

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

П

ЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ
СОВЕТСКОЙ
ПАЛЕОНТОЛОГИИ
И ВОПРОСЫ
СИСТЕМАТИКИ
ДРЕВНИХ
ОРГАНИЗМОВ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

56/06)

ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ
СОВЕТСКОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ
И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ
ДРЕВНИХ ОРГАНИЗМОВ

ТРУДЫ XIII И XIV СЕССИЙ ВСЕСОЮЗНОГО
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1976



Редакционная коллегия:

И.Е. ЗАНИНА, Р.Х. ЛИПМАН, Н.Н. СУББОТИНА

Ответственный редактор

доктор геолого-минералогических наук Р.Х. ЛИПМАН

ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ СОВЕТСКОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ
И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ ДРЕВНИХ ОРГАНИЗМОВ.

Труды XIII и XIV сессий Всесоюзного палеонтологического общества

Утверждено к печати Всесоюзным палеонтологическим обществом СССР

Редактор издательства И.Н. Ионина

Художник М.И. Разулевич

Технический редактор А.П. Чистякова

Корректоры Н.В. Лихарева и Т.Г. Эдельман

Подписано к печати 25/XI 1976 г. Формат 60 x 90 1/16. Бумага № 1.
Печ. л. 19 3/4 + 1 вкл. (1/4 печ. л.) = 20.00 усл. печ. л. Уч.-изд. л.
22.22. Изд. № 6261. Тип. зак. № 1758. М-30582. Тираж 1550.
Цена 2 р. 23 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства „Наука“ 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

П $\frac{20801-662}{055(02)-76}$ БЗ №2-18-76 © Издательство „Наука“, 1976 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В данный сборник включены доклады, заслушанные на XIII и XIV сессиях Всесоюзного палеонтологического общества. В тематический план XIII сессии, состоявшейся в январе 1967 г., входили вопросы, связанные с систематикой древних организмов на основе выяснения их филогенетических связей. Среди разнообразных докладов особенно созвучными тематике сессии были сообщения о проблеме вида и внутривидовых категорий, об изменчивости и ее зависимости от экологических факторов. Большое внимание было уделено оценке признаков с точки зрения их таксономической значимости. Многие доклады касались конкретной систематики различных групп растений и животных и в том числе — классификации следов жизнедеятельности организмов и еще неразгаданных органических остатков, т.е. проблематики. Большой интерес вызвали доклады по теоретическим вопросам, проливающим свет на общие закономерности происхождения и развития органического мира. Группа докладов была посвящена применению математических методов в палеонтологии.

В тематический план XIV сессии, состоявшейся в январе 1968 г., входило рассмотрение достижений в области палеонтологии за 50 лет существования Советской власти. Кроме докладов о главных достижениях советских палеонтологов в области палеоботаники, палеонтологии беспозвоночных и позвоночных, большое внимание было обращено на теоретические основы биостратиграфии и палеобиогеографии, на этапность эволюционного развития животного и растительного мира, позволяющую установить надежные рубежи стратиграфических подразделений. В ряде докладов нашли отражение актуальные вопросы стратиграфических шкал и их зональных подразделений, а также принципы палеобиогеографического районирования.

РЕЗОЛЮЦИЯ XIII СЕССИИ
ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

(23-28 января 1967 г.)

За полувековой период своего существования Всесоюзное палеонтологическое общество выросло в одну из крупнейших научно-общественных организаций страны и в настоящее время принадлежит к числу самых крупных в мире. Оно объединяет большинство палеонтологов СССР (около 1200 специалистов) и оказывает все возрастающее влияние на развитие научных исследований в области палеонтологии, биостратиграфии и палеобиогеографии. Особенно эффективной стала деятельность Общества в последние два десятилетия, чему в значительной мере способствовали регулярные тематические годовые сессии, концентрирующие внимание палеонтологов на наиболее актуальных в научном и практическом отношении проблемах. Резко увеличилось число региональных подразделений Общества, охвативших теперь всю страну (15 отделений).

В работе XIII сессии ВПО приняло участие около 500 человек - палеонтологов, зоологов и ботаников, представляющих 120 научных учреждений Министерства геологии СССР, Академии наук СССР и союзных республик, Министерства высшего и среднего специального образования, а также многочисленных производственных геологических организаций. Участники сессии прибыли из 56 городов СССР.

Сессия была посвящена вопросам систематики древних организмов. В рамках этой обширной темы были рассмотрены основные положения биологической систематики, проблемы вида и различные типы внутривидовой изменчивости, надродовые таксоны, проблема признака в систематике и способы изучения признаков, определение их таксономической ценности; были широко затронуты вопросы систематики различных групп фауны и флоры прошлого, показана роль экологических и географических факторов в развитии древних организмов; значительное внимание привлекли вопросы развития вида и внутривидовых категорий во времени. Всего на сессии было заслушано 49 докладов.

Участники сессии считают, что исследование в области систематики древних организмов и в особенности проблемы вида и, всех форм его существования в пространстве и во времени должны по-прежнему занимать главное место в работе палеонтологов. Особое внимание должно быть уделено изучению видовых популяций, строгому отбору материала, характеризующего популяции.

Наряду с этим в области систематики необходимы исследования по классификации фрагментарных остатков организмов (искусственные системы), по изучению различных проблематик и следов жизнедеятельности организмов.

Должно быть усилено внимание к морфо-функциональному анализу особенностей древних организмов, к углубленной и точной оценке их таксономического значения, к вопросам изменчивости признаков в зависимости от условий среды и в ходе эволюционного процесса. Только ведя исследования в таком направлении, мы можем рассчитывать на получение наиболее правильных и объективных представлений о видах, существовавших в геологическом прошлом.

Сессия с большим вниманием отнеслась к группе докладов, посвященных методам применения биометрии в палеонтологии, популяционному анализу на основе статистической обработки материала. В дальнейшем были бы полезными специальные коллоквиумы по биометрии и подготовка соответствующих наставлений и руководств для более широкого внедрения математических методов в практику работы палеонтологов. Получение массовых количественных характеристик видов в значительной степени способствовало бы и совершенствованию самого палеонтологического метода в стратиграфии.

Внимание палеонтологов должно быть решительным образом направлено на максимальное использование данных, характеризующих среду жизни в геологическом прошлом и геологическое время в его абсолютном измерении. В этом отношении первостепенное значение имеют количественные характеристики, которые нам дают геохимия-изотописты, биогеохимия, палеомагнитологи и т.д.

В связи с новой программой крупномасштабного геологического картирования на территории СССР перед палеонтологами страны встали чрезвычайно ответственные задачи в области детальной биостратиграфии. В связи с этим участники сессии ВПО считают нужным обратить самое серьезное внимание Министерства геологии СССР и его научных и производственных учреждений на необходимость резкого усиления внимания к стратиграфо-палеонтологическим работам, улучшения их научно-методической и технической базы. Особое внимание должно быть обращено на полноценное палеонтологическое изучение керна.

Сессия полностью подтверждает один из основных пунктов своего решения 1966 г. (XII сессия), касающегося публикации и распространения монографических и других палеонтологических изданий. Существующее положение может быть определено как неудовлет-

ворительное, и участники сессии считают своим долгом заявить, что биостратиграфическая база детальных геологических съемок может быть разработана только на основе монографических исследований, результаты которых должны внедряться в практику путем публикации.

Участники сессии отмечают исключительную важность научно-организационной деятельности палеонтологов – специалистов определенного профиля, на что уже обратило наше внимание Министерство геологии СССР. Эта деятельность не может быть связана ни с годовыми сессиями ВПО, ни с работой его региональных отделений, так как должно объединить специалистов во всесоюзном масштабе по типу комиссии по микропалеонтологии при ГИН АН СССР, семинара по микрофауне при ВНИГРИ или комиссии по изучению ископаемых кораллов при ИГиГ СО АН СССР. Эти комиссии периодически организуют специализированные симпозиумы, публикуют свои труды и имеют программы своей постоянной деятельности. Сессия рекомендует организацию таких комиссий под эгидой ВПО при научных учреждениях-инициаторах, где имеются наиболее квалифицированные специалисты, способные обеспечить научное руководство и соответствующую активность.

Сессия с удовлетворением отмечает растущую активность организации Международного палеонтологического союза (МПС) и участие в работе ее руководящих органов советских специалистов. Для установления более тесной связи ВПО с МПС рекомендуется считать вице-президентов Европейского и Азиатского филиалов МПС уполномоченными лицами для такой связи с Союзом и его филиалами.

В целях улучшения взаимной информации советских палеонтологов внутри страны и улучшения научного обмена с палеонтологами и научными учреждениями других стран сессия обращает внимание Совета ВПО на необходимость издания уже в 1967 г. полного списка советских палеонтологов с указанием их специализации и адреса.

Сессия приветствует ценную инициативу ЦНИГР музея им. акад. Ф.Н. Чернышева по изданию Каталога палеобиологических коллекций, хранящихся в музее.

В целях учета монографически описанных палеонтологических коллекций, хранящихся в различных учреждениях и учебных заведениях Советского Союза, и составления единого каталога на эти коллекции сессия считает необходимым просить Президиум Академии наук СССР, Министерство геологии СССР и Министерство высшего и среднего специального образования соответствующими распоряжениями обязать вверенные им учреждения, организации и учебные заведения составить списки хранящихся у них монографических коллекций и выслать их ЦНИГР музею им. акад. Ф.Н. Чернышева.

Одновременно сессия еще раз обращает внимание всех учреждений, где ведутся палеонтологические исследования, на необходимость организации надлежащего музейного хранения монографически описанных коллекционных материалов или передаче их на постоянное хранение в те музеи страны, которые уже имеют соответствующие фонды.

В последнее время ряд региональных отделений ВПО усиленно развивал свою популяризаторскую деятельность (Харьковское, Львовское и другие отделения), но в целом необходимо значительно усилить роль региональных отделений ВПО, используя лекционные каналы и прессу (в том числе научно-популярные журналы).

Очередную сессию ВПО в 1968 г. рекомендуется посвятить теме „Теоретические основы биостратиграфии и палеобиогеографии (в единстве пространства и времени)“ и оповещение о предстоящей сессии с детализацией ее программы разослать весной 1967 г. вместе с настоящим решением.

Участники сессии выражают благодарность ученому секретарю ВПО З.А. Максимовой и Оргкомитету за подготовку и успешное проведение сессии.

ПРОБЛЕМА ПРИЗНАКА В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ

Одним из важнейших вопросов проблемы происхождения, эволюции и классификации таксонов разного ранга является вопрос о характере и значимости тех признаков, в которых эти таксоны находят свое качественное выражение. Эти признаки, в конечном счете, представляют собой основание, на котором строятся филогенетические системы организмов, и, следовательно, от того, какие будут выбраны признаки и как они окажутся оцененными, зависит степень естественности той или иной системы.

Ч. Дарвин (1939) считал, что значение признаков для классификации должно определяться тем, насколько они указывают на происхождение. Традиции формальной систематики, не считающейся с дарвинским положением о том, что система должна быть генеалогической, сводятся к установлению общности между организмами не по родству, а по внешнему сходству. Эта цель достигается с помощью привлечения таких признаков, которые позволяют более или менее легко различать одни формы и объединять другие, но обычно мало говорят об их истории и соотношении.

Современную филогенетическую систематику не может удовлетворить формальный подход к выбору и оценке таксономических признаков. На смену случайно выбиравшимся признакам, обычно односторонне характеризовавшим организмы, приходят признаки, отражающие историческое становление и реальное значение в эволюции устанавливаемых таксонов. Вместо отдельных, часто мало связанных друг с другом признаков, современная систематика требует учитывать совокупность наиболее существенных особенностей организмов, органически скоррелированный комплекс таких особенностей. Задача заключается при этом не просто в подборе возможно большего числа удобных в диагностическом отношении признаков, не в суммировании их, ибо, как указывал Ф. Энгельс „организм не является ни простым, ни составным, как бы он ни был сложен“ (Маркс К. и Энгельс Ф. Диалектика природы.—Соч., т. 20, с. 529). Организм представляет собой сложную, непрерывную и противоречиво развивающуюся систему, характеризующуюся, однако, достаточно устойчивой целостностью. Рассмотрение свойств организмов в признаках, выражающих их качественную определенность, должно проводиться в строгом соответствии с представлением о взаимозависимости признаков и о значении их как частей целого. Большая заслуга Ч. Дарвина состоит, в частности, в том, что он рассматривал организ-

мы не как сумму признаков, а как целостные системы, связанные друг с другом через среду. Совершенно правильно поэтому отмечал И.И. Шмальгаузен (1940), что Дарвин в своей теории основывался на отборе наиболее приспособленных организмов, а не отдельных приспособительных признаков, как это пытались ему приписать.

Сущность всякого объекта, в том числе и любого организма, проявляется в его свойствах, выразителями которых оказываются разнообразными признаками. Разные свойства неодинаково характеризуют качественную определенность того или иного предмета, в силу чего и соответствующие им признаки неравноценны. Разнокачественность признаков постоянно должна находиться и в центре внимания систематиков. Неограниченное многообразие разных по своему характеру и значению признаков определяет лишь сферу действия таксономистов, в которой они должны ориентироваться в соответствии с принципами диалектического понимания сложной и динамичной природы отдельных организмов, относящихся к тем или иным систематическим категориям. Отсюда и следует, что первоочередной опасностью для систематика является уход в сторону формализма, проявляющийся прежде всего в беспринципном отношении к выбору и оценке признаков в целях характеристики таксономических форм. Случайный выбор этих признаков в большом числе случаев уже сам по себе предопределяет порочность работы систематика. Распространенная практика набора многих, но часто далеко не лучших признаков, не спасает положения. Суть дела заключается не в том, сколько признаков принимается в расчет, а какие они.

Организм не состоит из признаков, а проявляется в них. При этом нужно учитывать, что качественную определенность организма отражают далеко не все признаки, а лишь те, в которых наиболее отчетливо раскрываются существенные стороны его специфического своеобразия. Именно эти основные особенности и позволяют наиболее полно выявлять качественную специфику каждого организма, любого таксона. Определение последних требует в идеале знания и учета всех возможных признаков. Однако в действительности это неосуществимо, да на практике и не нужно. Принимая во внимание известную относительность, условность наших определений, Ф. Энгельс отмечал, что „для обыденного употребления краткое указание наиболее общих и в то же время наиболее характерных отличительных признаков в так называемой дефиниции часто бывает полезно и даже необходимо, да оно и не может вредить, если только от дефиниции не требуют, чтобы она давала больше того, что она в состоянии выразить” (Маркс К. и Энгельс Ф. Материалы к „Анти-Дюрингу”. — Соч., т. 20, с. 635).

Наиболее общими и характерными признаками следует считать те, которые отражают существенные свойства объекта. В свою очередь, свойства, а соответственно и качественная определенность предметов, организмов, видов и т.д. обнаруживаются в их отношении

ях между собой и к окружающим условиям в целом. Таксономическая специфика отдельных организмов характеризуется взаимосвязанным единством их морфологических и физиологических особенностей. Эта морфо-функциональная целостность организма, единого со своими условиями существования, определяет качественную меру его таксономической специфики в каждом случае.

Практика работы систематика должна основываться на определенной концепции вида и прочих таксономических категорий, а также внутривидовых подразделений. В свое время нами было предложено определение вида, который есть монофилетически возникшая в результате естественного отбора, относительно постоянная и географически определенная племенная общность организмов, характеризующихся наследственным единством морфологических, физиологических и экологических признаков (Хозацкий, 1949, 1957, 1967, 1970). Одной из существенных сторон данного определения следует считать то, что, так сказать, вещественную определенность вида характеризует отмеченное взаимосвязанное единство „биологической триады” его основных признаков – структурных, функциональных и экологических. Эта триада в процессе видообразования складывается в строго обусловленной, закономерной последовательности.

