноугольных и юрских отложений.

В 1845 г. К.Ф. Рулье систематизировал результаты этих исследований в работе «О животных Московской губернии или о главных переменах в животных первозданных, исторических и ныне живущих в Московской губернии замечаемых», написанной на высочайшем для того времени научном уровне. Он не только охарактеризовал горные породы, слагающие Московскую губернию, разделив их на пять формаций: «горный известняк», «юрскую формацию», «третичную», «наносную» и «современную» и привел списки встречающихся в них ископаемых, но и впервые воссоздал историю геологического развития Подмосковья. В этой работе К.Ф. Рулье впервые отметил фаунистические отличия юрских отложений окрестностей Москвы от западноевропейских и пришел к выводу о невозможности сопоставить юрские слои «нашей котловины и прочей Европы» (Рулье, 1845). В этот труд он включил «Геологический разрез почв, обнаженных в окрестностях Москвы», составленный совместно с Г. Фриэрсом.

В 1845 г. К.Ф. Рулье предпринял геологические экскурсии по Московской губернии, результаты которых изложил в шести небольших статьях, опубликованных в том же году на страницах газеты «Московские ведомости».

В 1846 г. у с. Троицкое (в настоящее время территория современной Москвы) был найден практически целый скелет мамонта, раскопки которого под руководством К.Ф. Рулье проводил А.А. Восинский. Эта находка, по мнению К.Ф. Рулье, была очень значимой – впервые мамонт был найден в коренных отложениях, из которых ранее им были указаны остатки растений, рыб и диатомовых водорослей. «Что наш мамонт не занесен в почву, доказывается, кроме совершенно правильного относительного положения костей животного идущего, а также и тем, что кости его нисколько не потерты, не закруглены, и самая почва весьма тонкими слоями лежит совершенно правильно по горизонту, без присутствия малейших следов постороннего образования, словом, в тех условиях, в каких обыкновенно находятся почвы осевшие из тихих пресных вод. И так Московский мамонт найден *в первобытном залегании*, чего доселе, кажется, никто не наблюдал в Европейской России. Самый остов, найденный Адамсом при устье Лены, не описан относительно почв, в которых найден, потому-то весьма желательно определить, был ли когда-нибудь мамонт найден

первобытном залегании вместе с произведениями суши, и достоверны ли эти случаи?» (Рулье, 1846, с. 1051).

К.Ф. Рулье считал отложения, в которых был найден скелет мамонта, третичными. В настоящее время они датируются микулинским межледниковьем.

С 1846 г. Рулье сосредоточил основную деятельность на изучении юрских ископаемых. Часть этой работы он выполнил один (Rouillier, 1846), а часть – совместно с А.А. Восинским (Rouillier, Vosinsky, 1847; 1849) и А.Е. Фаренколем (Rouillier, Fahrenkohl, 1849). Опубликованные статьи включают в себе характеристики юрских разрезов и описания беспозвоночных из известных когда-то юрских обнажений у сел Гальево, Щукино, Мневники, Хорошово, Котельники. В работах К.Ф. Рулье было описано и изображено, по подсчетам С.Н. Никитина (в: Богданов, 1885), 151 ископаемое юрской системы Московской губернии. Большинство выделенных Рулье видов признается современными исследователями (Герасимов, 1969; 1992). В качестве примера можно привести такие формы двустворчатых моллюсков как *Astarte panderi* Rouillier, *Isotrigonia falcki* (Rouillier), *Myophorella jonioi* (Rouillier et Vosinsky), брахиопод *Russirhynchia fischeri* (Rouillier), *Russiella bullata* (Rouillier), иглокожих *Rhabdocidaris spinigera* (Rouillier), *Rhabdocidaris anceps* (Rouillier) и др.

К.Ф. Рулье впервые описал новый род двустворчатых моллюсков *Buchia* и отметил значение этой группы ископаемых для стратиграфии.

В 1848 г. К.Ф. Рулье продолжил геологические исследования в Подмоскowie. Совместно с А.А. Восинским и А.Е. Фаренколем он посетил верховья рек Протва и Москва, а также бассейн Клязьмы от Лосиног завода до Богородска (ныне Ногинск). Результаты исследований были опубликованы в том же году в серии статей в газете «Московские ведомости».

Несомненного внимания заслуживают две научно-популярные работы К.Ф. Рулье: «Рыба-ящерица (ихтиозаур)» (1847) и «Белемниты» (1854). В первой из них, анализируя только зуб и позвонок «рыбы-ящерицы», он показал, как можно восстановить облик древнего животного и среду его обитания, применив сравнительно-исторический метод. Во второй статье он рассмотрел строение белемнита, сравнил его с современными головоногими, и в первую очередь с каракатицей, и сделал выводы об образе жизни белемнитов. В.А. Густомесов, оценивая эту работу Рулье, писал: «Весьма замечательны представления Рулье по биологии белемнитов <...>. Они довольно близки современным» (Михайлов, Густомесов, 1964, с. 96). Выбор тем для научно-популярных статей был не случаен, К.Ф. Рулье в обоих случаях отметил, что остатки и ихтиозавров и белемниты встречаются в юрских отложениях Москвы.

К.Ф. Рулье придавал большое значение популяризации естественных наук, и его научно-популярные статьи, очерки по геологии Московской губернии, его работа «О животных...» были нацелены на привлечение учащейся молодежи к геологии и палеонтологии. Он писал, обращаясь к студентам Московского университета: «Не будьте равнодушны к окружающим вас явлениям, обращайтесь постоянно внимание на все, что происходит в жизни растений и животных. И малейшее, ничтожным кажущееся явление имеет свою важность, свое значение, как часть целого, с которым оно связано самыми родственными необходимыми узлами. Каждое наблюдение значительно, ежели оно истинно, безошибочно. Вносите его в науку, и чем больше будет таких наблюдений, тем более вы ей будете полезны как благородные сыны бескорыстной матери. А наша наука требует много точных наблюдений и много точных наблюдателей» (Рулье, 1845, с. 96).

АЛЕКСЕЙ ПЕТРОВИЧ И МАРИЯ ВАСИЛЬЕВНА ПАВЛОВЫ
(К 160-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

И.А. Стародубцева, З.А. Бессуднова

ГГМ им. В.И. Вернадского РАН, Москва, ira@sgm.ru

В истории отечественной геологии, охватывающей период второй половины XIX–первой трети XX вв., есть примеры совместной работы супружеских пар в области геологии и палеонтологии, но в большинстве случаев роль жены ограничивалась лишь помощью в проведении исследований; таковы М.П. и И.Д. Черские, А.П. и В.П. Амалицкие. Исключением стали А.П. Павлов (1854-1929) и М.В. Павлова (1854-1938) – они оба активно занимались научной деятельностью, при этом каждый из них развивал свое научное направление: Алексей Петрович работал в области палеонтологии и стратиграфии юрских и меловых отложений Европейской России, Мария Васильевна занималась изучением кайнозойских млекопитающих.

А.П. Павлов – выпускник Императорского Московского университета (1878 г.). Его интерес к палеонтологии, в первую очередь к юрским и раннемеловым аммонитам, зародился в студенческие годы. За дипломную работу «О последних исследованиях относительно семейства Аммонитидов» он был удостоен золотой медали. Большинство работ, опубликованных им впоследствии, посвящены палеонтологии и стратиграфии юрских и меловых отложений. Первые геологические исследования, проведенные А.П. Павловым в Поволжье, позволили ему подготовить и защитить магистерскую и докторскую диссертации, а также послужили основой для двух монографий (Павлов, 1883; 1886). В них он сделал ряд важнейших выводов, касающихся стратиграфии юрских отложений Поволжья, в том числе, основываясь на изучении аммонитов, доказал присутствие кимериджа в Восточной России. В 1890-1901 гг. А.П. Павлов опубликовал серию работ, посвященных юрским и меловым отложениям, в которых были рассмотрены вопросы их зонального расчленения, границы юры и мела, разработаны принципы сравнительной стратиграфии, сделаны палеогеографические выводы, выделены новые роды и виды аммонитов и белемнитов.

В 1907 г. А.П. Павлов опубликовал капитальную монографию «Enchaînement des auelles et auellines du crétacé russe», написанную по результатам изучения обширных коллекций бухий (ауцелл) Евразии и Северной Америки. Он детально проанализировал «огромный материал в генетическом, географическом и отчасти фациальном аспектах» и описал более 40 новых форм бухий (Захаров, 1981, с. 215). Эта монография, по мнению В.А. Захарова, стала «выдающимся событием в истории изучения бухий» (там же, с. 8). В 1914 г. была издана работа А.П. Павлова с описанием аммонитов и белемнитов севера Сибири, собранных Русской Полярной экспедицией под руководством Э.В. Толля. В 1925 г. вышла в свет статья А.П. Павлова «Неогеновые и послетретичные отложения Южной и Восточной Европы», которая стала «настойной книгой для не одного поколения малакологов Советского Союза» (Даценко, 2004, с. 148).