При изменении условий жизни старой видовой формы в первую очередь перестраивается комплекс отношений ее со средой, соответственно прежде всего начинают изменяться экологические признаки. Эта перестройка может происходить в большей или меньшей степени, которая определяется физиологической лабильностью организма, его способностью применяться к новым условиям жизнедеятельности на основе еще существующей старой морфо-функциональной целостности организма. Однако наступает момент, когда меняющиеся условия жизни и соответственно вырабатывающиеся новые экологические особенности приводят к перестройке физиологических реакций организма, к изменению его функциональных признаков. Наконец, на завершающем этапе этого процесса в соответствие с новыми экологическими чертами и физиологическими особенностями приходят и новообразующиеся приспособительные морфологические признаки. Создание этого целесообразного для организма в целом гармонического соответствия между качественно новыми признаками, характеризующими его структуру, функции и отношения к условиям среды, и знаменует появление нового вида. До тех пор, пока имеет место возникновение лишь новых экологических, а затем даже и физиологических признаков, но еще не сформировались соответствующие им признаки морфологические – говорить о новом виде нельзя и можно лишь констатировать наличие различных стадий внутривидовых изменений. Данное положение мы и предлагаем рассматривать в качестве основного критерия вида, на основе которого следует отличать вид от различных форм внутривидового разнообразия (экологические формы, биологические формы, подвиды) (Хозацкий, 1957).

Мы считаем совершенно правильным мнение П.В. Терентьева (1968) о том, что вид должен рассматриваться в качестве конечного (правильнее начального) таксона, первичной и неделимой таксономической категории. Это не значит, однако, что вид представляет собой какое-то гомогенное таксономическое образование. Как и всякая качественно определенная целостность, видовая форма характеризуется известной внутривидовой дифференциацией. Элементы этого внутривидового подразделения (эко- и биоморфы, подвиды) по отношению к качественной целостности видового единства выступают как его количественные отдельности. При этом особенности, которыми в какой-то мере различаются такие подвидовые элементы, потенциально обратимы, неустойчивы и в одних случаях могут встать на путь формирования новой видовой формы („разновидность — зачинающийся вид“), а в большинстве других случаев оказываются лишь более или менее выраженными приспособительными формами существования своего вида и не переходят в качественно новое состояние.

Следует напомнить, что наиболее крупные и „зрелые“ формы внутривидовой дифференциации — подвиды различаются и некоторыми морфологическими особенностями. Однако это обстоятельство не противоречит данному выше определению вида, все три стороны биотриады которого, во-первых, соотносятся между собой в закономерно складывающейся взаимообусловленности, во-вторых, характеризуются качественным своеобразием и необратимостью, в-третьих, в единой видовой целостности представляют особую, закрепленную (стабилизированную) отбором ступень прогрессивного эволюционного формообразования (вид как этап эволюции есть маленький ароморфоз). Всех этих признаков лишены подвиды и тем более эко- и биоморфы. Повторяем — подвидовые морфологические особенности в пределах вида характеризуются лишь степенью количественного своеобразия и по своему значению оказываются часто неустойчивыми, потенциально обратимыми и по своей природе опосредованными.

В соответствии с отмеченным выше характером процесса видообразования очевидно, что в системе „биологической триады“ видовых признаков ведущими и определяющими являются морфологические. В форме, структуре получает свое наиболее полное и завершающее выражение процесс становления нового в ходе органической эволюции. Форма является зеркалом последней. Отсюда следует, что веками складывавшаяся в истории систематики традиция преимущественного оперирования в таксономических построениях именно морфологическими признаками исходит не столько из условий практического удобства использования этих признаков, сколько из учета их значения. В любом случае решения таксономических вопросов систематик свои окончательные суждения выносит на основании оценки значения для вида определенного комплекса морфологических особенностей. В связи с этим чрезвычайно важным оказывается то об-

стоятельство, что палеонтолог, в силу специфики своего материала имеющий дело непосредственно только с морфологическими признаками, не лишен возможности создавать вполне правильные построения реконструируемых им этапов конкретных филогенезов определенных групп организмов, хотя зачастую эта его основная научная функция весьма затруднена недостаточностью и морфологических данных.

Говоря в общем плане о значении разных таксономических признаков, оценивая их неодинаковую валентность, следует отдавать себе отчет, прежде всего, в реальной каузальной значимости каждой рассматриваемой особенности и разных по типу групп признаков. Наибольшее значение тому или иному признаку мы можем придать тогда, когда удастся установить, выяснить его „смысл“. Поэтому те же морфологические особенности должны учитываться не сами по себе и не в любой их комбинации, а соответственно положению в биотриаде основных видовых признаков. Нужно подчеркнуть, что определение таксономической валентности тех или иных признаков должно быть первостепенным делом для систематики, придерживающегося любой эволюционистской концепции вида. Тем более это необходимо в связи с предлагаемым здесь подходом к определению сущности вида и его подразделений. Совершенно очевидно при этом, что, придавая решающее значение в указанном смысле морфологическим признакам, их необходимо оценивать в плане выяснения функционального характера каждого такого признака и их совокупности, что в свою очередь должно быть сопоставлено с определенными условиями среды, по отношению к которым у организма вырабатываются в эволюции типичные для каждого вида экологические признаки.

Затронутая здесь проблема представляется одной из кардинальных в теоретической систематике. В кратком ее обсуждении нет возможности даже перечислить все важнейшие, относящиеся сюда вопросы. Поэтому мы остановимся еще лишь на некоторых отдельных моментах.

Говоря о триаде основных видовых признаков — морфологических, физиологических, экологических, не следует упускать из виду и ряд других. Однако все они в том или ином соотношении оказываются или подчиненными отмеченной „биотриаде“, или не должны расцениваться в качестве видовых, таксономических. В этом смысле возникает вопрос, в частности, о том, как быть, например, с биохимическими признаками. Их следует рассматривать в разных аспектах. Если дело касается биохимических сторон метаболизма, то определенные проявления жизнедеятельности организма, находящие свое отражение в таких признаках, дают основание отнести последние к физиологическим особенностям. Если же речь заходит о химическом составе разных компонентов живого тела, то это уже не может быть отнесено непосредственно к биологическим особенностям организма. Химические основы строения и деятельности жи-

вых тел характеризуются своими особенностями, и относящиеся сюда признаки организма также должны всемерно учитываться. Исследование и анализ их представляют значительный интерес также в историческом свете. Палеонтологический материал, в частности, представляет также немалые возможности для выяснения путей химической эволюции живого вещества. Изучение химических признаков тоже следует связывать с познанием основной „биотриады“.

У неонтологов сейчас получает широкое развитие изучение с позиций систематики отдельных признаков на клеточном, субклеточном и даже молекулярном уровнях. Большое значение приобретает в этом отношении, в частности, кариосистематика. Так, на основе установления тех или иных кариотипических различий близких внутривидовых форм устанавливаются самостоятельные виды. Правильно ли это? Не приходится говорить, а тем более доказывать в настоящее время, сколь необходимо глубоко изучать особенности организации и функционирования живых тел на низших структурных уровнях. Весьма большое значение это имеет и для теоретической систематики. Однако нельзя не принимать во внимание, что начальные этапы дифференциации живого вещества на этих уровнях еще не могут приводить к становлению видовых таксонов. Истинные таксономические признаки должны определять целостность организма, а не его частей. Основываться здесь на отдельных клетках (даже половых), а тем более на элементарных клеточных структурах совершенно недостаточно.

Специально проанализировавший проблему молекулярной таксономии и типологии Расмуссен (Rasmussen, 1969) справедливо отметил, что молекулярный уровень недостаточен для систематики.

Существенные замечания на этот счет сделал и Майр (1968), указавший на то, что принимавшаяся в период возникновения цитогенетики тесная связь изменений хромосом с возникновением новых видов, в настоящее время далеко не всегда подтверждается. Функция таких изменений нередко ограничивается увеличением приспособляемости популяций посредством сбалансированного полиморфизма по целым участкам хромосом. С этими изменениями могут быть связаны и иные явления. Характеризуя молекулярные и биохимические признаки в целом, нужно сказать, что они существенно дополняют возможности различения даже близких видов, позволяя познать некоторые истоки эволюционных процессов на самых ранних этапах (Анфинсен, 1962; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). Следует еще добавить, что эти признаки в наибольшей степени характеризуют состав живых тел и в меньшей степени — их строение. Однако из двух сторон, определяющих свойства материальных тел, для понимания специфической качественной сущности живых организмов строение имеет большее значение, чем состав. Это же, впрочем, приложимо и к определению основных особенностей сложноустроенных тел неорганической природы, например кристаллов (Аншелес, 1944).

Любой признак организма, каким бы он ни был порой по внешности простым, формируется в процессе онтогенеза на сложной биохимической основе в результате взаимодействия разнообразных физиологических процессов, осуществляющих механику развития отдельных структурных элементов и общую морфо-функциональную целостность живого тела. Все признаки представляют собой продукт индивидуального развития организма, детерминированного генотипом и внешней средой (Лобашев, 1967). В сложной системе разнообразных биологических признаков, как и всяких вообще свойств и особенностей предметов, нужно различать признаки по их отношению к организму и тем более таксону — качественные и количественные. Первые из них в каждом случае выражают какое-то отдельное качество организма, по которому его можно отличать от других, эти признаки альтернативно наследуются. Количественные признаки образуют непрерывный вариационный ряд и по своему фенотипическому проявлению отличаются амплитудой варьирования (Лобашев, 1967; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969).

В разделении признаков на качественные (альтернативные) и чисто количественные нужно усматривать определенные различия лишь в плане отдельных подходов к оценке таксономической сущности той или иной формы. В целом же необходимо всегда помнить, что качественные и количественные параметры этой сущности являются лишь разными сторонами единой природы всякого объекта. В связи с этим нельзя не возразить по поводу проявляющейся у некоторых систематиков тенденции к абсолютизированию количественных характеристик таксонов, что отразилось, например, в так называемой нумерической систематике, которой никоим образом нельзя подменять традиционную филогенетическую систематику (Коробков, 1968). Повышение степени объективности и точности таксономических характеристик, обоснованных количественными критериями, можно только приветствовать. Однако современный биолог-таксономист должен разносторонне учитывать весь комплекс признаков биотриады, правильно оценивая характер корреляций между ними. Целостность сложной организации достигается в эволюции путем постепенного и последовательного накопления приспособительных признаков. Именно создание на определенном этапе эволюции того или иного комплекса едино взаимосвязанных, жизненно необходимых для организма признаков и знаменует переход организации на качественно новый уровень, что приводит к становлению нового таксона (Толмачев, 1962).

Отмеченные выше положения призваны напомнить о том, что не только оперирование одними лишь количественными критериями, но также и сам по себе, так сказать, „арифметический” подход к выбору признаков, к определению с чисто количественной стороны якобы оптимального их комплекса может завести систематику лишь в формалистический тупик. Примером последнего может служить

предлагаемый иногда метод учета статистического соотношения разных признаков, на основе чего таксономические позиции организмов пытаются определять, учитывая по возможности наибольшее количество признаков, что в таком случае будто бы не требует оценивать их биологическое значение (Michener, 1957). В действительности же именно это значение является главным определяющим моментом в правильной оценке таксономической специфики самих признаков и организмов в целом.

Биологическая валентность любых признаков, их роль в филогенезе и в то же время их историческая природа могут быть правильно поняты лишь в свете выяснения того значения, которое эти признаки имеют в определении взаимоотношений организмов со средой. Многие систематики и эволюционисты неоднократно отмечали, что важнейшим выражением закономерного действия механизмов эволюции является соответствие основных таксономических признаков воздействиям внешней среды и тесная зависимость их изменчивости от окружающих условий (Robson and Richards, 1936). Именно поэтому и мы, охарактеризовав выше биотриаду основных видовых признаков, экологические особенности оценили как первичные в исторической динамике становления вида. Подчеркнутая нами закономерная последовательность формирования комплекса видовых признаков (от экологических к физиологическим и, наконец, к видовым морфологическим) должна рассматриваться как незыблемое положение, определяющее диалектику развития вида в его единстве со средой. Не случайно эта закономерность динамики вида неоднократно отмечалась в той или иной форме рядом исследователей (Cuénot, 1936; Калабухов, 1950; Шварц, 1969). Создающаяся в результате именно такой последовательности становления биотриады видовых признаков приобретает гармоничное единство, определяющее приспособительную целостность организма по отношению к среде.

Из сказанного выше с неукоснительностью следует вывод о том, что поскольку эволюция представляет собой приспособительный процесс, видовые признаки, формирующиеся в ходе этого процесса, являются адаптивными. Именно в такой весьма четкой и единственно правильной форме осветил этот важнейший вопрос Д.Н. Кашкаров (1939). Существенным в данном случае нужно считать то обстоятельство, что такие истинно видовые признаки не всегда обнаруживают свою непосредственно приспособительную природу. Нередко, например, хорошо различимые морфологические признаки как будто не имеют определенного адаптивного значения. Однако глубокое изучение специфики жизнедеятельности организма приводит порой к установлению теснейшей корреляции таких „безразличных“, „нейтральных“ и тому подобных признаков с какими-то существенными физиологическими особенностями, которые в свою очередь обусловлены экологическими чертами отношения к среде существования. Таким образом, систематики часто попросту не знают адаптивного

значения этих „индифферентных“, по их мнению, признаков, в то время как при соответствующем тщательном анализе обнаруживается, что подобные признаки нередко имеют значительные, хотя и скрытые селективные преимущества (Майр, 1968; Шмальгаузен, 1968, 1969). Знаменательно в связи с этим, что Ф. Энгельс в своей „Диалектике природы“ (К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. 20, с. 533), анализируя соотношение категорий случайности и необходимости, указал в качестве примера, в частности, на то, что систематики „принимают решающие видовые признаки за необходимые, считая остальные различия у индивидов одного и того же вида случайными; и это относится как к кристаллам, так и к растениям и животным“. При этом необходимое объявляется единственно достойным научного интереса, а случайное – безразличным для науки, так как поскольку смысл его не знают, то и считают возможным пренебречь им. Однако, как замечает Ф. Энгельс, „при такой точке зрения прекращается всякая наука, ибо наука должна исследовать как раз то, чего мы не знаем“.

В свете приведенных здесь высказываний великого философа естествознания нельзя не обратить еще раз внимания на то, что важнейшей и первостепенной задачей систематиков должно быть тщательное изучение происхождения, значения и соотношения разнообразных признаков исследуемых организмов, представляющих те или иные таксоны. Необходим всесторонний глубокий подход к дифференцировке разных признаков и выявлению среди них истинно таксономических, т.е. таких, которые по существу определяют исторически складывающуюся специфику разных таксонов. Необходимо ясно разграничивать настоящие таксономические признаки и диагностические особенности организмов, которые в значительном числе случаев могут даже не иметь истинного таксономического значения. Они представляются, однако, достаточно удобными для практических целей распознавания и разграничения тех или иных таксонов, действительная таксономическая определенность которых и место их в конкретных филогенетических линиях были уже установлены ранее специальными исследованиями.

Проведенный здесь краткий обзор некоторых наиболее важных сторон обширной проблемы признаков в систематике призван обратить внимание на сложность этой проблемы в ее современном состоянии, что требует разностороннего подхода к рассмотрению и трактовке относящихся сюда положений. Совершенно очевидна необходимость дальнейшей усиленной разработки отдельных вопросов данной проблемы как в методологическом, так и в практическом отношении. При всем этом необходимо всегда помнить о том, что важнейшим для филогенетика и систематика должен быть живой целостный организм, какими бы частными признаками он ни характеризовался. Эволюция организмов не должна подменяться эволюцией признаков.

- Анфинсен К. Молекулярные основы эволюции. М., 1962.
- Аншелес О.М. Кристаллическое состояние и живая материя. - Уч. зап. ЛГУ, 1944, № 65, сер. геол.-почв. наук, вып. 13.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. - Соч., т. 3. М.-Л., 1939.
- Калабухов Н.И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Часть I. Харьков, 1950.
- Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция, и что такое видовые признаки. - Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4.
- Коробков И.А. Современное состояние систематики организмов. - Вестн. ЛГУ, 1968, № 6.
- Лобашев М.Е. Генетика. Изд. 2-е. Л., 1967.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- Терентьев П.В. В защиту вида как конечного таксона. - Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.
- Толмачев А.И. Памяти Чарлза Дарвина. - В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники. М., 1962. (Тр. V и VI сессий Всесоюз. Палеонтол. об-ва).
- Хозацкий Л.И. Определение вида в свете советского творческого дарвинизма. - В кн.: Тез. докл. 6-й научн. сессии биол.-почв. фак-та Ленингр. гос. ун-та. Л., 1949.
- Хозацкий Л.И. Структура вида и пути ее дифференциации. - Вестн. ЛГУ, 1957, № 21, сер. биол., вып. 4.
- Хозацкий Л.И. Биотриада и видообразование. - В кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Тез. докл. Л., 1967.
- Хозацкий Л.И. Исторический метод в биологии в свете идей В.И. Ленина. - Вестн. ЛГУ, 1970, № 9, Биол., вып. 2.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. (Тр. Инст. экологии раст. и животн. Урал. фил. АН СССР, вып. 65).
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., 1940.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. Изд. 2-е. М., 1968.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Изд. 2-е. Л., 1969.
- Cuénot L. L'espèce. Bibl. de Biol. Générale. Paris, 1936.
- Michener C.D. Some bases for higher categories in classifications. - Syst. Zool., 1957, v. 6, No 4.

СЛЕДЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЗМОВ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Ископаемые следы животных и следы жизнедеятельности организмов известны в очень большом количестве. Они описываются под различными родовыми и видовыми названиями, иногда же просто как следы птиц, отпечатки лап или как следы сверлений, корки того или иного типа, следы ползания червей и т.д. При отсутствии скелетных остатков все они дают возможность судить хотя бы в общем виде о характере фауны, позволяют делать различные палеогеографические выводы, а в сложно дислоцированных флишевых толщах — устанавливать опрокинутое или нормальное залегание слоев, помогая тем самым выяснению тектоники.

Сейчас развивается особая отрасль палеоэкологии, получившая название палеоихнологии, выделяются сообщества следов жизнедеятельности, или ихноценозы. Делались различные попытки систематизации следов жизнедеятельности (Krejci-Graf, 1932; Lessertisseur, 1955) частью по способу образования, частью по морфологическим признакам, однако без введения специальной номенклатуры. Широкое распространение получило экологическое подразделение, предложенное А. Зейлахером (Seilacher, 1953), который выделил следы покоя (спокойного состояния, „лежания“) — Cubichnia, следы ползания — Repichnia, следы пастбищ — Pascichnia, следы питания (следы или постройки питания) — Fodinichnia и следы обитания (жилища, жилые постройки, норки) — Domichnia. Это подразделение было дополнено и несколько видоизменено А. Мюллером (Müller, 1962).

Эта система очень удобна для экологической группировки следов жизнедеятельности. Но это именно группировка, а не общая классификация, требующая соподчиненности таксономических единиц. Вместе с тем большая часть следов имеет определенные латинизированные названия — родовые, а часто и видовые, как это можно видеть по прекрасным сводкам В. Хеншеля (Häntzschel, 1962, 1965) по следам беспозвоночных и О. Куна (Kuhn, 1963) по следам позвоночных. Однако отсутствие общей классификации заставило В. Хеншеля в *Treatise on Invertebrate Paleontology* и *Fossilium Catalogus* расположить все известные родовые названия проблематик и следов жизнедеятельности просто в алфавитном порядке.

Все множество разнообразных следов должно быть систематизировано, т.е. должна быть разработана общая их классификация взамен простого перечня выделявшихся родов. При этом следует применять бинарную зоологическую номенклатуру, хотя сама классификация, особенно для следов жизнедеятельности, может быть только морфологической – искусственной (условной).

Автор попробовал разработать принципы, по которым можно систематизировать следы жизнедеятельности, и, основываясь на этих принципах, сделал первую попытку дать такую общую классификацию (Вялов, 1966).

Основные положения, принятые автором, следующие.

Различные следы жизнедеятельности должны обозначаться по обычной зоологической бинаминальной системе и получать родовые и видовые названия. Однако родовые и видовые названия следов не входят в общую палеозоологическую систему, не обозначают какие-либо определенные роды и виды организмов, а являются условными (искусственными). Это, собственно говоря, „*ichnogenus*“ и „*ichnospecies*“, такие же условные или искусственные, как роды и виды конодоитов, аптихов, древних спор и пыльцы.

Все правила зоологической систематики распространяются и на условную палеоихнологическую систематику (правила приоритета, выделение типовых видов при установлении родов, условия валидности новых названий и т.д.).

Общая палеоихнологическая классификация строится по тому же принципу, что и естественная зоологическая классификация. Выделяются такие же соподчиненные таксономические единицы выше рода – семейства, надсемейства, отряды и др. Однако еще раз отметим, что это специальная палеоихнологическая условная классификация, не совмещающаяся ни в какой степени и ни в каких подразделениях с естественной зоологической.

Основные признаки, по которым выделяют условные таксоны, – морфологические. При этом автор вполне отдает себе отчет в том, что разные организмы могут образовывать однородные, близкие по форме следы. С другой стороны, один и тот же организм может оставлять различные следы. Этим подчеркивается условность морфологической классификации.

Вместе с тем приведение в какую-то определенную систему всего многообразия следов жизнедеятельности необходимо, а единственная возможная система – именно морфологическая с соответствующим соподчинением морфологических групп.

При образовании родовых названий желательно применение специальных окончаний *-ichnis*, *-ichnus*, *-ites*, *-pus*, *-pes*, *-peda*, показывающих, что это название дано следу, а не самому организму. Нет необходимости писать каждый раз *ichnospecies*, *ichnogenus*, *ichnofamilia* и т.д. Достаточно того, что в начале работы будет сказано о применении условной палеоихнологической клас-

сификации, а в начале описательной части будет стоять, например, *Invertebratichnia* или *Vertebratichnia*. В приводимых же списках в начале перечня можно писать, что обнаружены следующие биоглифы, или следы жизнедеятельности и т.д., так же, как мы пишем в начале перечня, что найдены следующие остатки брахиопод, затем - двустворчатых моллюсков, затем - фораминифер и т.д.

Классифицируя следы отпечатков конечностей позвоночных животных, мы уже можем в какой-то степени пытаться согласовать условную палеонтологическую систематику с естественной зоологической. Мы можем по характеру следа судить о том, был ли это след птицы, парнокопытного, хищника и т.д. Поэтому и в классификации мы можем выделять группу (или класс) следов птиц, следов парнокопытных и др. Однако это все же только следы, а не остатки самого животного. В соответствии с этим группу следов птиц мы будем называть не *Aves*, а *Avipedia*.

Значительная часть следов позвоночных может быть приписана животным определенного класса, а мезозойские и третичные следы уже нередко допускают распределение их по зоологическим отрядам. Поэтому для классификации следов позвоночных животных в принципе могут быть приняты соответствующие зоологические названия с заменой окончания на *-pedoidea*, *-pedida*, *-pedia* и т.д. Для родовых названий предложено окончание *-peda*. При этом уже нельзя использовать зоологические названия рода, поскольку по следам зоологический род (в подавляющем большинстве случаев и семейство) определить нельзя. Редчайшие исключения представляют случаи совместных находок следов и костного материала.

Все следы жизнедеятельности организмов прежде всего подразделяются на следы беспозвоночных животных *Invertebratichnia* и следы позвоночных животных (*Vertebratichnia*) (рис. 1). Кроме того, могут быть выделены следы жизнедеятельности растений - *Phytichnia*, в отношении которых пока известно очень мало. Это главным образом следы сверлящих водорослей (*Algichna-sea*). Следы представителей различных классов позвоночных обозначаются соответственно *Piscichnia*, *Amphibipedia*, *Reptilipedia*, *Avipedia* и *Mammalipedia* (рис. 2). Дальнейшее подразделение производится, где это возможно, также в соответствии с зоологической классификацией, но с окончанием *-pedia*, *-pedidae*, показывающим, что имеется в виду след животного, а не его остатки.

Следы птиц трудно приписать тому или иному семейству и для них пока рекомендуется одно родовое название - *Avipedia*. Среди следов млекопитающих различаются следы непарнокопытных (*Perissidactylipedia*), парнокопытных (*Artiodactylipedia*), хоботных (*Proboscidipedia*). Следы хищников (*Carnivoripedia*), грызунов (*Rodentipedia*) и насекомоядных (*Insectivoripedia*) различать не всегда легко. Для некоторых

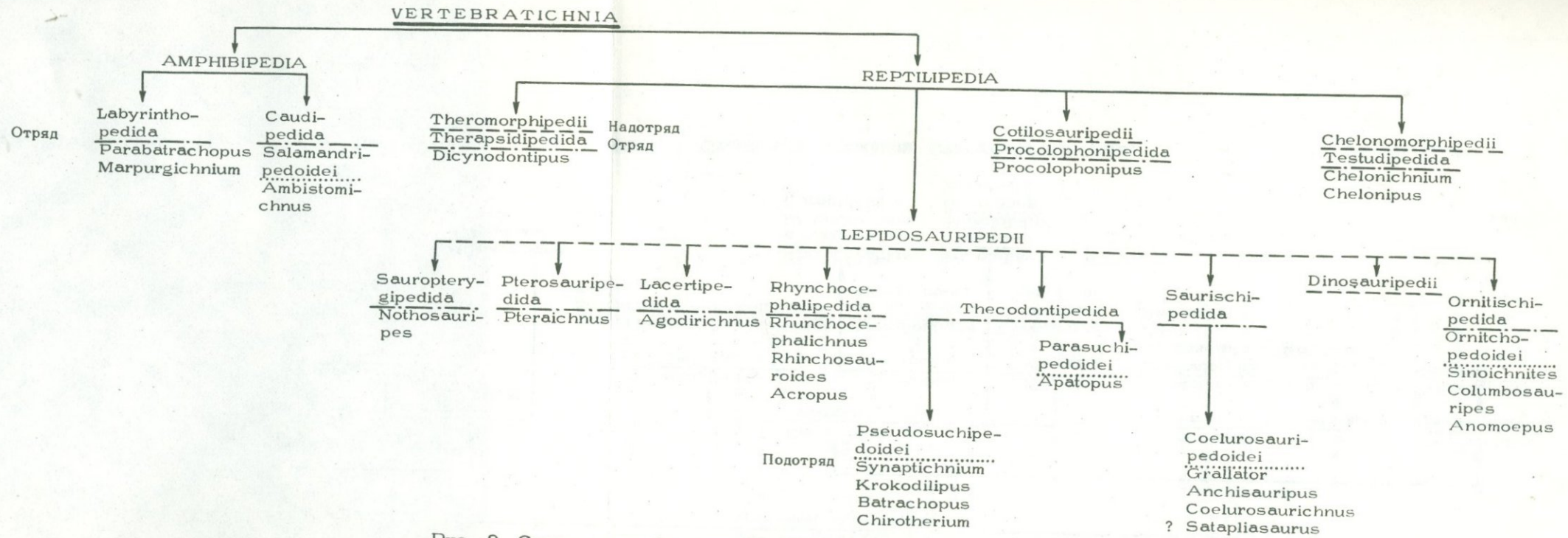


Рис. 2. Схема классификации Vertebratichnia.

INVERTEBRATICHNIA

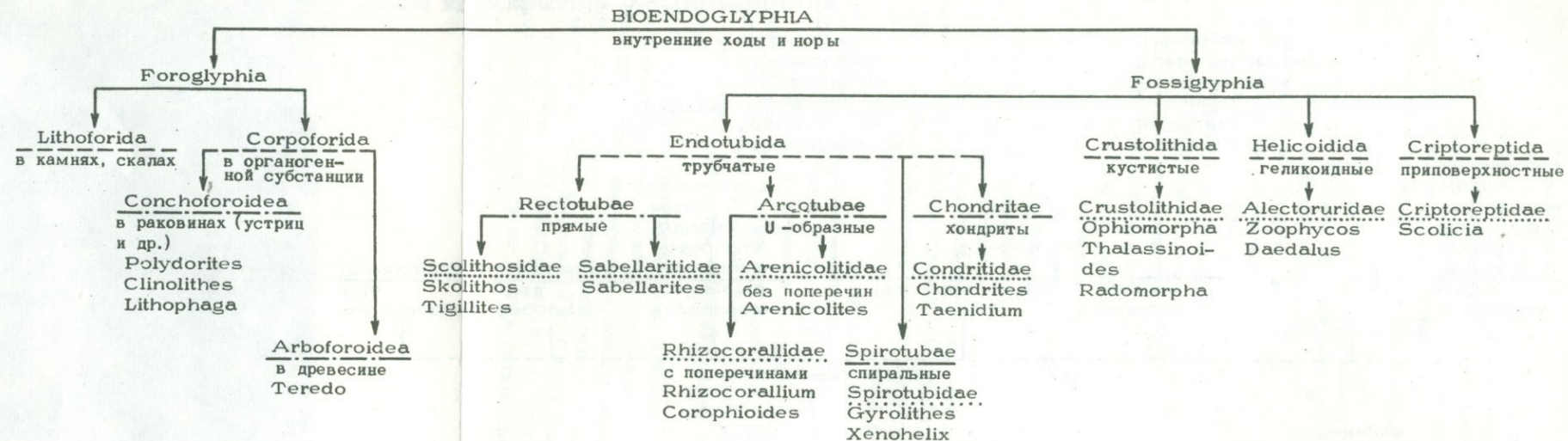


Рис. 3. Схема классификации Invertebratichnia.

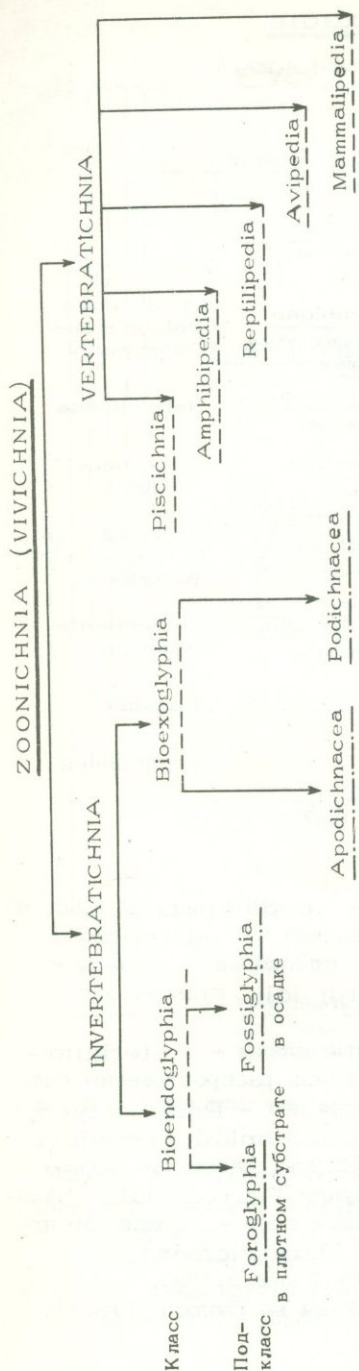


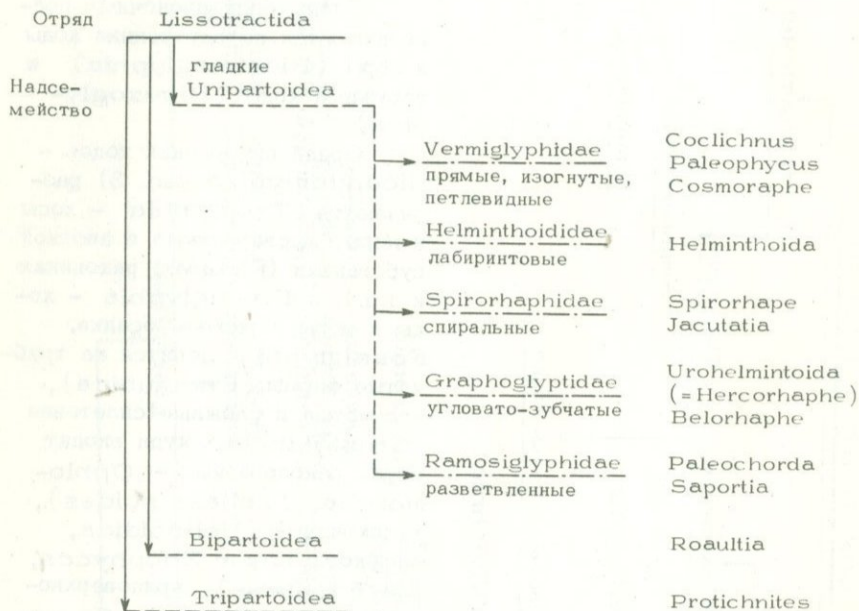
Рис. 1. Схема классификации Zoonichnia (Vivichnia).

групп классификация может быть доведена до отдельных подсемейств (например, для следов рогатых жвачных Pecoripedoidei).

Следы беспозвоночных подразделяются на внутренние ходы и норы (Bioendoglyphia) и наружные ходы (Bioexoglyphia).