М.В. Павлова (урожденная Гортынская) окончила Сорбонну, получив специальность палеозоолога (1884 г.). В Сорбонне, в лаборатории известного палеонтолога А. Годри, она заинтересовалась ископаемыми млекопитающими и всю жизнь посвятила изучению этой группы. Но первая научная публикация М.В. Павловой (1886 г.) касалась раннемеловых аммонитов Поволжья и была написана под влиянием А.П. Павлова. Затем она вернулась к изучению ископаемых млекопитающих, и в 1887 г. увидела свет первая из девяти ее работ, издававшихся по 1906 г. под общим названием «Этюды палеонтологической истории копытных». В 1906 г. вышла из печати ее работа по результатам изучения коллекции ископаемых млекопитающих, собранной участниками Русской Полярной экспедиции. Перу М.В. Павловой принадлежат работы по хоботным, в числе которых и капитальный труд «Les elephants fossiles de la Russie», и статья «О мамонте, найденном близ города Ярославля в 1896 г.». В 1913 и 1915 гг. ею были опубликованы монографии «Mammifères

tertiaires la Nouvelle Russie» («Третичные млекопитающие Новороссии»). Для Ежегодника по минералогии и геологии России она неоднократно составляла обзоры русской литературы по палеонтологии млекопитающих. В 1916 г. М.В. Павловой присвоили звание доктора зоологии Московского университета без защиты диссертации.

И А.П. Павлов и М.В. Павлова много сил отдавали пополнению фондов Геологического кабинета Московского университета. А.П. Павлов начал свою деятельность в университете с должности заведующего Геологическим кабинетом и курировал его почти 50 лет. Переехав в Москву, к работе в кабинете подключилась и М.В. Павлова. Здесь она вела работу не только по комплектованию фондов, но и создала экспозицию по ископаемым млекопитающим, занималась каталогизацией коллекций, итогом которой стал изданный в 1910 г. «Каталог коллекций геологического кабинета Императорского Московского университета. Выпуск первый. Отдел II, млекопитающие».

К началу XX века стараниями А.П. и М.В. Павловых и их учеников Геологический кабинет вырос в крупный Геолого-палеонтологический музей, который стал научным центром, где сформировались представительные коллекции, характеризующие различные стратиграфические подразделения, и обширная библиотека, служившие прекрасной базой для научной работы как для начинающих, так и опытных научных работников.

Преподавание – еще одна сторона многогранной деятельности А.П. и М.В. Павловых. А.П. Павлов 49 лет преподавал в Московском университете, став заслуженным профессором и основателем московской геологической школы (Варсанюфьева, 1947; Стародубцева, 2004). М.В. Павлова начала педагогическую деятельность в 1910 г. в Народном университете им. А.Л. Шанявского, где читала курс лекций по палеонтологии. С 1919 по 1930 гг. она возглавляла кафедру палеонтологии, впервые организованную в Московском университете, и по праву признается создателем московской школы палеонтологов (Наливкин, 1979; Бессуднова, 2004). Среди учеников А.П. и М.В. Павловых палеонтологические исследования проводили Н.С. Молчанова-Смородина, Д.И. Иловайский, А.Д. Архангельский, А.П. Иванов, Н.Н. Боголюбов, М.А. Болховитинова, С.А. Добров, В.В. Меннер и др.

А.П. Павлов и М.В. Павлова были членами многих отечественных и зарубежных обществ, участвовали в работе ряда сессий Международного геологического конгресса. И А.П. Павлов, и М.В. Павлова были членами Организационного комитета по созыву VII сессии МГК, которая состоялась в России в 1897 г.

Научные работы А.П. Павлова и М.В. Павловой получили признание и в России, и за рубежом. Французское геологическое общество наградило А.П. Павлова и М.В. Павлову своей высшей наградой – золотой медалью имени А. Годри (1926 г.). В 1928 г. А.П. Павлову и М.В. Павловой было присвоено звание «Заслуженный деятель науки РСФСР». А.П. Павлов в 1916 г. был избран ординарным академиком Императорской Санкт-Петербургской академии наук по Отделению физико-математических наук (геология). М.В. Павлова была избрана действительным членом Академии наук Украинской ССР в 1921 г., а в 1925 г. – членом-корреспондентом Академии наук СССР по Отделению физико-математических наук по разряду физических наук (геология). 1 февраля 1930 г. АН наук СССР избрала М.В. Павлову своим почетным членом. Она и сегодня остается единственной женщиной среди геологов и палеонтологов, удостоенной этого высокого звания.

К.Г. ВОЙНОВСКИЙ-КРИГЕР – ГЕОЛОГ, ПАЛЕОНТОЛОГ,
ОСНОВОПОЛОЖНИК ВОРКУТИНСКОЙ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ
(К 120-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

С.К. Пухонто

ГГМ им. В.И. Вернадского РАН, Москва, puh@sgm.ru

Имя К.Г. Войновского-Кригера, выдающегося исследователя природных богатств Европейского севера России, стало известно геологическому миру в 30-е годы XX столетия. Он – геолог, палеонтолог, создатель первой научно обоснованной концепции геологического строения и истории развития Печорского угольного бассейна и Полярного Урала. С его именем связаны геологоразведочные работы на Воркутинском месторождении угля, организация геологической службы Воркуты, открытие Воргашорского и Еджид-Кыртинского угольных месторождений, создание Школы воркутинских геологов. Вопросы тектоники и палеонтологии, подсчета запасов и стратиграфии, гидрогеологии и рудоносности решались им с высочайшим уровнем мастерства. Еще учась в Ленинградском горном институте (1923-1927 гг.), Константин Генрихович приобщается к работе в Геологическом комитете (1924-1929 гг.). Под руководством Д.В. Наливкина он проходит практику на Урале (1924 г.). Полевой сезон 1925 г. проводит с А.Н. Криштофовичем на Сахалине; будучи начальником полевой партии, ведет самостоятельные геологические исследования в Забайкалье, под общим руководством М.М. Тетяева (1926-1927 гг.). Тесное общение с такими выдающимися личностями не могло не отразиться на геологической деятельности Войновского-Кригера и становлении его как геолога-исследователя, ученого. В 1928-1929 гг. К.Г. Войновский-Кригер был командирован Геолкомом за границу в музеи Германии, Бельгии и Франции для изучения коллекций ископаемых кораллов, которым он придавал большое значение при стратификации палеозойских отложений.

По приезде из-за границы жизнь Войновского-Кригера резко изменилась. 5 мая 1929 г. он был арестован, осужден Коллегией ОГПУ и направлен в Печорский край. Силами заключенных, в основном, политических, здесь велось строительство Северной топливной базы. Перед заключенными геологами были поставлены задачи: найти нефть, газ, уголь и другие полезные ископаемые на территории Республики Коми.

Здесь, на севере, К.Г. Войновский-Кригер провел 27 лет своей жизни (1929-1956 гг.) и состоялся как ученый, создав свою геологическую школу из репрессированных молодых геологов. С его именем связаны понятия «впервые», «первый», «основоположник», «первооткрыватель», «учитель».

Константин Генрихович Войновский-Кригер родился 2 (15) декабря 1894 г. в г. Вильно (Вильнюс) в семье русских интеллигентов. Это были высокообразованные культурные люди. Женщины семьи окончили гимназии и женские курсы, владели несколькими иностранными языками, читали литературные произведения в подлинниках. Не отставали от них и мужчины. Все вместе они составляли большую дружную семью: Войновские-Кригеры, Тржасковские, Федоровы.

Детство, юность и зрелые годы Константина Генриховича прошли в Санкт-Петербурге и во Владивостоке. В семье часто обсуждались события не только культурной, но и политической жизни, и либеральные взгляды членов семьи отразились на убеждениях Константина. Позднее, в 1918-1921 гг., он принимает самое активное участие в революционном движении на Дальнем Востоке.