Среди внутренних ходов - Bioendoglyphia (рис. 3) различаются Foroglyphia - ходы и норы, высверленные в плотной субстанции (в скалах, раковинах и т.д.), и Fossiglyphia - ходы и норы в рыхлом осадке. Fossiglyphia делятся на трубчатые формы (Endotubida), кустистые и сложные сплетения (Crustolithida, куда входят норки ракообразных - Ophiomorpha, Thallassinoides), геликоидные (Helicoidida, широкоизвестные Zoophycos, или Taonurus), приповерхностные ходы и галереи (Cryptoreptida, Scolicia, Subphyllorchorda). Среди наиболее разнообразной группы Endotubida различаются подгруппы Rectotubae - это Skolithos, Sabelidites - простые вертикальные трубки (и их ядра - стержни); Arcotubae - изогнутые трубки с двумя выходами на поверхность дна (Rhizocorallium, Corophioides, Arenicolites); Spirotubae - спиральные трубки - Xenohelis, Gyrolithes, наконец - Chondritae - сильно ветвящиеся трубчатые ходы (Chondrites, Fucoides и др.).

Bioexoglyphia - наружные ходы - делятся на два клас-

Рис. 4. Схема классификации Lissotractida.

са - следы ползания (без конечностей) - Apodichnacea (рис. 4) и следы передвижения при помощи конечностей - Podichnacea. Среди Apodichnacea выделяются сплошные следы - Tractoidii, далее прерывистые - Interruptidii, куда входят Spirodesmos, Saerichnites (рис. 5).

Особую группу составляют звездчатые следы - Asterichnidiidii (Lorenzina, Stelloglyphus), очень распространены сетчатые Dictyonidii - наподобие пчелиных сот - Paleodictyon. Дальше идут очень редкие кольцевые Circulichnidiidii (Laevicyclus). Отдельные мелкие разрозненные фигуры, такие как Rusophycus, Bifungites, объединены в группу Farraginidii. Наконец, объемные формы на верхней поверхности слоя - тубики, пропущенные через кишечник - Forciminidii (Lumbricaria).

Каждая из этих групп подразделяется более подробно. Так, Tractoidii, или сплошные полосы - делятся на гладкие Lisso-

BIOEXOGLYPHIA

APODICHNACEA (REPICHNACEA)

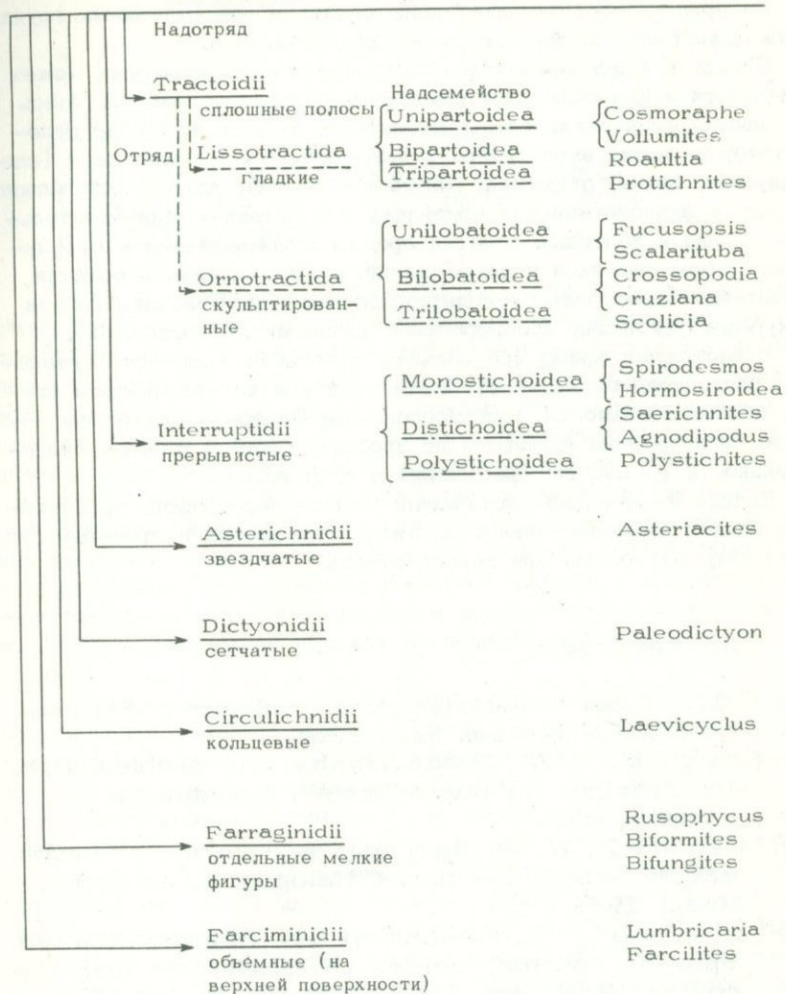


Рис. 5. Схема классификации Apodichnacea (Repichnacea).

tractida и скульптурованные Ornotractida. Среди гладких форм различаются полосы одинарные - с одним полем, двойные и тройные (с тремя полями) - Unipartoidea, Bipartoidea, Tripartoidea. Среди Unipartoidea мы видим прямые или изогнутые, петлевидные Vermiglyphidae (Cochlochnus, Cosmoraphe, Vermiglyphus), лабиринтовые - Helminthoididae, спираль-

ные - Spiroraphidae, угловато-зубчатые Graphoglyptidae (Beloraphe, Hercoraphe) и разветвленные Ramosoglyphidae (Palaeochorda, Saportia).

На приложенных таблицах даны общие, а для отдельных групп и несколько более детальные схемы классификации.

Наряду с подразделением собственно следов животных может применяться и классификация следов их жизнедеятельности. Здесь различаются физические следы жизнедеятельности, в основе деления которых лежит экологическая классификация А. Зейлахера (следы питания, покоя, движения, жилые постройки). Кроме того можно говорить о физиологических признаках или остатках жизнедеятельности: следы и телесные остатки процесса размножения - скорлупа яиц; следы болезней и повреждений; следы питания - остатки пищеварения (копролиты), содержимое желудка, признаки гибели (иммурация раковины, просверленной хищными гастроподами).

В настоящее время все большее и большее количество геологов и палеонтологов начинает заниматься или интересоваться следами жизнедеятельности. При Всесоюзном Палеонтологическом обществе организована Комиссия по проблематикам и следам жизнедеятельности (с местом пребывания в г. Львове).

Крайне желательно составление атласа иероглифов, проблематик и следов жизнедеятельности. Автор обращается с просьбой присылать ему материалы для такого атласа.

Литература

- Вялов О.С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, 1966.
- Häntzschel W. Trace fossils and problematica. - In: Treatise on Invertebrate paleontology. W. Kansas, 1962.
- Häntzschel W. Vestigia invertebratorum et problematica. - In: Fossilium Catalogus. I. Animalia. Haag, 1965.
- Krejci-Graf K. Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fahrten, Bauten, Hieroglyphen und Fucoiden. Senckenbergiana. Frankfurt a. M., 1932, 14.
- Kuhn O. Ichnia tetrapodorum. - In: Fossilium Catalogus. I. Animalia. Gravenhage, 1963.
- Lessertisseur J. Traces fossiles d'activité animal et leurs signification paleobiologique. - Mém. Soc. Géol. France, 1955.
- Müller A. Zur Ichnologie, Taxilogie und Ökologie fossiler Tiere. Freiburger Forschungshefte. Berlin, 1962.

А.Н. Иванов

О КОЛЕБАНИЯХ В СКОРОСТИ ОНТОГЕНЕЗА
У АММОНИТОВ В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ
И ФИЛОГЕНЕТИКОЙ

Полнота сведений об изменчивости всегда была важнейшим достоинством видовых описаний и признаком основательности выделения новых видов. У аммонитов, кораллов и некоторых других ископаемых организмов представляется возможность изучать изменчивость не только взрослых, но и молодых форм в разных возрастных стадиях и даже изменчивость в самой скорости онтогенеза. Изменчивость в скорости онтогенеза, как мы намерены показать в настоящей статье, вовсе не является бесполезной для систематики особенностью индивидуального развития некоторых аммонитов. Явления колебания в скорости онтогенеза, будучи ненаследственными модификациями, представляют известный интерес и для изучения филогенеза, потому что ускорение и замедление онтогенеза проявляются и в филогенезе уже как наследственные, эволюционные изменения.

Варьирование скорости онтогенеза необходимо отличать от варьирования скорости роста. Онтогенез - развитие особи, обязательно включающее в себя морфологические превращения и рост, то есть качественные изменения. Следовательно, варьирование скорости онтогенеза - изменчивость в скорости качественных превращений. Споры нет, рост и конечные размеры - важные биологические и систематические признаки - также подвержены изменчивости. Но у аммонитов мы не сможем сделать ни шагу вперед в изучении изменчивости скорости онтогенеза, если будем смешивать это явление с колебаниями скорости роста. Как будет показано ниже на фактическом материале, при исследовании аммонитов одной популяции, то есть раковин, собранных в одном и том же месте (районе) из одного и того же фациально неизменного слоя, есть все основания принимать диаметр раковины за критерий их возраста. В таком допущении нет ничего необычного. За отсутствием других критериев возраста аммонитов, еще не вступивших в стадию развития конечной жилой камеры, об их возрасте обычно судят по размерам. Признав одинаковый возраст раковин с одинаковым диаметром, мы получаем возможность судить о том, какие раковины ушли вперед в своем развитии, а какие отстали, не успели еще

развить признаки, уже выраженные у первых. Само собой разумеется, что при этом мы должны точно знать последовательность онтогенетических превращений, свойственных данному роду и виду.

И.И. Шмальгаузен (1935), исследуя рост у животных, пришел к выводу, что „интенсивность роста и скорость дифференцировки могут изменяться до известной степени независимо друг от друга“. Можно предполагать, что это как раз имеет место у аммонитов. Раковина у них растет приблизительно равномерно. Моменты же задержки роста раковины, если они и имели место, легко обнаруживаются на раковине в виде пережимов, постоянных или случайных. Спиральность раковины аммонитов, равно как и других головоногих моллюсков, а также брюхоногих и, может быть, фораминифер – важный залог правильности суждения об относительном возрасте раковины по ее диаметру.

Сравнение морфологической развитости раковин одинакового диаметра может дать лишь общее впечатление о наличии колебаний в скорости онтогенеза у данного вида. Чтобы подойти к точному учету этого явления и количественной оценке его размаха, нужно фиксировать диаметр, при котором происходит то или иное важное онтогенетическое превращение, например, появление или исчезновение скульптурных образований, переход через определенный рубеж в относительных размерах ширины и высоты оборота и т.п. В результате мы получаем ряд варьирования диаметра раковины, при котором совершается закономерное, онтогенетическое превращение. Диаметр соответствует возрасту, а наш вариационный ряд показывает, следовательно, изменчивость возраста, в котором происходит это превращение. Возраст же – показатель времени, затраченного на превращение, то есть показатель темпа, скорости онтогенеза. Итак, практически варьирование скорости онтогенеза будет варьированием диаметра в момент перехода из одной стадии онтогенеза в другую.

Теоретически возможна совершенно противоположная позиция – считать показателем возраста не размер (диаметр) раковины, а, наоборот, степень морфологической ее развитости. Тогда раковины, достигшие определенной стадии онтогенеза, не взирая на различия размера, окажутся одновозрастными, и варьирование их диаметра станет отражать изменчивость в скорости роста. Но в таком случае нужно принять, что и вступление в стадию конечной жилой камеры, сопряженную с прекращением роста, должно происходить при резко отличных размерах. Иначе говоря, конечный диаметр должен быть резко отличным. Это обстоятельство и открывает возможность для эмпирического решения вопроса о том, какая же позиция верней при исследовании данной популяции. Нужно выяснить, сколь изменчив в ней конечный диаметр раковины. Если он относительно постоянен или подвержен колебаниям в меньшей степени, чем диаметры, при которых происходят важные онтогенетические превраще-

ния, то верна первая позиция: размер — показатель возраста, и можно исследовать изменчивость в скорости онтогенеза.

Колебание в скорости онтогенеза в популяции вида, пока оно не приобрело направленного характера (в сторону преобладающего замедления или ускорения онтогенеза), не отражается на внешнем облике и размерах взрослых форм аммонитов. Разница только в том, что одни из них достигают морфологически конечного, взрослого состояния раньше, другие позже. На первый взгляд может показаться, что для систематики мало интересно, в каком темпе шла смена стадий онтогенеза разных раковин, если конечный результат — взрослые формы — оказался одинаковым. Вероятно, с этим можно было бы согласиться, если бы нам в практике определения и описания новых форм приходилось иметь дело только со взрослыми, закончившими свое развитие формами. К сожалению, так бывает редко. Сплошь и рядом палеонтолог имеет дело с экземплярами, лишенными конечной жилой камеры, и учет колебаний скорости онтогенеза избавит его от ошибок.

Летом 1937 г. на Мангышлаке, в районе Восточного Кара-Тау в гряде Сары-Каспар, в окрестностях колодца Джармыш, в слое известкового песчаника с массой раковин ринхонелл нами было собрано свыше трехсот экземпляров *K. calloviensis*. Раковина *K. calloviensis* в ходе онтогенеза претерпевает значительные изменения. Особенно обращают внимание превращения в скульптуре. Раковины, находящиеся в разных стадиях развития, если пренебречь различиями в размерах, вполне могут быть отнесены по меньшей мере к трем разным родам.

Последовательность онтогенетических превращений — формы раковины и скульптуры — можно свести к следующим основным стадиям:

1. Стадия гладкой раковины охватывает начальную часть раковины до диаметра 1,6–2 мм, обороты вздутые, пупок широкий. Свойственна всем аммонитам.

2. Первично-бугорчатая стадия наблюдается при диаметре раковины от 2 до 3 мм. Раковина обладает редкими (около 9 на обороте), но крупными боковыми бугорками.

3. Субкосмоцерасовая стадия начинается приблизительно при диаметре 3 мм, когда к боковым бугоркам прибавляются внешние и внутренние ребра и постепенно усиливающееся уплощение внешней стороны, ограниченное с боков невысокими внешними бугорками. Сечение оборота из эллиптического делается вздуто-трапециевидным. Боковая высота оборота растёт, но остается меньше ширины.¹

¹ Мы пользуемся терминологией раковины по Г.Я. Крымгольцу (1960), но вместо „толщины оборота“ предлагаем термин „ширина оборота“, введенный в русскую литературу еще А.П. Карпинским.

Устьевое отношение достигает единицы только к концу стадии. Конец же стадии определяется исчезновением боковых бугорков, обычно при диаметре около 20 мм. Исчезновение внешних бугорков происходит позже, но момент этот трудно уловим и не может служить для разграничений стадий. Число внешних и внутренних ребер на обороте непрерывно растет, но реберное отношение остается равным или мало превышает 2. Боковые бугорки не покрываются последующим оборотом, его умбональная стенка только касается их. М. Неймайр (1892, с. 53) называл эту стадию, свойственную всем кепплеритам и космоцерасам, „паркинсониевой“, а Л. Спат (1932, с. 80) „космоцерасовой“. Ни то ни другое нельзя признать удачным. Мы предлагаем название субкосмоцерасовая потому, что она была той основой, из которой впоследствии филогенетически возникла настоящая космоцерасовая стадия.

4. Кепплеритовая стадия начинается исчезновением боковых бугорков при диаметре около 20 мм и характеризуется сохранением внешнего уплощения. Эта стадия, названная М. Неймайром (1892, с. 53) „рунцинатной“, продолжается у *K. calloviensis* до конечной жилой камеры и не сменяется, как у некоторых других видов того же рода, „макроцефалитовой“ стадией (по М.Н. Неймайру), то есть стадией округленного, лишенного внешнего уплощения оборота. Внешние бугорки приблизительно к диаметру в 40 мм исчезают. Оборот ставится выше, и устьевое отношение все более и более превышает единицу, доходя при диаметре 80 мм до 1.22, наиболее широкая часть оборота с диаметра 35 мм находится ниже вершины предыдущего оборота. В то же время оборот начинает покрывать боковые бугорки, или, точнее, место разветвления внутренних ребер. Число внешних ребер на обороте увеличивается быстрее числа внутренних ребер. Реберное отношение постепенно увеличивается, а при диаметре 80 мм достигает 5.