Об этом времени К.Г. вспоминает как о самом светлом периоде своей жизни: «Мне выпало на долю большое счастье быть живым свидетелем той великой и героической борьбы, которую вели коммунисты и все трудящиеся за установление Советской власти в Приморье. Я был рядовым участником этих событий, но запечатлелись они в моей памяти, как самая радостная, самая светлая пора моей жизни. Я счастлив, что мне довелось видеть, говорить, работать с такими яркими, цельными людьми, какими были Сергей Лазо, Костя

Суханов, Всеволод Сибирцев и многие десятки других смелых, мужественных, преданных людей, готовых стойко бороться и отдать, если нужно, свою жизнь за советскую власть» (Маркова, Войновская, 2001, с. 26).

В 1921 г. Войновский-Кригер возвращается в Петроград и в 1923 г. поступает в Петроградский (с 1924 г. Ленинградский) Горный институт. С увлечением изучает геологию, стратиграфию и палеонтологию. С весны 1924 г. параллельно с учебой К.Г. начинает серьезно заниматься палеонтологией в Геологическом комитете, став в дальнейшем крупным специалистом по палеозойским кораллам. Свое увлечение палеонтологией он унаследовал от таких замечательных ученых, как академики А.Н. Криштофович и Д.В. Наливкин, профессора Н.Н. Яковлев и М.М. Тетяев. Уже в 1927 г. была напечатана его статья о морфологии тетракораллов (ругозы) в Ежегоднике Русского палеонтологического общества (Войновский-Кригер, 1927), а в 1929 г. – в Известиях Геологического комитета (Войновский-Кригер, 1929).

После ареста в 1929 г. К.Г. был осужден по политической статье 58 п. 4 на 10 лет лишения свободы и этапирован в исправительно-трудовые лагеря (ИТЛ) с правом работать по специальности. 13 февраля 1930 г. он прибыл на север, в Республику Коми, в Ухтинскую экспедицию ОГПУ. Это было глухое таежное место, где р. Чибью впадает в р. Ухта. Право работать по специальности помогло Войновскому-Кригеру преодолеть чувство несправедливости по отношению к себе. Здесь началась новая жизнь Константина Генриховича. По прибытии он был определен в геологический отдел этой экспедиции, возглавлял который Николай Николаевич Тихонович (1872-1952 гг.).

К.Г. Войновский-Кригер уже в 1931 г. открыл на Средней Печоре угольное месторождение Еджид-Кырта и вместе со своим помощником Н.М. Ледневым разработал программу работ по выявлению шахтных полей на этом месторождении. Началось его промышленное освоение, обеспечившее углем Печорский край. Специалистов не хватало. И тут проявились организаторские способности Войновского-Кригера. Он начал обучать геологии молодых заключенных, организовав коллекторские курсы. Позднее, переехав в Воркуту (1936 г.), он создал научную Геологическую школу, из которой вышли такие известные геологи-угольщики, как А.В. Македонов, С.А. Ифанов, Г.М. Ярославцев, И.Н. Сулимов, палеонтологи В.В. Ифанова, В.В. Погоревич, Э.М. Загадская, Т.П. Истомина, Г.И. Дембская, Х.Р. Домбровская и др.

Уже в первый год войны было открыто несколько угольных месторождений на северо-востоке Печорского бассейна, а на Полярном Урале – месторождения баритов, хромитов, молибдена, медистых песчаников и др. Начала развиваться геофизическая служба под руководством В.В. Гречухина.

В 1943 г. К.Г. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук, а в 1955 г. – докторскую диссертацию на тему: «Стратиграфия и тектоника Западного склона Полярного Урала». Созданная им научная геологическая школа воркутинских геологов, занимающихся различными геологическими направлениями (стратиграфией, палеонтологией, литологией, тектоникой, угольной геологией, углепетрографией и т.д.), сделала много ценных открытий. В Научно-исследовательских институтах России сейчас работает уже четвертое поколение ее представителей.

В 1956 г. Войновские переезжают в г. Алма-Ата, где Константин Генрихович до 1979 г. работал профессором Казахского политехнического (ранее – горно-металлургического) института и продолжал изучение палеозойских кораллов, участвуя в различных научных конференциях, публикуясь в толстых специализированных журналах. Им опубликовано около 80 работ и десятки отчетов.

Скончался К.Г. Войновский-Кригер 2 марта 1979 г. Похоронен в Алма-Ате.

ПАМЯТИ ИВАНА ИВАНОВИЧА ТУЧКОВА (1914-1985)

В.А. Захаров¹, Ю.С. Репин², М.И. Тучкова¹

¹ГИН РАН, Москва, ²ВНИГРИ, Санкт-Петербург; *mzarctic@gmail.com*

27 июня 2014 г. исполняется 100 лет со дня рождения Ивана Ивановича Тучкова – крупнейшего геолога и палеонтолога по бореальному мезозою СССР, посвятившего большую часть жизни изучению геологии Северо-Востока Азии. Иван Иванович родился в г. Ростов-на-Дону, но в тот же год семья переехала в Таганрог, в котором прошло его детство и юношеские годы. Светлые воспоминания об этом времени И.И. сохранил на всю жизнь. В 1933 г. И.И. переезжает в Москву и поступает в МГУ на биофак, но уже в следующем году переводится на геолого-географический факультет. По окончании в 1939 г. с красным дипломом университета, И.И. отказывается от приглашения остаться в качестве ассистента при кафедре, принимает решение работать на Северо-Востоке СССР и едет в г. Магадан в Геологоразведочное управление Дальстроя.

В 1940 г. И.И. Тучков приступил к научно-исследовательским и сводным геологическим работам в только что организованной палеонтолого-стратиграфической группе, руководил которой Ю.Н. Попов. В течение длительного времени эта группа палеонтологов и палинологов занималась определением фауны и флоры из осадочных толщ фанерозоя Северо-Востока. Л.Д. Кипарисовой, Ю.Н. Поповым и И.И. Тучковым проводилось монографическое изучение, правда в ограниченном объеме, триасовой и юрской фауны (Николаев, 1972). И.И. Тучков палеонтологически доказывает наличие рэтских отложений на р. Вилига. Таким образом, устанавливается непрерывность в осадконакоплении между триасом и юрой. В бассейнах рр. Лыглыхтах, Сеймчан, Омудевка и по р. Вилига обнаруживаются морские отложения верхней юры и нижнего мела. По материалам этих работ в 1946 г. И.И. успешно защищает во ВСЕГЕИ (г. Ленинград) диссертацию на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук.

В 1948 г. Ю.Н. Поповым, И.И. Тучковым и А.А. Николаевым были подготовлены сводки по стратиграфии докембрия, палеозоя и мезозоя Северо-Востока СССР, оставшиеся неопубликованными. Итоги изучения стратиграфии этого обширного региона, полученные до 1957 г., были подведены на Межведомственном стратиграфическом совещании. С этого времени начался новый этап исследований в стратиграфии Северо-Востока СССР.

Подводя итог этому периоду в жизни И.И. Тучкова, следует напомнить нынешнему поколению об условиях, в которых тогда приходилось работать геологам. Дальстрой был огромной частью Гулага, где люди испытывали все «прелести» существующей тогда системы: здесь оборвались многие жизни, в том числе известных геологов. Основной рабочей силой Дальстроя были зэки. Они же использовались в качестве рабочих в геологической службе, так что у геологов были с ними тесные контакты. Для пополнения рабочей силы в районе г. Совгавань (Ванинский порт, «прославленный» популярной среди молодежи того времени песней «Я помню тот Ванинский порт») была создана многочисленная пересылка, откуда в одностороннем порядке, в основном в Магадан, пересылалась рабочая сила: возврата до конца Отечественной войны не было.

В 1953 г. И.И. возвращается в Москву и в следующем, 1954 г. поступает в докторантуру ГИН АН СССР. Уже через 4 года (1958 г.) он успешно защищает диссертацию на соискание ученой степени доктора геол.-мин. наук. Московский период был одним из самых плодотворных в научной деятельности И.И. Тучкова. Он с увлечением занимается стратиграфическими проблемами и составляет новую стратиграфическую схему триаса и юры не только Северо-Востока СССР, но также мезозойских отложений Нижнего Приамурья, Западного Приохотья и др. Одновременно И.И. принимает участие в русскоязычном издании книги В. Аркелла «Юрские отложения Земного шара», в которой ему принадлежит послесловие к главам, посвященным Северо-Востоку СССР.

К сожалению, этот плодотворный период работы И.И.Тучкова в Москве прервался по причине трудностей, связанных с бытовыми условиями. В 1958 г. И.И. переезжает в г. Якутск, в Геологический институт Якутского филиала СО АН СССР, где руководит лабораторией. Иван Иванович с энтузиазмом переключается на решение стратиграфических задач нового для него Якутского региона. Одновременно он занимается педагогической деятельностью в Якутском Университете и получает звание профессора.

Заведуя лабораторией литологических исследований, Иван Иванович организует исследования сотрудников по фосфоритноносности нижнего течения р. Лена как возможному источнику бедных фосфатных руд. И.И. Тучков большое внимание уделял не только стратиграфии, но и литологии. Литологические исследования, наряду с исследованиями стратиграфическими, были основой его научной деятельности. Им опубликовано несколько десятков работ, касающихся литологии и истории геологического развития Северо-Востока СССР. Проблеме палеогеографии посвящен ряд публикаций И.И., в которых им показаны типы и особенности осадконакопления в различных осадочных бассейнах, рассмотрены взаимосвязи эволюции биоты с историей осадконакопления. В одной из наиболее известных работ «Палеогеография и история развития Якутии в позднем палеозое и мезозое» автор на основании большого фактического материала рассмотрел вопросы распределения осадочных и вулканогенных толщ, темпов осадконакопления в разные интервалы времени, связи очагов вулканизма и центров тектонической активизации, а также особенностей эволюции растительного и животного мира. В этой же монографии были предложены рекомендации для поисков угля, фосфоритов и древних кор выветривания.

Последние два года, проведенные в Якутии, он занимал должность заместителя директора Института мерзлотоведения, откуда был вынужден по семейным обстоятельствам уволиться, чтобы снова, уже в 1968 г., вернуться в Москву. В его жизни наступает тяжелейший период – в Москве он в течение года не может найти работу, перебиваясь случайными кратковременными заработками. Последним пристанищем Ивана Ивановича стал Научно-исследовательский институт экономики нефти и газа (ВНИИОЭНГ), в котором он трудился в должности заведующего отделом. Блестящий ум ученого не позволил ему стать обыкновенным чиновником. Именно в этом учреждении им совместно с Р.Ш. Мингареевым опубликована крупная монография «Эксплуатация месторождений битумов и горючих сланцев», актуальная и в наше время.

Последние два года жизни Иван Иванович занимался редактированием переписки двух великих геологов нашей страны – В.И. Вернадского и А.Е. Ферсмана. Как всегда, работа его захватывала целиком, и он с огромным увлечением посвящал ей все свободное время. К сожалению, он не успел увидеть этот труд изданным – 10 марта 1985 года Ивана Ивановича не стало.

Несомненно, Иван Иванович Тучков был блестящим ученым, вдумчивым и скрупулезным исследователем, но не только эти качества исследователя остались в памяти знавших его людей. Он был очень светлым, обаятельным и добрым человеком. Взлеты и падения сопровождали его постоянно, но он все равно верил в добрые помыслы окружающих его людей. На протяжении всего жизненного пути его сопровождал спорт. Он всегда с удовольствием играл в футбол, теннис, волейбол, баскетбол. В последние годы жизни, когда уже не мог полноценно заниматься спортом, Иван Иванович устраивал длительные пешие прогулки, обдумывая новые направления исследований. Последний сердечный приступ настиг его в одной из таких прогулок. Этот щедрый, улыбчивый, жизнерадостный человек ушел из жизни так же, как ее прожил – в пути.

Подробнее о жизни и творчестве И.И. Тучкова, включая список трудов, можно узнать из очерка, опубликованного в журнале «Стратиграфия. Геологическая корреляция», Т. 13, № 4, 2005. С. 149-151.

ПАМЯТИ МИХАИЛА ИВАНОВИЧА СОКОЛОВА (1892–1984)

Ф.А. Триколиди¹, А.Г. Соколов²

¹ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, mtetradi@mail.ru; ²Москва

Михаил Иванович Соколов – географ, геолог и палеонтолог, родился 11 сентября 1892 г. в Костромской губернии в семье купца Ивана Васильевича Соколова. Мать Людмила Александровна Соколова происходила из простой семьи. Детство мальчика прошло в с. Иконниково. В 1901 г. Михаила отдали в Костромскую мужскую классическую гимназию, по окончании которой он поступил в Императорский Московский университет на отделение естественных наук физико-математического факультета (1912). В те годы в университете преподавали такие известные ученые, как В. И. Вернадский и А. Е. Ферсман.



После революции занятия почти прекратились и одна из последних лекций, прослушанных студентом Соколовым, была прочитана геологом-палеонтологом профессором А.П. Павловым. С августа 1918 по август 1919 г. Михаил Иванович преподавал естественную историю в Костромском коммерческом училище. Осенью 1919 г. его призвали в Красную Армию и откомандировали в военную инженерную дивизию, где он прослужил до мая 1921 г. После демобилизации он был зачислен преподавателем на кафедру палеонтологии недавно созданного Костромского государственного рабоче-крестьянского университета.

В 1922 г. Михаил Иванович отправился в свою первую поездку – Азовско-Черноморскую научно-промысловую экспедицию. Экспедиция базировалась в Керчи, откуда совершались рейды вдоль побережья Черного и Азовского морей на исследовательском судне с целью определения видов и запасов рыбы. С 1923 по 1928 гг. Михаил Иванович работал научным сотрудником геологической лаборатории Костромского научного общества по изучению родного края. Параллельно принимал участие вместе со специалистами Московского университета в изучении морских террас Черного моря, а так же палеогеографии и тектоники края в экспедиции академика А.Д. Архангельского. Одной из итоговых работ группы ученых, куда входил М.И. Соколов стал «Краткий очерк геологического строения и нефтеносных месторождений Керченского полуострова» (1930).

С 1930-х годов в Советском Союзе начинается активное строительство железных дорог. Михаил Иванович был приглашен в Научно-исследовательский институт строительства и транспорта при Народном комиссариате путей сообщения. Он проводил инженерно-геологические изыскания по трассе Краснодар-Туапсе, на Алтае и в Приуралье. В октябре 1940 г. отправился с экспедицией в районы Восточного Казахстана. С началом Великой Отечественной войны Михаила Ивановича направили на строительство стратегически важной железной дороги Киров-Котельник, по которой шли с востока на фронт эшелоны с оружием, продовольствием, перебрасывались знаменитые сибирские дивизии. Там Михаил Иванович трудился всю войну. Был награжден медалью «За трудовую доблесть».

С 1946 г. М.И. начал работать в Центральной аэрогеологической экспедиции, а далее – в созданном на ее базе в 1949 г. Всесоюзном аэрогеологическом тресте (ныне Государственное научно-производственное предприятие «Аэрогеология») (Соколов А.Г. Ученый-бессребреник. Московский журнал, 2011, № 4 (244), С. 16-22).

За долгие годы работы в «Аэрогеологии» М.И. посетил Алтай, Малый Балхан, Мангышлак, Туркмению, низовье Амударьи, Саратовскую область, Эмбенский район. Результатами этих экспедиций явились геологические карты масштабов 1:200 000 и 1:50 000 (преимущественно в Закаспии), и собран богатый палеонтологический материал.

Серьезно палеонтологией и стратиграфией Михаил Иванович занялся достаточно поздно – после 60 лет. С 1958 по 1978 г. им опубликован ряд палеонтологических и стратиграфических работ, имевших большое значение для систематики таких групп, как аммониты и акулы. Им предложено одно из первых зональное расчленение меловых отложений Закаспия на основе аммонитов (Соколов, 1966).

В 1958 г. выходит его статья «О границе между кампанским и маастрихтским ярусами», в которой рассмотрен вопрос об истории выделения и становления этих ярусов. В заключение автор приходит к выводу о том, что наиболее правильной является стратиграфическая схема А.Д. Архангельского, в которой граница между ярусами проводится по подошве зоны *Belemnitella lanceolata*. М.И. Соколов пишет: «... стратиграфическая схема выдержала испытание для огромной территории Евразии от западных границ СССР в Западной Украине, до выходов верхнего мела в Западной Сибири, и от самых северных участков развития отложений верхнего мела на Русской платформе, до предгорий Крыма и Кавказа на юге. С таким же успехом она применяется для Эмбенской области, Южного Приуралья, Мангышлака, Устюрта, Туркменских и Приаральских Каракумов на юго-востоке, где кампан и маастрихт имеют бореальный характер» (Соколов, 1958, с. 173).

В 1962 г. М.И. Соколовым был прочитан доклад в Московском Обществе испытателей природы, опубликованный в 1963 г. как приложение к Бюллетеню МОИП: «Об объеме альбского яруса и зональном сопоставлении альбских отложений Туркмении и Мангышлака с разрезами стратотипов Англии и Франции». Представив в работе подробную историю становления клансея (верхний апт в современном понимании), автор поддерживает отнесение его к апту, а не к альбу. Автор считает, что отложения альба Средней Азии достаточно хорошо сопоставляются с Западной Европой и предлагает проводить границу между средним и верхним альбом по кровле зоны «gossicus», относя последнюю к верхам среднего альба (Соколов, 1963, с. 148-149).