5. Стадия конечной жилой камеры начинается при диаметре 80–85 мм и характеризуется рядом особенностей, отличающих ее от предыдущей стадии. Внешние ребра исчезают, отчего внешняя часть оборота становится гладкой, но следы внешнего уплощения сохраняются. Внутренние ребра делаются резкими, грубыми. Высота оборота, достигнув максимума при диаметре 80–90 мм, к концу конечной жилой камеры уменьшается не только относительно, но и абсолютно. Устьевое отношение вновь приближается к единице. Пупок резко расширяется в связи с отходом раковины от нормального завивания. Вполне сохранившееся конечное устье не удалось наблюдать.

Характеристика стадий дана нами применительно к особям, имеющим среднюю, нормальную, скорость онтогенеза. В дополнение приводим сводную таблицу изменения мерных признаков раковины, которая получена в результате обработки данных измерения этих признаков у многих экземпляров по стандартным диаметрам. В таб-

лице все величины представляют собой среднее, вычисленное для диаметров 5 и 7 мм из 7 экземпляров, 10 мм - из 20, 20 мм - из 40, 30 мм - из 50, 40 мм - из 25, 50 мм - из 18, 60 мм - из 16, 70 мм - из 8, 80 мм - из 5, 90 мм - из 12, 100 мм - из 3, 110 мм - из 2. Для устьевого отношения (боковая высота к ширине оборота) и реберного отношения (число внешних ребер к числу внутренних ребер) в таблице даны средние, и потому они не всегда совпадают с идеальным отношением, то есть отношением приведенных в таблице средних.

Для изучения варьирования скорости онтогенеза методами вариационной статистики годен не каждый признак, а только те, в изменении которых есть стадии, наступление и окончание которых легко фиксируется, то есть удастся отметить диаметр раковины, при котором происходят эти изменения. У *K. calloviensis* такими признаками оказались: исчезновение боковых бугорков, равенство боковой высоты и ширины оборота (устьевое отношение равно 1), покрытие боковых бугорков последующим оборотом. Эти признаки характеризуют как раз вступление раковины в кешплеритовую стадию.

Особенно обращают внимание колебания диаметра раковины, при котором исчезают боковые бугорки. Экземпляры, у которых удалось зафиксировать диаметр при исчезновении бугорков, распределились следующим образом:

Бугорки исчезают при диаметре, мм:	Классы	Частота (n)
10-15	I	7
15-20	II	28
20-25	III	16
25-30	IV	7
30-35	V	3

$$n = 61; M \pm m = 20.6 \pm 0.6 \text{ мм}; V \pm m = 24.3 \pm 3.2\%$$

где n - число вариантов; M - среднее арифметическое с ошибкой (m); V - коэффициент варьирования с ошибкой (m).

Как видно из таблицы изменения мерных признаков, относительная величина боковой высоты оборота увеличивается. Вследствие этого устьевое отношение с возрастом увеличивается и достигает единицы при диаметре около 20 мм. Но диаметр, при котором устьевое отношение становится равным единице, весьма непостоянен. Мы получили для него следующий вариационный ряд:

Диаметр, при котором устьевое отношение равно 1, мм:	Классы	Частота (n)
10-15	I	13
15-20	II	21
20-25	III	8
25-30	IV	4
30-35	V	3
35-40	VI	2

$$n = 51; M \pm m = 20.0 \pm 0.8 \text{ мм}; V \pm m = 32.9 \pm 3.3\%.$$

И в том и другом вариационных рядах средние оказались почти равными, то есть исчезновение бугорков и равенство высоты ширине оборота в среднем происходит при диаметре, близком к 20 мм. О достаточно полной корреляции между этими двумя признаками говорит низкий коэффициент варьирования устьевого отношения при исчезновении бугорков. Он равен всего $5.8 \pm 0.6\%$. В среднем устьевое отношение оказалось равным 1.04.

В ходе онтогенеза, как видно из таблицы, относительная величина диаметра пупка сокращается. Раковина становится все более и более инволютной. При диаметре 10 мм оборот только касается бугорков предыдущего оборота. С увеличением инволютности оборот все теснее прижимается к ним, они вдавливаются в пупковую стенку и, наконец, покрываются совсем. Начало покрытия происходит при равном диаметре. Экземпляры, подобранные по этому признаку, составили следующий вариационный ряд:

Диаметр, при котором начинают покрываться боковые бугорки, мм:	Классы	Частота (n)
20-27	I	5
27-34	II	15
34-41	III	11
41-48	IV	7
48-55	V	2

$$n = 40; M \pm m = 35.6 \pm 1.2 \text{ мм}; V \pm m = 20.9 \pm 2.3\%.$$

Если для трех рассмотренных вариационных рядов построить кривые распределения вариантов, то все три кривые оказываются асимметричными с одинаково смещенной влево вершиной. Это обусловлено тем, что во всех трех случаях максимальная частота соответствует второму классу. Он вообрал в себя слишком много экземп-

ляров потому, что первые два класса по существу неравноценны последующим классам. Чем больше становится диаметр раковины, тем меньшее значение имеют различия в несколько миллиметров.

Итак, причина асимметричности кривых в неравноценности классов, а их неравноценность — неравноценность раковин, охватываемых первыми и последними классами ряда. Приведенные вариационные ряды показывают значительное варьирование возраста (диаметра), в котором появляются или исчезают признаки, характеризующие окончание субкосмоцерасовой стадии и вступление в кеплеритовую стадию, что происходит на средних оборотах раковины с диаметром от 10 до 40 мм. Возраст, в котором раковины вступают в более ранние стадии, варьирует менее значительно. Так бугорки появляются в среднем при диаметре 1.7 мм с колебаниями от 1.6 до 1.9 мм. Коэффициент варьирования диаметра при появлении бугорков $7.2 \pm 2.2\%$. Внешние ребра появляются в среднем при диаметре 2.9 мм с колебанием от 2.3 до 3.3 мм. Коэффициент варьирования здесь $14.4 \pm 3.6\%$. Есть основание считать, что скорость онтогенеза в ранних стадиях развития раковины варьирует гораздо меньше, чем скорость превращений, характерных для средних оборотов.

Еще более важный вывод, от которого зависит правильность ранее сделанных заключений, позволяет сделать изучение варьирования диаметра, при котором происходит характерное для конечной жилой камеры появление или исчезновение некоторых признаков. Из-за отсутствия в нашем распоряжении раковин с конечным устьем, это варьирование даст нам возможность судить, насколько изменчив конечный размер раковины.

Диаметр, при котором начинается отход спирали, мм:	Классы	Частота (ν)
75-80	I	1
80-85	II	6
85-90	III	5

$$n = 12; M = 84.7 \pm 0.8 \text{ мм}; V \pm m = 3.4 \pm 0.7\%.$$

Диаметр, при котором исчезают внешние ребра, мм:	Классы	Частота (ν)
73-78	I	3
78-83	II	4
83-88	III	3

В обоих случаях коэффициенты варьирования оказались поразительно низкими. Это означает, что в исследуемой популяции взрослые особи обладали довольно устойчивым конечным размером раковин. А раз это так, то описанное выше варьирование диаметра, при котором наступает кешплеритовая стадия, с коэффициентами, в несколько раз большими, не могло быть вызвано колебаниями конечного диаметра раковины и должно быть истолковано как варьирование скорости онтогенеза при относительно постоянном конечном диаметре.

Допустимо предположение, что установленное нами варьирование диаметра при вступлении в кешплеритовую стадию вызвано сильным варьированием в этот период внутренней высоты оборота. Это привело бы к тому, что раковины одного возраста имели бы разные диаметры. Фактические данные о варьировании внутренней высоты оборота, измеренной по стандартным диаметрам, не подтверждают такого предположения. Коэффициенты варьирования при диаметре 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 мм соответственно равны 4.9 ± 0.8 ; 5.8 ± 0.6 ; 5.4 ± 0.6 ; 5.3 ± 0.8 ; 3.2 ± 0.6 ; 3.1 ± 0.6 ; 3.8 ± 1.1 ; 10.5 ± 3.7 ; 5.6 ± 1.3 . Как видно, внутренняя высота оборота в ходе онтогенеза варьирует слабо и примерно одинаково в разных возрастных стадиях. Коэффициент ее варьирования много ниже, чем коэффициент варьирования диаметра раковины при начале кешплеритовой стадии.

Из приведенных выше данных об относительном постоянстве возраста (диаметра) вступления раковины в стадию конечной жилой камеры и малой изменчивости скорости прохождения ранних стадий онтогенеза можно сделать вывод о том, что варьирование скорости онтогенеза захватывает преимущественно средние стадии.

В изученной популяции, конечно, чаще всего встречаются формы с нормальной, то есть средней скоростью развития. Но вместе с ними встречаются брадиморфные и тахиморфные особи. При этом сильно уклоняющиеся по скорости развития особи рядом промежуточных форм связаны с нормой. Получается непрерывный ряд, что не позволяет отделять крайние отклонения в особые виды, подвиды, вариации. Между тем, авторы, не располагающие достаточным количеством экземпляров, склонны это делать.

Цитович (1912) описала изученный нами вид под именем *Kepplerites enodatum* Nik. и выделила особую вариацию *var. robusta*, которая является не чем иным, как брадиморфной формой. Она отличается, по характеристике Цитович, тем, что дольше сохраняет форму и скульптуру, которые свойственны молодым оборотам типичной формы. Начальные же и последние обороты почти тождественны. Это подтверждается изображениями.

Обычно брадиморфные особи при диаметре свыше 20 мм отличаются несколькими более или менее сопряженными между собой признаками: сохранением боковых бугорков, резко выраженными

двухветвистыми ребрами и относительно широким оборотом (ширина больше боковой высоты). Нередко к этим признакам присоединяется и сравнительно широкий пупок. Все это — признаки субкосмоцерасовой стадии, которая нормальной особью уже пройдена до диаметра 20 мм.

В противоположность брадиморфным тахиморфные особи уже до диаметра 20 мм потеряли боковые бугорки, имеют более узкий оборот (ширина менее высоты), частые тонкие ребра и нередко относительно узкий пупок.

Колебания в скорости онтогенеза вовсе не являются единственной причиной разнообразия среднего возраста, которые наблюдаются в популяции. Нередко раковины обладают такими особенностями, которые не удается подвести под брадиморфию или тахиморфию. Исследование онтогенеза этих раковин приводит к выводу о существовании особых, не зависящих от скорости течения онтогенетических превращений, вариаций. Их мы назвали собственно вариациями (1945). Речь идет о таком отклонении от нормы, которое возникает на ранних стадиях и проходит через онтогенез до конечной жилой камеры. Чаще всего это касается ширины оборота, частоты ребер и ширины пупка.

Е.И. Соколова (1950), описывая мангышлакских кепплеритов, выделила по одному экземпляру новый вид *K. filocostatus* Sok.

На наш взгляд, этот экземпляр принадлежит наиболее распространенному на Мангышлаке виду *K. calloviensis* Sow. и обладает признаками тахиморфной формы этого вида: раннее исчезновение бугорков, частые внешние ребра, относительно узкий пупок (измерения автора вида расходятся с изображением). И только уплощенный и высокий оборот приходится отнести за счет собственно варьирования.

Общие выводы

Если аммониты происходят из одного места и слоя, то изменчивость экземпляров, не достигших взрослого состояния, в большей или меньшей степени может быть обусловлена колебаниями в скорости онтогенеза.

Что представляет собой варьирование скорости онтогенеза у аммонитов одной популяции, поясняет схема, приведенная на рис. 1. Три особи изображены здесь в виде конусов в разрезе. Разрез позволяет видеть смену стадий в онтогенезе. Скорость роста одинаковая, и все три особи имеют равный конечный размер. Высота определяет возраст. Первая, наиболее ранняя стадия заканчивается у всех особей на одной высоте — в одном и том же возрасте. Вторая (средняя) стадия заканчивается у разных особей на разной вы-

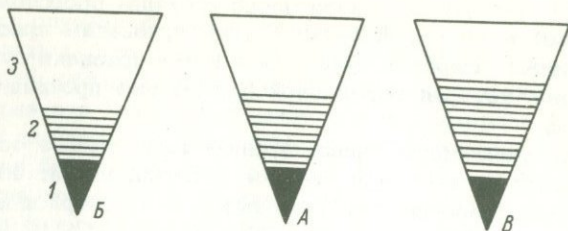


Рис. 1. Схема варьирования скорости онтогенеза:

А - нормальная, Б - тахиморфная, В - брадиморфная особи. 1, 2, 3 - последовательные стадии онтогенеза.

соте. Значит, разные особи разное время пребывают в этой стадии. Быстро превращающаяся тахиморфная особь (В) заканчивает эту стадию раньше, чем особь со средней скоростью онтогенеза (А); замедленно превращающаяся, брадиморфная особь делает это значительно позже. Таким образом, возраст, в котором достигается третья, последняя стадия онтогенеза, у всех разный. Он подвержен варьированию. Значит, варьирует скорость, с которой идет превращение одной стадии в другую. Чаще всего в популяции будут встречаться особи, близкие по скорости онтогенеза к норме (А). Под конусами нашей схемы можно подразумевать и только отдельные органы. Тогда они будут показывать варьирование скорости онтогенеза органа.

Различия во времени появления тех или иных признаков в онтогенезе аммонитов из одной популяции не могут служить основанием для выделения тахиморфных или брадиморфных форм в особые виды или подвиды, если между этими формами и нормой существуют переходы. Следовательно, ускорение и замедление онтогенеза носят вариационный характер и затрагивают лишь фенотип.

Варьирование скорости онтогенеза у аммонитов, практически определяемое как варьирование диаметра, при котором совершаются те или иные онтогенетические превращения, необходимо отличать от сходных по эффекту явлений в онтогенезе, причинно обусловленных филогенетическим процессом. Конечно, организм в целом со всеми его реакциями - продукт филогенеза, и сама возможность варьирования скорости онтогенеза и его пределы обусловлены филогенезом, но, как всякие модификации, это варьирование еще не является конкретным выражением филогенетического процесса, а только указывает на возможные пути эволюции.

Отсутствие переходных форм между „тахиморфными“ и „брадиморфными“ по своему облику особями, происходящими из одного места и тем более из разных мест и особенно из разных стратиграфических горизонтов, может свидетельствовать уже об изменениях филогенетического характера, в результате которого бывшая тахи-

Таблица мерных признаков раковины *Kepplerites calloviensis* Sow.
(по данным измерения 297 экземпляров)

Показатели	Диаметр, мм												
	5	7	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110
Боковая высота ¹	$\frac{43}{2.2}$	$\frac{40}{2.8}$	$\frac{43}{4.3}$	$\frac{44}{8.8}$	$\frac{45}{13.5}$	$\frac{46}{18.4}$	$\frac{46}{23.0}$	$\frac{47}{28.2}$	$\frac{48}{33.6}$	$\frac{46}{36.8}$	$\frac{47}{42.3}$	$\frac{47}{47}$	$\frac{27}{43.0}$
Ширина оборота	$\frac{61}{3.1}$	$\frac{54}{3.8}$	$\frac{50}{5.0}$	$\frac{42}{8.4}$	$\frac{41}{12.3}$	$\frac{41}{16.4}$	$\frac{40}{20.0}$	$\frac{41}{24.6}$	$\frac{41}{28.7}$	$\frac{40}{32.0}$	$\frac{39}{35.0}$	$\frac{40}{40.0}$	$\frac{37}{40.7}$
Устьевое отношение, мм	0.70	0.74	0.87	1.05	1.09	1.12	1.14	1.13	(1.14)	1.12	1.22	1.20	1.05
Внутренняя высота оборота	$\frac{33}{1.7}$	$\frac{32}{2.2}$	$\frac{33}{3.3}$	$\frac{35}{0.7}$	$\frac{33}{9.9}$	$\frac{32}{12.8}$	$\frac{31}{15.5}$	$\frac{31}{18.6}$	$\frac{30}{21.0}$	$\frac{30}{27.0}$	$\frac{30}{26.0}$	$\frac{32}{32.0}$	$\frac{27}{29.7}$
Диаметр пупка	$\frac{34}{1.7}$	$\frac{34}{2.4}$	$\frac{33}{3.3}$	$\frac{29}{5.8}$	$\frac{27}{8.1}$	$\frac{25}{10.0}$	$\frac{24}{12.0}$	$\frac{23}{13.8}$	$\frac{30}{14.8}$	$\frac{22}{17.6}$	$\frac{28}{18.9}$	$\frac{22}{22.0}$	$\frac{27}{29.7}$
Внешних ребер на обороте	22	32	39	66	89	113	128	148	148	198	172	-	-
Внутренних ребер на обороте	12	16	19	29	37	41	44	47	46	37	37	-	-
Реберное отношение	2.0	2.0	2.1	2.2	2.3	2.8	3.0	3.2	3.2	5.4	4.2	-	-

¹ В числителе - в процентах, в знаменателе - в миллиметрах.

морфия и брадиморфия стали уже нормой. Появились новые подвиды или виды, возникшие в результате филогенетического изменения скорости онтогенеза. Филогенетическое ускорение онтогенеза есть уже тахигенез, а филогенетическое замедление онтогенеза – брадигенез. По-видимому, тахигенез как процесс распространения признаков взрослого состояния на предшествующие стадии онтогенеза, происходящий сам по себе, следует отличать от акцелерации, то есть смещения стадии в результате развития новых признаков (надставок) во взрослом состоянии. Идущий вперед брадигенез приводит к утрате конечной стадии онтогенеза предков. Дефинитивной становится стадия, ранее переходящая в онтогенез.

Л и т е р а т у р а

- К р ы м г о л ь ц Г.Я. Методика определения мезозойских головоногих. Л., 1960.
- С о к о л о в а Е.И. Космоцератиды из верхнеюрских отложений Мангышлака. – В кн.: Геология Эмбенской области. Л.-М., 1950.
- Ц и т о в и ч К.А. О некоторых келловейских аммонитах Крыма и Мангышлака. – Ежегодник геологии и минералогии России, 1912, т. 14, вып. 7–8.
- Ш м а л ь г а у з е н И.И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. – В кн.: Рост животных. М., 1935.
- N e u m a y r M. und U h l i g. Uber die von H. Abich in Kaukasus gesammelten Jurafossilien. – Denkschr. Österr. Akad. Wiss., Math. nat. Kl., 1892, 59.
- S p a t h L.F. The Invertebrate faunas of the Bathonian-callovian Deposits of Jameson-Land. – Medd. Grønland, 1932, 87, No 7.

Е.В. Краснов

О ЦЕНТРАХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ГЕТЕРОГЕННОСТИ СКЛЕРАКТИНИЙ

Введение

Происхождение и эволюция любой таксономической группы организмов (типа, класса, отряда и т.д.) начинается с вида. Каждый вид, по Майру, представляет собой отдельную биологическую систему со специфичной устойчивостью к теплу, холоду, влажности и дру-

гим условиям, предпочтением к определенным биотопам, со свойственными ей продуктивностью, скоростью обновления популяций и множеством других биологических констант (Майр, 1968).

В связи с тем, что географическое видообразование – почти единственный способ видообразования у животных и встречается у многих растений, большой интерес при исследовании их эволюции приобретает изучение центров происхождения исследуемых групп, географических районов их формирования, разнообразия и расселения.

Учение о центрах происхождения, разработанное Вавиловым и его школой (Вавилов, 1926; Cooper, 1926 и др.), выдержало проверку временем и ныне привлекает все больше и больше внимания не только со стороны систематиков растений, но также зоологов и палеонтологов. Основные положения этого учения сводятся к нескольким пунктам:

- 1) видообразование приурочено к центрам происхождения, а формирование окончательных ареалов происходит уже после видообразования;
- 2) молодые виды характеризуются первичным эндемизмом;
- 3) центры происхождения видов часто не совпадают с современными центрами их разнообразия и распространения;
- 4) разнообразие видов приурочено в каждый исторический момент к центрам экологического оптимума.

Рассмотрим далее с позиций учения о центрах происхождения особенности исторического развития некоторых групп ископаемых коралловых полипов.

О двух центрах происхождения ругоз и склерактиний
и о двух линиях их развития

Исследуя общие закономерности эволюции древнепалеозойских табулят, Б.С. Соколов (1955) отметил значительную морфологическую и микроструктурную близость аулопорид к древнейшим видам одиночных ругоз из группы *Primitophyllum* Kaljo, с одной стороны, и близость лихенариид к колониальным *Favistella* Dana, с другой. Развивая эту мысль в дальнейших трудах, Соколов уже совершенно определенно пришел к выводу о том, что две древнейшие группы табулят – аулопориды и лихенарииды пошли по разным направлениям эволюции. „Наиболее ранняя дивергенция, – писал Соколов (1962), – характеризует отряды *Auloporida* и *Lichenariida* – уже в верхнем кембрии и нижнем ордовике эти линии следует считать разошедшимися”.

Древнейшие ругозы – представители групп одиночных стрепте-лазматид и колониальных люмвариид появились позднее табулят и достоверно установлены лишь из среднего ордовика. На их парал-

лельное развитие как двух основных эволюционных тенденций коралловых полипов указывали Сошкина (1947), Бэсслер (Bassler, 1950), Соколов (1955), Кальо (1960), Ивановский (1965а, 1965б), Спасский (1965) и другие исследователи.

На основании изучения ордовикских ругоз А.Б. Ивановский (1965б) выделяет две крупные палеобиогеографические области — Североамериканскую и Скандинавско-Балтийскую. Для первой из них характерным было широкое распространение колюмнариид и стрептелезматид, для второй — развитие стрептелезматид при полном отсутствии колюмнариид. Если к тому же учесть, что формы европейского типа появились в Америке лишь примерно в начале силура, очевидным становится существование двух достаточно обособленных центров происхождения и развития ругоз.

Первые мезозойские склерактинии известны с анизийского века среднего триаса, и уже в это время они были представлены различными по характеру размножения и строению скелета группами одиночных и колониальных кораллов. Среди древнейших одиночных склерактиний существовали роды с пластинчатыми септами, без пор, с диссепиментной эндотеккой и паратекальной стенкой (*Montlivaltia*) и роды с пластинчатыми пористыми септами, синаптикулярной эндотеккой и археотекальной стенкой (*Triadophyllum*, *Conophyllia*)

Расселение мезозойских склерактиний происходило из двух значительно удаленных районов земного шара — западной части Тетиса и его крайнего востока. В Средиземноморской провинции Тетиса в анизийский и ладинский века триаса обитали представители всех главных ветвей склерактиний — археоценной (*Actinastrea*, *Thamnasteria*, *Koilocoenia*, *Procyathophora*, *Protoheterastrea* и др), астреидной (*Montlivaltia*, *Thecosmilia*, *Elysastreae* и др.), и фунгиидной (*Triadophyllum*, *Conophyllia*, *Margarosmilia* и др.). В то же время Сахалино-Японская провинция характеризуется лишь видами астреидной ветви (*Montlivaltia*, *Thecosmikia*), а представители фунгиидной и археоценной ветвей появляются здесь в самом конце триаса.

Определенно намечаются два центра происхождения склерактиний — Средиземноморский и Тихоокеанский (одиночные и колониальные астреиды). В самом конце палеозоя эти же районы были ареной развития последних ругоз.

Интересно проследить в связи с этим иммиграцию плерофиллид — единственных представителей стрептелезматидной ветви ругоз, обнаруженных до настоящего времени в мезозое. Появившись в раннем карбоне в районе Северо-Западной Европы, виды рода *Plerophyllum* распространились в пермское время в районы Урала, Закавказья, Северо-Востока Сибири, Ирана, Южного Китая, острова Тимор и Австралии. В раннем триасе виды *Plerophyllum*, близкие тиморским и австралийским, отмечаются в Закавказье, из чего напрашивается вывод об обратном распространении раннемезо-

зойских плерофиллид с востока на запад. Район острова Тимор в Юго-Восточной Азии можно рассматривать как центр расселения плерофиллид, давших начало примитивным триасовым склерактиниям, относимым нами к астреидной ветви. Изучение филогенеза и онтогенеза плерофиллид также свидетельствует в пользу генетической связи плерофиллид и астреид.

Из района Тимора астреиды быстро распространились в западном и восточном направлениях, достигнув в карнийское время Европы и Америки. В пределах СССР поздне триасовые астреиды обнаружены на Северном Кавказе, на Памире и на Дальнем Востоке.

Отсутствие среднетриасовых археоциенитов во всех районах, кроме Европы, мы связываем с происхождением этой ветви от другой группы ругоз – колюмариид, обитавших в тех же местах.

Таким образом, наметившиеся у табулят и резко выраженные у ругоз и склерактиний различия в характере вегетативного размножения, микроструктуре и гистологии скелетных элементов, а также наличие среди древних ругоз и склерактиний обособленных центров происхождения и расселения – все эти данные убедительно выявляют две независимые линии их эволюционного развития.

Автор вслед за Спасским (1965) не считает возможным допускать неоднократное появление в истории развития кораллов колониальных и одиночных форм, равно как и форм с одиночной гистологической структурой септ. Отмеченные признаки у рассматриваемых кораллов наиболее консервативны. Их становление и наследственное закрепление произошло в самом начале палеозойской эры в тесной связи с географической изоляцией центров происхождения и расселения этих групп.

Направления эволюции различных групп склерактиний

В анизийский век появились первые представители склерактиний, остатки которых происходят из отложений среднего триаса ФРГ, Чехословакии, Венгрии и Италии. В последние годы остатки среднетриасовых склерактиний обнаружены в СССР на Памире.

Триасовые виды рода *Triadophyllum* – одиночные трохоидные кораллы, обладавшие пластинчатыми септами, пористыми на последних стадиях онтогенеза и сплошными – на первых, были, вероятно, предками всех фунгиид. Стенка их археотекального типа, эндотека состоит из диссепиментов и немногочисленных синапטיкулов, днища отсутствуют. Гистологическая структура септ представлена простыми трабекулами, образующими параллельные ряды. По-видимому, уже в самом конце анизийского века от рода *Triadophyllum* произошли колониальные *Thamnasteria*, возникшие в результате внутривидового почкования первых. На ранних стадиях онто-

гене́за у некоторых видов *Thamnasteriidae* и близких им форм прослеживается последовательное уменьшение числа кораллитов до одного — исходного, отвечающего, очевидно, одиночному предку. Особенно наглядно это развитие от одиночных форм к колониям было прослежено нами на представителях рода *Dimorphastraea*, у которых вокруг центрального более крупного кораллита малые дочерние особи располагаются концентрическими рядами.

Еще в среднем триасе от *Triadophyllum* отходят другие одиночные конофиллиды и, в частности, род *Conophyllis*, внутриващечное почкование которых в дальнейшем приведет к становлению самых разнообразных колониальных фунгиид. Вероятно, от конофиллид отделяется род *Synastraea*, начальный для семейств *Synastraeidae* и *Haplaraeidae*, объединяющих колониальные, редко одиночные кораллы с неравномерно пористыми на всех стадиях онтогенеза септами, синаптикулярной стенкой и более усложненной по сравнению с конофиллидами гистологической структурой. Трабекулы этих двух семейств образуют уже не параллельные, а сходящиеся ряды с одной линией дивергенции. Аналогичное строение имели и представители *Thamnasteriidae*, отличающиеся от *Haplaraeidae* только внутриващечным почкованием, сливающимися септами (бисептальными пластинами) и их большей пористостью.

От конофиллид берут свое начало виды рода *Procyclolites* и близких ему форм, образовавших семейство *Procyclolitidae*. Для всех триасовых фунгиид характерны пластинчатые септы, поры и синаптикулы, количество которых с ходом геологического времени все увеличивалось.

Лейасовая эпоха была крайне неблагоприятной для развития кораллов. Этому препятствовали и большой снос терригенного материала в бассейны, и ухудшение климатических условий. Лишь в некоторых районах Европы, Средней Азии и Японии происходит развитие склерактиний. Мы не встречаем в лейасе конофиллид, которые, по-видимому, полностью вымирают в конце триаса. Продолжают существовать виды из семейств *Thamnasteriidae*, *Synastraeidae* и *Procycloitidae*. В среднем лейасе от рода *Thacoseris* отделяется род *Anabacia*, объединяющий группу одиночных кораллов с равномерно пористыми тонкими многочисленными септами и синаптикулярной стенкой, эволюция которых в юрское время привела к становлению обширного семейства преимущественно колониальных кораллов *Microsolenidae*. В ходе превращения *Thacoseris* в *Anabacia* произошла эволюция стенок, потерявших свой рогозоморфный облик и ставших обычными для склерактиний синаптикулярными. Кроме того, септы становятся более пористыми.

Вспышка в развитии фунгиид начинается в аалене-байосе, когда где-то в районе Мадагаскара и Ближнего Востока от медленно развивавшихся до тех пор *Thamnasteriidae* (в триасе — лейасе известно всего два рода этого семейства) отделяется род *Ande-*

mantastraea, начальный для семейства *Andemantastraeidae* (Alloiteau, 1958).

От предыдущего семейства *Thamnasteriidae* представители *Andemantastraeidae* отличаются отсутствием пористости септ и более сильно развитой эндотекой. Трабекулы не только простые, но и сложные образуют, как и у *Thamnasteriidae*, сходящиеся ряды с одной системой дивергенции. Угасающие *Procycloplitidae* дают начало родам *Latomeandra* и *Calamophyllia* — стержневым родам семейств *Latomeandriidae* и *Dermosmilidae*, объединяемым в составе надсемейства *Latomeandriacea*. Возникновение латомеандрiid и дермосмилид связано с боковым почкованием у одиночных *Thecoseris*, редукцией стенки, увеличением пористости, словом, с процессом максимального облегчения скелета и усиления его проницаемости, обычным для большинства фунгиид.

От микросоленид в оксфорде, вероятно, в Западной Европе отделяется род *Dendraraea* и связанные с ним формы, выделившиеся в семейство *Actinacididae*. Это семейство исключительно колониальных кораллов характеризуется уже очень высокой пористостью септ, наличием цененхимы и синаптикулярных стенок. В титоне это семейство представлено родами *Dendraraea* и *Actinaraea*.

Расцвет фунгиид в оксфорде, кимеридже и титоне на территории Западной и Южной Европы тесно связан с широким распространением коралловых рифов, рифостроящих и рифолюбивых форм у представителей семейств *Dermosmilidae*, *Latomeandriidae*, *Microsolenidae*, *Thamnasteriidae* и в меньшей степени у остальных фунгиид. По-видимому, в оксфорде от *Dendraraea* появляется род *Etallonia* — первый представитель одного из важнейших семейств рифостроящих кораллов современности *Poritidae*. Кораллиты поритид очень малого размера, скелет отличается чрезвычайной легкостью и пористостью. В раннем мелу появляется еще одна группа фунгиид, представляющих надсемейство *Fungiaceae*. В отличие от большинства фунгиид, септы их всегда лишены пор, кроме септ первых циклов заложения, которые нередко бывают пористыми. В строении септ кораллов этой группы участвуют сложные трабекулы, образующие одну или две системы дивергенции, что позволяет сделать вывод об усложнении гистологических структур фунгиид по мере их развития.

Заканчивая рассмотрение эволюционного развития фунгиид, отметим, что оно началось с одиночных конофиллид, а затем очень быстро пошло по пути превращения их в колонии, возникавшие в результате бокового и внутриващечного почкования. В процессе онтогенеза колониальных фунгиид четко прослеживается их линия развития от одиночных кораллов к колониям и лишь как не вполне понятное исключение встречаются случаи обратного хода развития от

колоний к одиночным формам (ряд *Astraraea* - *Diplaraea* - *Naplaraea* в семействе *Naplaraeidae*) - от тамнастероидных колоний через пучковидные ветвистые формы к одиночным полипам. Следует отметить, что формы, возникшие таким „обратным“ путем, оказались недолговечными и быстро погибли.

Иначе шло развитие астреидной ветви склерактиний, которые берут начало от одиночных кораллов рода *Montlivaltia*. Все сходство этого рода с первыми фунгидами заключается в наличии пластинчатых септ. Характернейшей чертой фунгиид является пористость скелета, тогда как у монтливалций никогда не было пор. Стенка древнейших фунгиид такая же, как у ругоз, у монтливалций - паратекальная. Наконец, в строении эндотеки фунгиид всегда участвуют синаптикулы, а у раннемезозойских астреид синаптикул никогда не было. Лишь с очень большими допущениями можно считать родственными древнейших астреид и фунгиид, поэтому автор рассматривает их как две самостоятельные ветви мезозойских кораллов, происходящие от различных ругоз.