Много работая в Средней Азии, Михаил Иванович стал обращать внимание на присутствие в меловых отложениях зубов акул. Он попросил геологов, работавших в «Аэрогеологии», собирать зубы акул с четкой привязкой к разрезам. В результате была собрана богатая коллекция. В 1960-ые годы им были поставлены тематические работы по поиску зубов акул в одном из районов Закаспия для точного датирования меловых отложений. Это было связано с тем, что кроме зубов акул других органических остатков на этой территории не было найдено.

В 1965 г. в Московском Обществе испытателей природы М.И. прочитал доклад «Эволюция зубов некоторых родов меловых акул и реконструкция их озубления» (Соколов, 1965). Несмотря на достаточно небольшой текст (одна страница), вклад этой работы в изучение акул сложно переоценить. Был проведен систематический анализ зубов акул от альба до маастрихта. Показано, что род *Corax* (*Squalicorax*) появился в позднем альбе и вымер в конце маастрихта. В семействе *Anacoracidae* выделено 3 вида (подвида) рода *Palaeocorax*: *P. falcatus praecursor*, *P. falcatus falcatus*, *P. falcatus heterodon*. Выделено 3 новых рода (*Cretaspis* (*Hispidaspis*), *Macrorrhizodon*, *Cretodus*) и еще 7 видов (*Cretaspis priscus*, *C. horridus*, *Scapanorhynchus praeraphiodon*, *Macrorrhizodon priscus*, *Paraisurus elegans*, *P. compressus*, *Cretodus picteti*). Важным для понимания филогенетических связей является заключение данной работы: «1. Для акул, также как и для других групп позвоночных, характерно увеличение размеров в процессе эволюции. 2. Примитивные представители многих родов отличаются относительной гомодонтностью; в процессе эволюции зубы становятся все более и более гетеродонтными и специализированными; в дальнейшем часто наблюдается вторичное упрощение озубления. 3. Обычно считают, что боковые зубчики у акул представляют собой редуцированные боковые зубы многовершинных зубов ... , но иногда зубчики являются новообразованиями. 4. Для зубов некоторых родов характерна редукция в процессе эволюции боковых зубов. Исчезают они у *Scapanorhynchus*...» (Соколов, 1965, с. 133-134).

В 1966 г. выходят две статьи: «О границе между аптом и альбом» и «Зональное расчленение и фаии альбских и верхнемеловых отложений Закаспия». В первой статье Михаил Иванович приводит подробный анализ всех известных работ исследователей по истории вопроса. «Уже неопределенность положения слоев с *Acanthoplites aschiltaensis* и *A. uhligi*, которые В.П. Рентгартен, Н.П. Лупов и др. относят к апту, а Друщиц к альбу, показывает, насколько эта граница искусственна» – пишет М.И. Соколов. В заключении статьи он приводит схему расчленения апта, в которой помещает клансей в апт, считая фауну клансея очень близкой к гаргасской. «Если относить зону «*furcata*» к нижнему апту, как это приняли вслед за В.П. Рентгартеном русские геологи (что не лишено оснований), то получится стройная последовательность смены аммонитовой фауны: в нижнем апте господствует сем. *Deshayesitidae*, в верхнем – сем. *Parahoplitidae*; при этом для гаргазия характерно подсем. *Parahoplitinae* и род *Colombiceras* из подсем. *Acanthoplitinae*, для клансея – подсем. *Acanthoplitinae*» (Соколов, 1966, с. 404-405).

Во второй статье М.И. Соколов очень кратко излагает результаты своих полевых исследований, проводившихся с 1951 по 1958 г. Михаил Иванович пишет: «Мангышлак в мезозое входил в систему поднятий Западных Каракумов с западно-северо-западным простиранием; связь его с поднятием низовьев Аму-Дарьи – явление молодое; перестройка происходила в конце палеогена или начале неогена» (Соколов, 1966, с. 56).

В 1967 г. выходит статья, в которой Михаил Иванович выделяет новый род аммонитов *Karamaiceras* (*Placenticeratidae*). Название рода происходит от впадины Карамая на востоке Мангышлака. Данный род аммонитов признается всеми отечественными и зарубежными специалистами, так как распространен в верхнеальбских отложениях многих регионов Европы и Азии.

В 1978 г. выходит монография Михаила Ивановича «Зубы акул как руководящие ископаемые при зональном расчленении меловых отложений Туранской плиты». Эта монография является обобщением всех более ранних исследований. Приведены описания 21 вида зубов акул семейств *Anacoracidae*, *Odontaspididae*, *Scapanorhynchidae* (*Mitsukurinidae*), *Lamnidae* (*Cretodontidae*), в том числе 12 новых видов и 3 новых рода (*Hispidaspis*, *Megarhizodon* (*Macrorhizodon*), *Semiplicatodus* (*Cretodus*)). В монографии проведено подробное состояние изученности зубов меловых акул. Описана методика сбора зубов акул и условия их залегания. Автором впервые составлены схемы подробного распределения видов различных родов и видов для альба и всего верхнего мела. На этих схемах фактически показаны ряды морфологических изменений видов во времени, которые могут быть положены в основу создания зональных шкал по зубам акул. Важными в работе М. И. являются реконструкции озублений, которые позволяют глубже понять пределы морфологических изменений зубов различных видов.

Михаил Иванович до конца своих дней работал в тресте «Аэрогеология». По словам коллег это был человек высокой культуры. Он увлекался историей, архитектурой и искусством. Он даже «заразил» коллег по отделу увлечением собирать наборы открыток, посвященных различным художникам. Отпуск Михаил Иванович проводил не на море, как это было принято в то время, а в северных районах Советского Союза. Он говорил: «Хочу посмотреть, что же осталось от русской старины». С фотоаппаратом он колесил по городам и селениям, фотографируя старинные здания. Последний раз Михаил Иванович съездил в поле в возрасте 80-ти лет. Он скончался в квартире своих друзей по работе в ночь со 2-го на 3-е января 1984 г.

Часть коллекции аммонитов Михаил Иванович передал И.А. Михайловой. Коллекция хранится в Музее землеведения МГУ и в учебной коллекции кафедры палеонтологии МГУ. От коллекции зубов акул уцелела преимущественно палеогеновая часть, которая передана его коллегой по работе Лидией Николаевной Масленниковой в Геологический музей имени Ф.Н. Чернышева (ВСЕГЕИ).

ПАМЯТИ ЗОИ ИЛЬНИЧНЫ ГЛЕЗЕР (1929-2006)

Е.Л. Грундан

ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, Ekaterina_Grundan@vsegei.ru



В этом году исполняется 85 лет со дня рождения Зои Ильиничны Глезер (25.12.1929–12.10.2006) – ведущего специалиста по диатомовым водорослям и силикофлагеллатам (кремневым жгутиковым водорослям), биостратиграфии морских кремнистых отложений палеогена России и сопредельных стран.

Зоя Ильинична родилась в Средней Азии, куда ее родители – врачи получили распределение после окончания мединститута в Ленинграде. Позже вся семья переехала обратно в Ленинград. Школьные годы Зои Ильиничны пришлось на тяжелое время Великой Отечественной войны и блокады Ленинграда. Награждена знаком «Житель блокадного Ленинграда».

Окончив школу, она поступила в Ленинградский университет на биолого-почвенный факультет. После окончания университета (1953 г.) некоторое время работала в Северо-западном геологическом управлении. В декабре 1955 г. была приглашена во Всесоюзный (Всероссийский) научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ) и в течение 50 последующих лет работала в отделе стратиграфии и палеонтологии в должности младшего, с 1972 г. – старшего, а с 1989 г. – ведущего научного сотрудника. В 1961 г. получила ученую степень кандидата биологических наук, в 1980 г. – доктора геолого-минералогических наук.

Зоя Ильинична внесла большой вклад в изучение диатомовых водорослей и силикофлагеллат. Она монографически описала силикофлагеллаты позднего мела–кайнозоя, предложила классификацию центральных ископаемых диатомей с учетом новейших данных по ультраструктуре панциря, разработала некоторые теоретические и методические вопросы альгологии и биостратиграфии. Предложенные ею зональные шкалы морского палеогена по диатомеям и силикофлагеллатам для платформенных областей России и сопредельных стран были использованы в Региональных стратиграфических схемах палеогена Поволжья, Западно-Сибирской низменности, Украины, Казахстана. Результаты ее исследований нашли отражение в более чем 150 публикациях. Зоя Ильинична являлась соавтором ряда крупных монографий, некоторые ее работы были переизданы за рубежом. Среди ее публикаций – монография «Кремневые жгутиковые водоросли СССР» (Л., Наука, 1966), переведенная на английский язык (Washington, 1970), и коллективные монографии – «Основы палеонтологии» (1963, т. 14), «Диатомовые водоросли СССР, современные и ископаемые» (1974, т. 1; 1988, т. 2, вып. 1; 1992, т. 2, вып. 2), «Палеогеновая система» (1975), «Неогеновая система» (1986), «Зональная стратиграфия фанерозоя СССР» (1991), «Зональная стратиграфия фанерозоя России» (2006). Она являлась научным редактором ряда специальных сборников, атласов, монографий по диатомовым водорослям. В ее честь названо ряд таксонов диатомей и силикофлагеллат. Зоя Ильинична всегда пользовалась авторитетом среди своих коллег, к ней обращались за консультациями, присылали работы на рецензии, она выступала оппонентом на защите кандидатских диссертаций. Под ее руководством выросло несколько поколений учеников, многие из которых успешно продолжают заниматься изучением диатомовых водорослей разных регионов России и сопредельных стран. Зоя Ильинична являлась членом комиссии МСК по палеогеновой системе, членом СибРМСК и РМСК по центру и югу Русской платформы, председателем подкомиссии по диатомеям и силикофлагеллатам при Научном совете ПИН РАН по проблеме «Пути и закономерности развития животных и растительных организмов», членом совета Палеонтологического общества при РАН, а также членом Диссертационного совета ВСЕГЕИ. За

научные достижения она была избрана действительным членом Нью-Йоркской академии наук (1996, 1998). Большой вклад Зои Ильиничны Глезер в науку и практику оценен Министерством природных ресурсов РФ памятным знаком «300 лет Горно–геологической службы России».

Зоя Ильинична запомнилась как интеллигентный, мягкий, отзывчивый, тактичный и жизнерадостный человек. Она всегда находила время для своих учеников и коллег и не оставляла без внимания ни единой просьбы. До самых последних дней своей жизни Зоя Ильинична занималась любимым делом и строила планы на будущее.

ОТЧЕТ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА 2013 ГОД

На 1 января 2014 г. Общество объединяет 685 человек, в том числе почетных членов – 49, иностранных членов – 4.

В состав Общества входит 18 отделений: Владивостокское (33 члена, председатель В.С. Маркевич), Волгоградское (8 членов, Е.Н. Здобнова), Восточно-Сибирское (24 члена, Л.И. Ветлужских), Екатеринбургское (20 членов, Н.Я. Анцыгин), Казанское (10 членов, В.В. Силантьев), Магаданское (10 членов, А.С. Бяков), Московское (134 члена, А.Н. Соловьев), Новокузнецкое (13 членов, Г.Н. Багмет), Новосибирское (73 члена, А.В. Каньгин), Пермское (22 члена, Г.Ю. Пономарева), Саратовское (27 членов, Е.М. Первушов), Сыктывкарское (12 членов, В.Ю. Лукин), Томское (16 членов, С.А. Родыгин), Ульяновское (11 членов, В.М. Ефимов), Уфимское (9 членов, Н.Н. Кочетова), Ухтинское (12 членов, Л.Л. Шамсутдинова), Читинское (8 членов, С.М. Сеница), Якутское (10 членов, Н.П. Колосов).

На 1 января 2014 г. отчеты о своей работе прислали 13 отделений.

Деятельностью Общества в 2013 г. руководил Центральный совет в составе: президенты – Б.С. Соколов (до сентября 2013 г.), А.Ю. Розанов (с октября 2013 г.), вице-президенты – А.И. Жамойда, С.В. Рожнов и А.Ю. Розанов (до октября 2013 г.), ученые секретари – А.А. Суяркова и Е.А. Жегалло. В состав Совета входят также 24 человека и председатели отделений Общества.

В связи с кончиной Б.С. Соколова (02.09.2013 г.) на чрезвычайном заседании Центрального совета был избран новый президент Общества – академик А.Ю. Розанов (протокол № 3 от 25.09.2013).

Ревизионная комиссия работала в составе: Г.Н. Киселев (председатель), В.Я. Вукс и К.В. Борисенков.

В Обществе два штатных сотрудника (оба на ½ ставки) – ученый секретарь А.А. Суяркова и старший бухгалтер Л.П. Михайлова.

Работа в Обществе велась по типовому ежегодному плану:

- 1 – проведение годичных сессий;
- 2 – подготовка и издание Материалов сессий;
- 3 – постановка на заседаниях Общества в Санкт-Петербурге и его отделениях докладов и сообщений по основным проблемам палеонтологии и смежным наукам;
- 4 – участие членов Общества в работе симпозиумов, конференций, совещаний и семинаров;
- 5 – внедрение достижений палеонтологии в геологическую практику;
- 6 – популяризация достижений палеонтологии.

Выполнение плана.

1. LIX годичная сессия Палеонтологического общества на тему «Систематика организмов. Ее значение для биостратиграфии и палеобиогеографии» прошла в Санкт-Петербурге 1-5 апреля 2013 г. В работе сессии, проходившей во ВСЕГЕИ, приняли участие около 120 специалистов из 28 учреждений 16 городов России, Узбекистана, в том числе представители научно-исследовательских и производственных организаций Министерства природных ресурсов и экологии РФ, Федерального агентства по недропользованию, геологических, палеонтологических и биологических институтов РАН, геологических и биологических факультетов высших учебных заведений, а также региональных научных центров и краеведческих музеев.

На сессии обсуждались вопросы, определяющие происхождение нового в систематике древних организмов, в том числе малоизученных групп. Было уделено большое внимание проблемам узкого и широкого понимания таксонов, объемов таксонов различного ранга, ревизии таксономических групп (фораминиферы, радиолярии, конодонты, тентакулиты, брахиоподы, кораллы, морские ежи, головоногие и двустворчатые моллюски, члени-

стоногие, позвоночные, водоросли, листовая флора, организмы докембрия); рассматривались проблемные аспекты классификации и систематики вендских организмов, а также вопросы, связанные с учетом латерального распространения видов и родов при выделении палеобиогеографических районов, провинций и областей. Особое внимание было уделено новым методам исследований в палеонтологии (молекулярно-филогенетическое изучение брахиопод, фораминифер, филломорфогенез видов табулят и др.).

Всего на сессии было принято и опубликовано 79 докладов, заслушано и обсуждено 56 докладов, из них устных – 46, стендовых – 10.

Во время сессии состоялось Общее собрание членов Палеонтологического общества, были заслушаны и утверждены отчеты о научной и финансовой деятельности Общества. В действительные члены были приняты 11 человек, в почетные члены избрано 3 человека. Утверждена резолюция LIX сессии.

В течение 2013 г. велась подготовка к проведению в Санкт-Петербурге в апреле 2014 г. LX годичной сессии Палеонтологического общества на тему «Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи», посвященной 100-летию академика Б.С. Соколова

2. Сборник Материалов LIX сессии опубликован в 1-ом квартале 2013 г.

3. В течение 2013 г. в Санкт-Петербурге было проведено 3 заседания Центрального совета Общества; в отделениях проводились заседания, на которых заслушивались доклады и сообщения по основным проблемам палеонтологии и стратиграфии.

4. Члены Палеонтологического общества являлись организаторами и участниками конференций, симпозиумов, семинаров и совещаний, среди которых:

– Всероссийское совещание «Общая стратиграфическая шкала России: состояние и проблемы обустройства», Москва, ГИН РАН, 23-25 мая 2013 г.;

– ПАЛЕОСТРАТ-2013. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества, Москва, ПИН РАН, 28-30 января 2013 г.;

– 5-ое Всероссийское совещание «Юрская система России: Проблемы стратиграфии и палеогеографии», Тюмень, ТНГУ, 23-27 сентября 2013 г.

– 10-ая Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы», Москва, 7-9 октября 2013 г.

– 1-ый Международный стратиграфический конгресс (STRATI-2013), Лиссабон, Португалия, 1-7 июля 2013 г.

– 9-ый Международный симпозиум по меловой системе, Анкара, Турция, 1-5 сентября 2013 г. и другие.