Уже в ладинский век в районах Восточных Альп и Карпат появляются колониальные *Thecosmilia*, *Palaeastraea*, *Elysastraea*, *Mirgarastraea* и др. Под *Thecosmilia* отличается от своих одиночных предков из *Montlivaltia* лишь формой роста. Ветвистые кораллиты немногочисленны, свободны на большом протяжении и сливаются только у основания колоний. Каждый из кораллитов *Thecosmilia* обладает всеми характерными признаками *Montlivaltia* - пластинчатыми сплошными септами, паратекальной стенкой, обилием диссепиментов, трохойдной или субцилиндрической формой. В строении септ принимают участие простые и сложные трабекулы, чередующиеся в коротких параллельных рядах.

В начале юрского периода от *Margarastraea* ответвляются виды рода *Isastraea*, который знаменует появление новой в эволюционном отношении самостоятельной ветви массивных колониальных кораллов, возникших в результате бокового почкования. Септы в кораллитах *Isastraea* сливающиеся частью сросшиеся внутренними концами, трабекулы иногда в отличие от *Thecosmilia* располагаются перпендикулярно к осевой плоскости септ.

В тоге происходит важное событие в эволюционном развитии одиночных астреид: от рода *Montlivaltia* в бассейне Западной Европы отходит ветвь маленьких волчкообразных кораллов *Thecosyathus* с морщинистой эпитекой, снабженных столбиком. Стенка паратекальная, как и у *Montlivaltia*, но гистологическая структура изменяется. Трабекулы становятся очень маленькими, сходящими в ряды с одной линией дивергенции. В анализе от рода *Thecosyathus* появляется близко родственный ему род *Discosyathus*, который в байосе в свою очередь дает начало роду *Trochocyathus*. Этот последний, помимо наличия бородавчатого столбика, характеризуется появлением множества корон сваяк вокруг столбика.

Европейские по происхождению роды *Thecoscyathus*, *Discocyathus* и *Trochocyathus* явились исходными для своеобразного подотряда *Caryophyllina*, широко развивавшегося в палеогене, неогене и ныне почти по всем морям земного шара.

В батский век также с Европы начинается расцвет колониальных ветвистых кораллов, происходящих от *Thacosmia*. Это роды *Fromentella*, *Complexastraea*, *Dimorphosmia*, *Latiophyllia*, *Dimorphocoenia* и др.

В позднеюрскую эпоху появляются новые семейства карофиллин: *Parasmiliidae* и *Guyniidae*, представленные, соответственно, видами родов *Dungulia* и *Microsmilia*. У первого из них очень редуцирована эндотека и осевой комплекс по сравнению с предковыми формами. Для рода *Microsmilia*, кроме редукции эндотеки и столбика, характерна пористость стенки.

От семейства *Isastraeidae* в западно-европейском бассейне отделяется род *Goniocora*, за ним группа связанных друг с другом родов *Heliastrea*-*Stephanocaenia*. Представители *Goniocora* и *Heliastrea*, характеризующие семейства *Heliastreaeidae* в отличие от предковых изастреид обладают хорошо развитым столбиком и палиформными зубцами в верхней части внутреннего края септ, что несколько сближает их с карофиллинами. Трабекулы *Goniocora* и *Heliastrea* расположены в ряды с одной линией дивергенции, но у *Stephanocaenia* систем дивергенции трабекул уже две.

Род *Stephanocaenia*, наиболее древние представители которого известны из юры Крыма, начинает историю развития семейства *Columastraeidae*, характеризующегося сложными осевыми комплексами (бородавчатый столбик и свайки).

В раннемеловую эпоху получают дальнейшее развитие карофиллины, среди которых появляется семейство *Flabellidae* - одиночные кораллы с утолщенной септотекальной стенкой и совершенно лишенные эндотеки. В конце мелового периода от одного из представителей карофиллин берут начало первые *Eupsammiidae*, знаменующие появление самого молодого подотряда склерактиний - *Eupsammiina*.

Для эупсаммиины характерны неравномерно пористая синаптикулотека и столь же неравномерно пористые септы. С карофиллинами этот подотряд сближает наличие сложного осевого комплекса в виде губчатого столбика и корон сваяк, а по наличию пористости эупсаммиины напоминают фунгиид. И вновь, в который раз, необходимо отметить, что наибольшую пористость приобретают колониальные и реже одиночные обитатели рифовых фаций. Среди них - род *Turbinaria* - один из важнейших строителей современных, миоценовых и палеогеновых рифов Индо-Тихоокеанской области и Европы.

Подводя итоги рассмотрению эволюции астреидной ветви склерактиний, подчеркнем главные особенности развития, отличающие их

от фунгиид. С первых моментов мезозойской истории группа астреид разделилась на два крупных ствола – одиночные и колониальные кораллы, развивавшиеся почти без перемены характера размножения до конца мезозоя, тогда как развитие фунгиид шло по пути быстрой замены одиночных кораллов колониальными. В строении стенок и эндотеки фунгиид важнейшую роль играли специфические горизонтальные элементы скелета – синаптикулы, которые отсутствуют у большинства представителей астреидной ветви мезозойских кораллов. Только у некоторых карифиллин и у эупсаммин в самом конце мезозоя появляются синаптикулы, *Favijidae* и *Eupsammia* – единственные группы из астреидной ветви, у которых существовала неравномерная пористость скелета и прежде всего септ, тогда как большинство фунгиид, начиная с триаса, обладали исключительно разнообразной пористостью септ и стенок. Несмотря на обитание в одних и тех же фациально-экологических условиях и определенный параллелизм в развитии астреидной и фунгиидной групп склерактиний темп и направление их эволюции были весьма различными. Все это дает основание рассматривать фунгиид и астреид как две самостоятельные и равнозначные одна другой в систематическом отношении ветви мезозойских кораллов.

В отличие от фунгиид и астреид, в основании которых, как мы видели, находятся одиночные кораллы с пластинчатыми септами, последняя, третья ветвь мезозойских склерактиний (археопенидная) начинается колониальными формами с шиповатыми септами и с обилием днущ в эндотеке.

Первые представители этой ветви – колониальные *Coilocenia* относятся к семейству *Pinacophyllidae* и известны в Европе с анизийского века среднего триаса. Септы пинакофиллид состоят из разобщенных септальных игл; осевые образования отсутствуют; по способу заложения и развития септ и по внешнему виду пинакофиллиды близки палеозойским колониальным кораллам *Favistella*, *Lithostrotion* и некоторым *Thamnophyllidae*.

Очень быстро от пинакофиллид отходит группа также исключительно колониальных кораллов подотряда *Stylinina*. В анизийский век в Европе существовали виды родов *Procyathophora* и *Protheterastraea*.

Третье направление развития рассматриваемой ветви связано с продолжением нормального ствола колониальных представителей подотряда *Archaeocaenina* и *Amphiastraeina*, сохранивших в своем строении архаические признаки, присущие колониальным ругозам: акантинные септы, днуща, простую трабекулярную структуру, наличие истинной стенки, двусторонне-серийное развитие септального аппарата.

Первое из трех направлений развития археопенидной группы длительное время (от анизийского века триаса до конца байоса) было представлено лишь тремя (возможно, четырьмя) видами родов

Protocyathophora, Cassianastraea, Cyathophora (?) (семейство Cyathophoridae) и родом Stylina (семейство Stylinidae). Циатофориды – исключительно консервативная группа, характеризующаяся боковым почкованием, прерывистыми (шиповатыми) септами и эндотекой, состоящей только из днш. В конце триаса вымирают Procyathophora и Cassianaetaea, а в юрский период циатофориды представлены всего лишь одним родом – Cyathophora, сохранившим все черты своих предков.

В батский век начинается довольно резкая вспышка в развитии стилинид – на территории Западной Европы появляются роды Cladophyllia, Aplophyllia и др.; отделяется род Euhelia, давший в позднеюрское время группу родов семейства Euheliidae. Для всех стилинид и эухелиид типичны уже не шиповатые, а пластинчатые септы; днш редуцируются, заменяясь диссепиментами; стенка септотекальная или паратекальная, гистологические структуры более усложненные и представлены сходящимися под некоторым углом рядами трабекул. У многих стилинид появляется столбик, совершенно отсутствующий у их предков. К концу мезозоя подотряд Stylinina полностью вымирает.

Совершенно необычно развитие семейства Stylophyllidae и связанных с ним семейств Rhipidogyridae, Axosmilidae, Mitrodendronidae, Donacosmiliidae. От рода Protoherastraea уже в ладинский век отделяется своеобразный род Meandrostylis, характеризующийся еще колониальной формой роста с очень малым числом кораллитов в массивных конусовидных колониях. Просуществовав до конца норийского века, этот род дал на юге Европы начало роду Stylophyllum, представленному как колониями, так и одиночными формами, а от него происходит устойчивый и длительно существующий род Oppelismilia, известный с триаса до конца юры. Становление рода Oppelismilia произошло в результате полного изменения характера вегетативного размножения (от колоний с боковым почкованием к одиночным кораллам) и усложнения гистологической структуры септ (от прерывистых шиповатых септ к полуплоскым септам, спаянным ламеллярной склеренхимой, а от них – к совершенно компактным пластинчатым септам, состоящим из сложных трабекул).

Начиная с бата и до конца позднеюрской эпохи в Европе, Северной Африке и на Мадагаскаре развиваются виды группы недолговечных родов, близких Oppelismilia, Discocoenia, Ceratocoenia (бат), Macgeopsis (бат-оксфорд), Epismilia (оксфордотерив). На рубеже байоса и бата от группы Stylophyllidae отходят виды рода Axosmilia, из которого в конце юры выделялись близкие ему одиночные трохонидные кораллы с хорошо развитой эндотеккой: Columnaphyllia, Paramontlivaltia, Auto-phyllia.

Септы у этой группы родов уже нацело пластинчатые, состоят из простых, очень маленьких трабекул, расположенных параллельными рядами. Эндотека представлена многочисленными диссепиментами. У рода *Axosmia*, кроме того, имеется ложный столбик.

В оксфорде Средней Европы появляется очень немногочисленное, но характерное семейство ложно колониальных кораллов *Mitrodendronidae*, в составе которого рассматриваются роды *Cheilosmia*, *Sclerosmia*, *Mitrodendron*, просуществовавшие до конца юрского периода. Кораллиты у этого семейства часто бывают объединены в маленькие группы, возникающие в результате перисидального почкования и отмирания материнской особи, окруженные общей стенкой и эпитекой.

Появление форм с внутривафельным почкованием, отделившихся от *Axosmia*, привело в оксфорде-титоне к возникновению видов уже вполне нормальных вторично колониальных кораллов — *Donaosmia*, *Schizosmia*, *Pseudopistophyllum*, однако существование их было очень недолговечным и к концу титона все они вымирают.

Другая группа видов вторично колониальных форм произошла от стилофиллид на юге Европы и связана также с появлением у одиночных форм внутривафельного почкования. В составе этой группы рассматриваются роды семейства *Rhipidogyridae*, возникшие в результате эволюции рода *Codonosmia*. Этот род Аллуато (1952) помещает в подотряд *Caryophyllina*, а я вслед за Воганом и Уэллсом (1943) присоединяю его к *Meandriina*. У представителей рода *Codonosmia* эндотека достаточно хорошо развита (в отличие от кариофиллиин), отсутствуют столбик и свайки. Кораллы рода несомненно колониальные, хотя чаще их находят в виде отдельных кораллитов.

Rhipidogyridae вымирают в конце юры, и с полным основанием можно сделать вывод о том, что вся линия развития от колониальных пинакофиллид к одиночным кораллам, а от них к вторично колониальным формам оказалась своего рода „неудачной попыткой“. Эти эфемерные формы исчезли с жизненной арены, едва успев появиться, что в конечном итоге хорошо выявляет действительные направления эволюции и отступления от этих направлений.

Нам осталось отметить, что представители семейства *Amphistraeidae*, в составе которого мы оставляем лишь колониальные формы, появились на рубеже байоса и бата (под *Amphistraea*), отделившись, очевидно, от одного из *Actinistraeidae*, а в поздней юре развились интенсивно в значительном количестве родов и видов, обладавших большой близостью к своим предкам рогозам, о чем уже упоминалось выше. У *Amphistraeidae* постепенно исчезают днища, вместо которых развиваются диссепименты. Многие из амфиастреид продолжали существовать и в меловой период.

Заканчивая обзор эволюции основных ветвей мезозойских склерактиний, необходимо отметить, что их археоценидная ветвь не имеет ничего общего с двумя ранее рассмотренными. Ни у одного из представителей археоценидной ветви нет и никогда не было пористых септ и стенок. Они лишены и столь характерного для остальных ветвей признака, как синаптикулы. Шиповатые септы, напротив, часто встречаются у археоценид, но совершенно неизвестны у фунгиид и астреид. Самые большие различия между этими группами мезозойских склерактиний мы видим в наличии разных центров их происхождения и общей направленности развития. Для фунгиид — это был путь быстрого превращения одиночных триасовых форм в колонии юрских и меловых родов. Астреидная ветвь с самого начала дивергировала на одиночные и колониальные формы, параллельное развитие которых происходило в течение всего мезозоя. Археоценидная ветвь развивалась главным образом по колониальному пути, если не считать явлений рекапитуляции, которые мы только что рассмотрели.

На данной стадии изучения ископаемых кораллов еще трудно решить вопросы о конкретных связях ругоз и трех основных стволов склерактиний. Ясно только одно, склерактинии — гетерогенная группа, происходящая от различных групп ругоз.

Л и т е р а т у р а

- В а в и л о в Н.И. Центры происхождения культурных растений. Л., 1926.
- И в а н о в с к и й А.Б. Древнейшие ругозы. М., 1965а.
- И в а н о в с к и й А.Б. Стратиграфический и палеобиогеографический обзор ругоз ордовика и силура. М., 1965б.
- К а л ь о Д.Л. Некоторые вопросы развития ордовикских тетракораллов. — Труды Ин-та геол. АН ЭССР, 1960, т. V.
- К р а с н о в Е.В. Некоторые закономерности эволюции склерактиний. — В кн.: Труды XII сессии Всесоюзного палеонтологического общ-ва. Л., 1968.
- М а й р Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- О с н о в ы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М., 1962.
- С о к о л о в Б.С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. Введение. Л., 1955.
- С о ш к и н а Е.Д. О систематике силурийских и девонских кораллов ругоза. — Докл. АН СССР, 1947, т. 55, № 8.
- С п а с с к и й Н.Я. Девонские четырехлучевые кораллы СССР (систематика, палеоэкология, стратиграфическое и географи-

- ческое значение). Автореф. докт. дисс. Л., 1965.
- Alloiteau J. Monographie des Madreporaires fossiles de Madagascar. - Ann. geol. Madagascar, 1958, fasc. XXV, 216 p., 38pl.
- Bassler R.S. Faunal Lists and Description of Paleozoic Corals. - Mem. Geol. Soc. America, 1950, No 44.
- Cooper W. The fundamentals of vegetational change. - J. Ecol., 1926, 7, 4.

Л.А. Невеская

О ПЕДОМОРФОЗЕ КАК ОДНОМ ИЗ ВОЗМОЖНЫХ
ПУТЕЙ ВИДООБРАЗОВАНИЯ
У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Адаптивное изменение организмов в процессе онтогенетического развития может закрепляться естественным отбором и привести к видообразованию. Эволюционные изменения, возникающие на ранних стадиях индивидуального развития, или отклонения в ходе этого развития на ранних стадиях называются педоморфозом.

Степень различия между „старым“ и „новым“ видом, возникшим путем педоморфоза, будет зависеть от времени появления нового признака в онтогенезе и степени выраженности этого признака.

Одним из типов педоморфоза является неотения, которая включает случаи сохранения признаков молодых стадий предка у взрослых форм потомка в результате относительного замедления развития этих признаков в течение онтогенеза. Неотения может быть полной или частичной, при которой неотенически развиваются только некоторые признаки, в то время как развитие других идет совершенно нормально.

Путем неотении могут возникать категории различного ранга: от видов, относящихся к одному и тому же роду, до видов, принадлежащих к другим родам, относящимся к разным семействам.

Явления педоморфоза, и в частности неотении, возможно, имели значительное распространение среди двустворчатых моллюсков. На это указывал в своей работе Каутский (Kaatsky, 1939), который привел ряд примеров вероятного развития путем неотении некоторых родов, особенно подробно остановившись на представителях надсемейства Leptonacea.