5. Внедрению достижений палеонтологии в геологическую практику способствует публикация членами Общества многочисленных научных статей и монографий. В 2013 г. опубликовано более 650 статей (включая тезисы докладов) в отечественных и зарубежных рецензируемых журналах, сборниках трудов и материалах конференций, выпущено более 15 монографий, подготовлено 8 учебно-методических пособий. Членами Общества оказывается методическая помощь производственным геологическим и геологоразведочным организациям, такая как определение коллекций фауны и флоры, составление палеонтолого-стратиграфических заключений по определению возраста отложений, редакция рабочих легенд к геологическим картам, консультации по актуализации Общей и Международной стратиграфических шкал и т.п.

6. Членами Общества ведется активная деятельность, направленная на популяризацию достижений палеонтологии. В присланных отделениями отчетах сообщается о многочисленных лекциях, сообщениях, докладах, прочитанных членами Общества в ВУЗах и школах, о публикациях научно-популярных статей в газетах и журналах, о выступлениях по радио и телевидению. Многие члены Общества являются преподавателями геологических факультетов и кафедр высших учебных заведений, читают специализированные кур-

сы по палеонтологии и стратиграфии, занимаются со студентами. В ряде региональных отделений (Московское, Саратовское, Томское, Пермское) ведется активная работа со школьниками: организация и ведение работы школьных палеонтологического кружков и клубов «Юный геолог», подготовка по палеонтологии к олимпиадам, конкурсам, конференциям разного ранга, организация и проведение олимпиад по геологии, слетов юных геологов и т.п.

Большая роль в популяризации палеонтологии принадлежит музеям – геологическим, палеонтологическим и краеведческим. В 2013 г. во многих отделениях Общества для музеев составлены или обновлены палеонтологические коллекции, открыты новые палеонтологические экспозиции, проведены многочисленные экскурсии. Наиболее активная музейная и выставочная деятельность ведется в Московском, Томском, Сыктывкарском, Пермском и Новокузнецком отделениях.

На официальном сайте Общества (www.paleontologi.ru) регулярно выкладывается актуальная информация о его работе, в том числе публикуются отчеты региональных отделений.

Библиотека Палеонтологического общества насчитывает 7007 книжных единиц. В 2013 году в фонд библиотеки поступило 11 единиц.

А.А. Суяркова

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Каныгин А.В.</i> Эпоха Соколова (к 100-летию со дня рождения академика Б.С. Соколова).....	3
<i>Жамойда А.И.</i> Образование Русского Палеонтологического общества – первый год деятельности.....	11
<i>Жамойда А.И.</i> Русское–Всероссийское–Всесоюзное Палеонтологическое общество: 40 лет целеустремленной деятельности.....	16
<i>Агарков Ю.В.</i> Этапы асинхронного и синхронного развития кремневого фито- и зоопланктона в позднем мезозое и кайнозое.....	23
<i>Анфимов А.Л.</i> Направления эволюции и этапность развития позднедевонских известковых водорослей Урала.....	24
<i>Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В.</i> Разнообразие берриасских аммонитов, двустворок, фораминифер, остракод и диноцист Горного Крыма.....	27
<i>Астафьева М.М.</i> Ископаемые оболочки древнейших (архейских и раннепротерозойских) микроорганизмов Земли.....	30
<i>Афанасьева М.С., Амон Э.О.</i> Диверсификация дискоидальных и эллипсоидальных форм радиолярий как отражение палеобатиметрических особенностей морских бассейнов девона.....	32
<i>Афанасьева М.С., Амон Э.О.</i> Диверсификация Albaillellidae (радиолярии) в пермское время.....	34
<i>Бараиш М.С.</i> Последовательность причин массовых вымираний биоты в фанерозое.....	36
<i>Безносков П.А., Маничурова В.Н., Лукиевич Э.В.</i> Ихтиофауна и миоспоры покаямской свиты (верхний девон, фамен) Северного Тимана.....	38
<i>Безноскова Т.М., Цыганко В.С., Соколова Л.В., Матвеев В.А.</i> Основные этапы развития биоты в позднем ордовике и раннем силуре Тимано-Североуральского региона.....	40
<i>Бондарь О.В.</i> Меотическо-понтический этап развития остракод Южной Украины... ..	41
<i>Бухман Н.С., Бухман Л.М.</i> О гинкгоподобных листьях из Нового Кувака (верхняя пермь, Западная Субангариды)	43
<i>Бяков А.С.</i> Этапность развития двустворчатых моллюсков и биосферные события перми Северо-Востока Азии.....	45
<i>Вискова Л.А.</i> Особенности диверсификации юрских мшанок Восточно-Европейской платформы.....	47
<i>Вишневская В.С.</i> Радиолярии из волжских отложений России.....	49
<i>Гибшман Н.Б., Алексеев А.С.</i> Диверсификация фораминифер отряда Endothyrida и экологические события в Подмосковном морском бассейне в поздневизейско-серпуховское время (ранний карбон)	50
<i>Гладенков А.Ю.</i> Диверсификация морской диатомовой флоры в детализации зональной шкалы неогена Северной Пацифики.....	53
<i>Гладенков Ю.Б.</i> Особенности развития северотихоокеанской экосистемы в кайнозое (этапы и тренды развития, диверсификация биот)	55
<i>Горева Н.В., Алексеев А.С.</i> Развитие платформенных конодонтов в позднекаменноугольном московском бассейне и проблемы ярусных границ.....	56
<i>Гуляев Д.Б.</i> Особенности эволюции аммонитов бореального семейства Cardioceratidae в средней юре Северного полушария.....	58

<i>Дронов А.В., Кушлина В.Б.</i> Первая находка следов <i>Cruziana</i> и <i>Rusophycus</i> в ордовике Прианабарья и ее палеогеографическое значение.....	60
<i>Журавлев А.В.</i> Динамика разнообразия и темпы эволюции конодонтов в среднем и позднем палеозое.....	61
<i>Зверева А.В., Силантьев В.В.</i> О древнейших неморских двустворчатых моллюсках из нижнедевонских отложений Горного Алтая.....	63
<i>Иванина А.В., Гоник Е.И.</i> О границе серпуховского и башкирского ярусов в Львовско-Волынском угольном бассейне по палинологическим данным.....	64
<i>Иванцов А.Ю., Закревская М.А.</i> <i>Vendia sokolovi</i> и расцвет проартикулят на микробных полях позднего докембрия.....	66
<i>Йоахимски М.М., Григорян А.Г., Алексеев А.С., Гатовский Ю.А.</i> Пермотриасовый биотический кризис: комплексное исследование разрезов Армении и его значение для реконструкции глобальных событий.....	68
<i>Каныгин А.В.</i> Принцип дополнительности в стратиграфии: соотношение историко-геологических и хронометрических критериев градуировки стратиграфических шкал.....	70
<i>Кезина Т.В.</i> Климатический оптимум эоцена и его отражение в палинокомплексах кайнозоя Верхнего Приамурья.....	71
<i>Киселев Г.Н.</i> Соотношение изменений таксономического разнообразия в отряде Actinocerida с темпами преобразований сифонального комплекса.....	73
<i>Константинов А.Г.</i> Этапность развития среднетриасовых аммоноидей Северо-Востока Азии.....	74
<i>Конаевич Л.Ф.</i> Этапы развития планктонных фораминифер в меловом периоде..	76
<i>Коровников И.В.</i> Этапность развития эодисцидных трилобитов в раннем и среднем кембрии (Сибирская платформа)	78
<i>Косенко И.Н.</i> К вопросу о филогении устриц (<i>Bivalvia</i> , <i>Ostreoidea</i>).....	80
<i>Коссовая О.Л., Вайер Д.</i> Терминальная диверсификация и биогеография кунгурских–позднепермских кораллов Бореальной области.....	82
<i>Котляр Г.В.</i> Эволюция и сравнительный анализ пермских брахиоподовых сообществ Западно- и Восточнобореальной областей.....	84
<i>Кулагина Е.И., Фазлиахметова Н.В.</i> Таксономическое разнообразие фораминифер на рубеже девона и карбона.....	87
<i>Лукин В.Ю.</i> Систематическое положение вида « <i>Syringoporinus</i> » <i>aseptata</i> (кораллы) из силурийских отложений поднятия Чернова (Большеземельская тундра).....	89
<i>Манцурова В.Н.</i> Миоспоры и биотические кризисы на рубежах позднего франа (на примере разрезов Нижнего Поволжья)	90
<i>Маслова О.А.</i> Динамика изменений биоразнообразия брахиопод в ордовикском палеобассейне Сибирской платформы: значение для межфациальной корреляции разрезов.....	92
<i>Медведев П.В., Светов С.А.</i> Вероятные реликты архейской микробиоты из кремнистых пород Ведлозерско-Сегозерского зеленокаменного пояса (Карелия).....	94
<i>Микадзе Х.Э., Менабде А.А.</i> К вопросу о распространения планктонных фораминифер на границе мела и палеогена в Западной Грузии.....	96
<i>Митта В.В.</i> Разнообразие аммонитов Среднерусского бассейна на рубеже юры и мела: значение для бореально-тетической корреляции и палеогеографических реконструкций.....	87

<i>Михалевич В.И.</i> Классификация типа фораминифер как отражение филогенетической диверсификации.....	99
<i>Пахневич А.В.</i> Девонские пористые ринхонеллиды (Brachiopoda) Закавказья.....	101
<i>Первушов Е.М.</i> Морфогенезы поздне меловых гексактинеллид (Porifera) – адаптации в перманентно меняющихся условиях среды.....	103
<i>Перегоедов Л.Г.</i> <i>Nurochonetes grandis</i> (Vublitchenko) (брахиоподы) из нижнего девона Западно-Сибирской нефтегазоносной провинции.....	105
<i>Пинчук Т.Н., Кодаш А.С.</i> Этапы эволюции милиолид (фораминиферы) в неогене Западного Предкавказья.....	107
<i>Подобина В.М.</i> Альбские комплексы фораминифер Северного района Западной Сибири.....	108
<i>Подобина В.М., Ксенева Т.Г.</i> Разнообразие раннеолигоценовых фораминифер Западной Сибири и сравнение с фауной других регионов.....	110
<i>Попов А.В.</i> Эволюция. Направленность, этапность, структура.....	112
<i>Рагозина А.Л., Доржнамжаа Д., Краюшкин А.В., Энхбаатор Б.</i> Вендская (эдиакарская) микробиота и ископаемые следы жизнедеятельности в пограничных отложениях докембрия/кембрия запада Монголии.....	114
<i>Рогов М.А.</i> Основные тенденции в эволюции высокоширотных аммонитовых фаун терминальной юры.....	116
<i>Сельцер В.Б., Беньямовский В.Н.</i> Этапность эволюции головоногих моллюсков и бентосных фораминифер как основа деления кампана Восточно-Европейской платформы на три подъяруса.....	117
<i>Сенников Н.В.</i> Диверсификация ордовикско-силурийских биот палеобассейна юга Сибири.....	120
<i>Сережникова Е.А.</i> Проблематичные низшие многоклеточные вендского периода: скелетогенез и становление таксонов.....	122
<i>Соколова Е.А.</i> Влияние экологических кризисов на эволюцию планктонных фораминифер в сеноман–туронском интервале на примере центральной части Тихого океана	124
<i>Соловьев А.Н.</i> Симметрия и асимметрия интерамбулакральных полей в эволюции морских ежей отряда Spatangoida.....	126
<i>Степанова Т.И.</i> Граница турнейского и визейского ярусов по фораминиферам в разрезе «Кипчак» на Южном Урале.....	128
<i>Сухов Е.Е.</i> Филогенетическое развитие рода <i>Nodosaria</i> (фораминиферы) в приуральскую эпоху (пермь) в Восточно-Европейской подобласти.....	130
<i>Толмачева Т.Ю.</i> Биофациальные и палеогеографические особенности вымирания пара- и появления эуконодонт в пограничном интервале кембрия и ордовика...	132
<i>Толмачева Т.Ю., Дегтярев К.Е., Рязанцев А.В., Никитина О.И.</i> Биостратиграфия и абиотические события пограничного интервала кембрия и ордовика бурубайтальской свиты (Центральный Казахстан).....	134
<i>Точилина С.В.</i> К проблеме этапности развития радиолярий олигоцена-миоцена на примере островного склона Японского желоба.....	135
<i>Уразаева М.Н., Силантьев В.В.</i> К вопросу о вселении двустворчатых моллюсков в неморские обстановки в пермском периоде.....	137

Устинова М.А., Балушкина Н.С., Панченко И.В. Известковый нанопланктон средневожских отложений высоких широт (Тимано-Печорская область и Западная Сибирь).....	138
Ушатинская Г.Т. Возможная причина различий в минералогическом составе раковин у двух классов брахиопод.....	140
Цыганко В.С. Основные рубежи и факторы преобразования фауны ругоз.....	143
Чувашов Б.И. Раннепермская биота востока Русской платформы и ее связи с биотами Тетической и Арктической областей.....	145
Язиков А.Ю., Изох Н.Г. Периодичность экосистемных перестроек в раннем и среднем девоне Салаира.....	147
Якушин Л.Н. Тип субстрата морского дна, как один из главных абиотических факторов, влиявших на распространение и разнообразие бентосной макрофауны поздне мелового бассейна юго-запада Восточно-Европейской платформы.....	149
Ярков А.А. Смена морской биоты на рубеже мела и палеогена в палеобассейнах Волгоградского Поволжья.....	150
Яхт Д.В.М., Зонова Т.Д., Яхт-Языкова Е.А. Присутствие европейского вида усоногих раков <i>Rusnolepas</i> aff. <i>rigida</i> в среднеальбских отложениях Хабаровского края – пример викариации.....	153
Заседание, посвященное памяти Л.И. Хозацкого	
Данилов И.Г., Черепанов Г.О. Л.И. Хозацкий и его вклад в развитие ленинградской школы палеонтологии позвоночных.....	155
Буланов В.В. вопросу о распространении котлассид подсемейства <i>Leptorophinae</i> (Tetrapoda, Seymouriamorpha) в средней–поздней перми Восточной Европы.....	157
Глинский В.Н. Типы восстановления тканей экзоскелета у девонских псаммо-стеидных бесчелюстных.....	159
Голубев В.К., Сенников А.Г. Северодвинский кризис сообщества тетрапод Восточной Европы.....	161
Зеленков Н.В. Этапы формирования таксономического разнообразия птиц.....	163
Иванов А.О. Следы биоэрозии на частях экзоскелета палеозойских рыб.....	165
Ковальчук А.Н. Формирование разнообразия пресноводной ихтиофауны в позднем миоцене юга Украины.....	166
Курашов С.В. Трансформации пресноводных четвертичных ихтиофаун Восточного Приазовья и бассейна Дона.....	167
Лобачев Ю.В., Лобачев А.Ю., Э.М.Е. Библиа. Морфологические и биомеханические особенности жевательного аппарата носорогов <i>Coelodonta antiquitatis</i> (Blumenbach, 1799) и <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> (Jäger, 1839).....	168
Маликов Д.Г. Новые находки остатков лошадей <i>Equus (Sussemionus) ovodovi</i> на территории Северо-Минусинской впадины.....	170
Плак Д.П. Позднеживетская ихтиофауна Беларуси.....	172
Попова Л. В., Горобец Л.В. Субфосильные остатки <i>Spermophilus superciliosus</i> (Rodentia, Sciuridae) на Каневщине и некоторые особенности предпоследнего биоцено-тического кризиса.....	173
Сенников А.Г. Сегнозавры – стопоходящие динозавры.....	175
Тарасенко К.К., Енгальчев С.Ю. Первая находка тюленя в нижнемиоценовых отложениях Калмыкии.....	177

<i>Тесаков А.С., Титов В.В., Сыромятникова Е.В.</i> Биостратиграфическое обоснование возраста армавирской свиты (верхний миоцен, Краснодарский край).....	178
<i>Титов В.В., Тесаков А.С., Байгушева В.С., Сыромятникова Е.В.</i> Динамика био-разнообразия наземных животных юга Восточной Европы в плейстоцене.....	180
<i>Щепина Н.А.</i> Новые находки амфибий и рептилий позднего плейстоцена в Байкальском регионе и Северной Монголии.....	182
История науки: памятные даты 2014 года	
<i>Стародубцева И.А.</i> 200 лет со дня рождения К.Ф. Рулье.....	183
<i>Стародубцева И.А., Бессуднова З.А.</i> Алексей Петрович и Мария Васильевна Павловы (к 160-летию со дня рождения).....	185
<i>Пухонто С.К.</i> К.Г. Войновский-Кригер – геолог, палеонтолог, основоположник воркутинской геологической школы (к 120-летию со дня рождения).....	187
<i>Захаров В.А., Репин Ю.С., Тучкова М.И.</i> Памяти Ивана Ивановича Тучкова (1914-1985).....	189
<i>Триколиди Ф.А., Соколов А.Г.</i> Памяти Михаила Ивановича Соколова (1892-1984)	191
<i>Грундан Е.Л.</i> Памяти Зои Ильиничны Глезер (1929-2006).....	194
Отчет о деятельности Палеонтологического общества за 2013 год.....	196