Возникновение путем частичной неотении нового вида, относящегося к тому же роду, что и предковый вид, может быть прослежено на сарматских видах группы *Cardium plicatum* Eichw. (Невеская, 1967). Раковина раннесарматского вида *C. plicatum*

несла чешуйчатые ребра числом от 13 до 18. Молодые *C. plicatum* (при длине около 5 мм) имели число ребер значительно меньше (8-10), и ребра были покрыты шипиками и шиповидными чешуйками. По мере роста шипы на ребрах стирались, а общее число ребер увеличивалось за счет появления дополнительных ребер. Среднесарматский вид *C. fittoni* Orb. на ранних стадиях имел такую же раковину, как *C. plicatum*. По мере роста шипики и шиповидные чешуйки на ребрах сохранялись и число ребер увеличивалось очень незначительно (до 8-15). Сходство раковины взрослых *C. fittoni* с раковинкой молодых форм предкового вида скорее всего объясняется задержкой признаков молодых стадий до взрослого состояния, т.е. неотенией. Другие признаки (развитие замка, например) не испытывали задержки, неотенически развивалась лишь скульптура раковины. Задержка развития признаков произошла не резко, а постепенно, в течение определенного периода времени. Видообразование имело постепенный характер с возникновением промежуточных форм ограниченных во времени и в пространстве.

При происхождении рода *Dreissena* от рода *Congeria*, вероятно, также имел место случай педоморфоза через неотению. Данные о ходе онтогенетического развития представителей рода *Congeria* были получены на основании изучения возрастных изменений раковины трех видов: *C. panticapaea* Andrus., *C. novorossica* (Sinz.) из мэотических отложений и *C. moldavica* Sim. et Barb. из среднесарматских конгериевых слоев Молдавии. Для каждого вида было просмотрено более сотни раковин размером 0.6-0.7 мм. Раковина при этих размерах модиолусоподобная, с коротким, хорошо развитым передним краем. Под макушкой находится площадка в виде очень слаборазвитой узкой пластинки, не видной при горизонтальном положении раковины. При высоте 0.8-1.1 мм эта площадка продолжает оставаться узкой и располагается в основном впереди макушки, вдоль передней ветви замочного края (Невесская, 1967, рис. 4а). При дальнейшем росте передний край редуцируется и площадка сдвигается назад. При 1.2-1.6 мм она еще в основном впереди макушки, но часть ее - сзади и слабо отогнута; единая площадка разделяется перегибом, что знаменует начальную стадию образования апофизы. Передний край развит до 1.5-1.6 мм высоты, затем он исчезает, и макушка становится конечной. На месте перегиба площадки возникает при высоте раковины больше 1.6 мм валиковидное поднятие, которое разделяет два углубления: переднее - для прикрепления переднего мускула-аддуктора и заднее - для прикрепления переднего ногого мускула.

У раковин высотой от 1.8-2.0 до 2.5 мм эти углубления хорошо развиты, но находятся еще в одной плоскости (Невесская, 1967, рис. 4б), а затем задняя часть площадки удлиняется и отгибается, образуя угол с плоскостью передней части площадки, т.е. септой. При 3.0-3.5 мм задняя часть площадки полностью формиру-

ется как апофиза (Невесская, 1967, рис. 4в), но иногда еще на раковинах 4.0 мм высоты видно единое происхождение апофизы и септы.

У всех трех изученных видов развитие в онтогенезе идет очень сходно и одинаковыми темпами до достижения раковиной высоты 1.6 мм. Затем возрастные изменения у *C. novorossica* происходят несколько медленнее: при высоте 2.0 мм пережим единой площадки у них слабо заметен, и только при высоте 2.5 мм два вдавления явно разделены возвышением, тогда как у *C. panticapaea* и *C. moldavica* разделение углублений валиком видно уже при высоте 1.8 мм.

Формирование септы и апофизы заканчивается приблизительно при одних и тех же размерах раковины у всех изученных видов.

Если эту картину развития раковины сравнить с развитием четвертичных *Dreissena polymorpha* Pall. (Невесская, 1965), то видно, что до высоты 1.2 мм развитие у *Congeria* и *Dreissena* совпадает (Невесская, 1967, рис. 4г). При больших размерах у *Dreissena* площадка, ранее расположенная вдоль замочного края, по мере редукции переднего края сдвигается назад и расширяется, оставаясь единой. При высоте раковины около 3 мм высота септы становится такой же, как у взрослых форм (Невесская, 1965, с. 292, табл. XVII, фиг. 17-21, 32, 33; 1967, рис. 4д).

Материалы по историческому развитию дрейссенид дали возможность еще в 1897 г. Н.И. Андрусову указывать на то, что „безапофизные“ формы (*Dreissena*) возникли от „апофизоносных“ (*Congeria*). Однако до последнего времени не было возможности установить, как это происходило: постепенной ли редукцией апофизы или же каким-либо другим путем. В своей статье Панэ (Pană, 1962) приводит пример такого перехода между *Congeria novorossica* и *Dreissena rimestiensis*. К сожалению, автор не указывает, на какой стадии происходит редукция апофизы: имеются ли формы с редуцированной апофизой только среди взрослых экземпляров или же широкая изменчивость степени развития апофизы отмечается на всех возрастных стадиях.

Наш материал показывает, что в онтогенетическом развитии *Congeria* отмечалось разделение единой площадки на перегородку и апофизу так, что для начальных стадий видов *Congeria* была характерна цельная площадка.

В онтогенетическом развитии дрейссен (во всяком случае *Dreissena polymorpha*) разделения этой площадки не происходило, и стадия апофизы отсутствует. Можно предположить, что исчезновение этого признака произошло в результате потери способности к формированию апофизы на ранних стадиях развития раковины, т.е. у раковин высотой 1.2-3.0 мм. Признак, характерный для ранних стадий развития *Congeria*, стал признаком взрослых мол-

люсков рода *Dreissena*. Таким образом, мы встречаемся со случаем педоморфоза через неотению.

На нашем материале не наблюдались явления переходов, отмеченные Панэ для бескилевых конгерий. В то же время среди молодежи сарматских *C. moldavica* были найдены две раковины, которые при размерах, когда все другие экземпляры уже имели апофизу, были ее лишены. Среди взрослых *C. moldavica* безапофизных экземпляров не было встречено.

Очень большой материал по мэотическим конгериям (более 1000 раковин *Congeria novorossica* и более 3000 - *C. panticapaea*), просмотренный в отношении развития апофизы, показал, что *C. novorossica* очень изменчивы в отношении этого признака, но до полной редукции ни у одной раковины дело не дошло. Что касается группы килеватых форм, то среди них были найдены 50 раковин, которые по форме не отличаются от *C. panticapaea*, но совершенно лишены апофизы, тогда как среди остальных раковин отмечается очень различная степень развития апофизы, но она всегда присутствует. Эти 50 раковин относятся к роду *Dreissena* и не отличимы от вида *Dr. polymorpha*. Время появления дрейссен понижается таким образом до верхнего миоцена.

Полиморфное происхождение (если принимать монофилию как происхождение нового рода от одного вида) килеватых дрейссен от килеватых конгерий и бескилевых дрейссен - от *Congeria*, лишенных килевого прогиба, предполагалось Н.И. Андрусовым (1897) и, вероятно, будет подтверждено дальнейшими исследованиями. Возможно, что и потеря апофизы - родового признака *Congeria* - шла разными путями.

Материал по онтогенетическому развитию изученных *Congeria* (двух килеватых и одного вида из группы бескилевых) и наличие среди выборок мэотических килеватых форм безапофизных форм, не отличающихся другими признаками от *C. panticapaea*, скорее говорят за переход от *Congeria* к *Dreissena* путем неотении. Задержка развития площадки, из которой образовывалась у конгерий апофиза, была резкой, и апофиза совсем перестала развиваться. Видообразование произошло скачкообразно, причем возникли виды, относящиеся к другому роду. Неотения была частичной, так как затронула лишь один признак - образование апофизы, тогда как другие признаки (форма раковины, например) развивались нормально.

С неотенией связаны и некоторые случаи наличия рудиментарных признаков. Признаки, характерные для форм предка, у взрослых форм потомка недоразвиваются из-за медленного их развития и становятся рудиментарными. Это явление можно рассмотреть на примере кардий родов *Monodacna* и *Adacna*, у которых на молодых стадиях хорошо развиты боковые зубы, а затем из-за замедленного развития они превращаются в рудименты у взрослых форм (Невесская, 1962, 1965, 1967). В этом случае можно предпола-

гать рекапитуляцию, но возможно, что ранние стадии потомков (*Monodacna* и *Adacna*) проходят не взрослую стадию предка (*Cardium*), а ранние стадии его развития.

На этом примере видно, что не всегда заметна разница между эволюцией через изменения на поздних стадиях онтогенеза (геронтоморфоз) и эволюцией через изменения на ранних стадиях онтогенеза (педоморфоз).

Изучение онтогенеза показывает, что качественные новообразования могут возникать на всех стадиях онтогенеза. Кроме того, время и порядок появления признаков в онтогенезе потомка могут измениться по сравнению с онтогенезом предка. Все эти изменения могут вести к видообразованию.

Л и т е р а т у р а

- А н д р у с о в Н.И. Ископаемые и живущие *Dreissensidae* Евразии. - Тр. Петербургского общества естествоиспыт., 1897, т. 25, отд. геол. и минерал.
- Н е в е с с к а я Л.А. Об онтогенетическом развитии замка у некоторых видов черноморских двустворчатых моллюсков. - Палеонт. журн., 1962, № 2.
- Н е в е с с к а я Л.А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М., 1965.
- Н е в е с с к а я Л.А. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. - Палеонт. журн., 1967, № 4.
- К а у т с к у Ф. Die Erycinen des niederösterreichischen Miozäns. - Ann. naturhist. Mus. in Wien, 1939, Bd. 50.
- Р а н ă J. Contributii la cunoasterea molustelor de talie mica din depozitele pliocene. Congariile din grupa modioliformes. - Anal. univ. Bucuresti, 1962, ser. stiint. nat., geol.-geogr., 31, an. XI.

Н.П. Парамонова

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ САРМАТСКИХ КАРДИУМОВ

Особенности режима сарматского бассейна обусловили развитие своеобразной эндемичной фауны моллюсков, значительно отличающейся от нормально морской фауны более древних водоемов:

при бедности родового состава она характеризуется широким развитием представителей каждого рода, часто повышенной внутривидовой изменчивостью и более быстрыми темпами формо- и видообразования. Массовость материала позволяет определить особенности развития тех или иных видов и выявить их взаимоотношения.

Одним из наиболее интересных объектов в этом смысле являются сарматские кардиумы. Ниже рассматривается группа *Cardium plicatum* Eichw., представители которой были очень широко распространены преимущественно на огромных мелководных пространствах в ранне- и среднесарматское время.

Для всех видов группы характерна широкая внутривидовая изменчивость: индивидуальная, экологическая, географическая и временная. Фенотипическая их изменчивость, кроме генетических факторов, по-видимому, в значительной степени определялась ненаследственными модификациями. Так, при переходе от более грубых песчаных грунтов к более тонким песчано-илистым размеры раковин обычно уменьшаются, раковины удлиняются, становятся более тонкостенными и неравносторонними, нередко намечается слабое зияние. Сходные экофенотипы формировались у всех видов. Они отмечаются, например, у *C. praeplicatum praeplicatum* из Западного Предкавказья (р. Кужора), у *C. plicatum latisulcum* из Молдавии (Рыбница), у *C. plicatum plicatofittoni* из Южной Украины (Вознесенск), у *C. fittoni fittoni* из Западного Предкавказья (Армавир).

Индивидуальная изменчивость у *C. praeplicatum* и у *C. plicatum* особенно значительна на первых этапах их существования. Так, популяции *C. praeplicatum praeplicatum* из позднеконского бассейна (Зап. Предкавказье, хут. Привольный в литературе известен как хут. Попов) характеризовались гораздо большей изменчивостью по некоторым признакам, чем из пришедшего ему на смену сарматского. В первом случае кроме обычных форм с более или менее ясно выраженной неравномерностью развития ребер отмечаются створки с заметно более резко выраженной диспропорциональностью ребер. Таких экземпляров гораздо меньше обычных и они связаны с последними переходными формами. Очень разнообразна здесь также форма раковин. У *C. plicatum* в начале его существования в очень широких пределах изменяются число ребер, ширина прикилевого ребра переднего поля и последующего межреберного промежутка.

У всех видов отмечается групповая или популяционная изменчивость, что можно видеть на примере *C. praeplicatum praeplicatum*. На территории Устьюртского залива (Мангышлак) существовали популяции с преобладанием особой со слабовыраженными разделением ребер на главные и вставочные, со сравнительно толкостенными, короткими выпуклыми раковинами; в Кубанском заливе (р. Кужора) отмечены наиболее удлиненные и заметно уплощенные

особи со слабо намечающимся зиянием: в Борисфенском заливе (р. Конга) расселялись с еще более уплощенными раковинами, со слабовыраженной макушкой; в северной части Галицийского залива (Залесцы) встречались более укороченные и выпуклые формы, с более четким разделением ребер на главные и вставочные. Указанная изменчивость популяций не была связана с различиями в субстрате. На востоке бассейна, в широко открытом устьютском заливе кардиумы были, по-видимому, приспособлены к жизни на участках с довольно сильными волнениями, в Кубанском заливе — на илистых грунтах, в Танаисском заливе — в воде с пониженной соленостью (по данным Л.А. Невесской, 1950), на севере Галицийского залива — возможно, в водах с пониженной соленостью и с измененным ионным составом.

Еще более широкая групповая изменчивость характерна для *S. plicatum*. Так, у *S. plicatum plicatum* заметно большей удлинённостью створок выделяются выборки из сора Барса-Кельмес (Устьют) и р. Кужоры (Зап. Предкавказье). Удлиненные формы со значительным смещением макушек к переднему краю отмечены в Каменке (Молдавия). Популяции *S. plicatum jammense* значительно различались по размеру особей. Так, на севере Галицийского залива в одних районах (Кунча) размеры особей были такие же, как у *S. plicatum plicatum*, в других (Дерман) — очень большие. Такие же крупные толстостенные формы обитали в венской части бассейна (окрестности Вены); причем у них ребра были несколько более широкими. Групповая изменчивость отмечается и у других подвидов *S. plicatum*. Несколько меньше выражена она с у *S. fittoni*.

В процессе развития во времени у группы *S. plicatum Eichw.* одни признаки (такие, как удлинённость, выпуклость, неравносторонность) оставались в целом более или менее стабильными, другие (как ширина ребер) испытывали колебания, третьи (как общее число ребер, число ребер на закиловом поле, ширина межреберных промежутков в прикилевой части переднего поля) претерпевали изменения в общем в определенном направлении.

У представителей этой группы в течение позднего тортона, раннего и среднего сармата общее число ребер в среднем уменьшается от 24 до 9, число ребер на заднем поле от 7 до 3. За это же время происходит увеличение ширины межреберных промежутков в прикилевой части переднего поля. Отмеченная закономерность в целом выдерживается по всей акватории сарматского бассейна. В целом для группы во времени отмечается также увеличение размеров и степени чешуйчатости ребер.

Изменение признаков во времени шло довольно постепенно. Поэтому выборки из каждого слоя, что особенно заметно у *S. plicatum*, отличаются значительным своеобразием. В то же время они столь тесно связаны между собой морфологически, что выделить их

в особые систематические категории не представляется возможным. В случаях увеличения скорости изменения признаков происходило образование новых подвидов обычно при географической, реже экологической изоляции популяций.

В результате географической изоляции в начале раннего сармата в Галицийском заливе сформировался *C. praeplicatum pseudoplicatum*, отличающийся от типичного подвида резко выраженной диспропорциональностью ребер. Характерные популяции этого подвида существовали в южной части залива (с. Бурсук). Некоторые популяции из северной части залива (с. Залесцы) являются переходными между обоими подвидами *C. praeplicatum*. Из Галицийского залива *C. plicatum pseudoplicatum* мигрировал в венскую часть бассейна.

Ближе к концу раннесарматского времени подвиды *C. plicatum* образовались также в области Галицийского залива. Сравнительно резкое уменьшение числа ребер и ширины прикилевых межреберных промежутков переднего поля у *C. plicatum plicatum* привело к формированию *C. plicatum latisulcum*. Подвид этот распространился по всему бассейну. На востоке он встречался гораздо реже и был приурочен в основном к истым грунтам, тогда как в Галицийском заливе обитал как на песчаных грунтах, так и в области развития ракушняков. Абсолютные размеры его по сравнению с типичным подвидом несколько увеличились.

C. plicatum jammense с более широкими ребрами, появившийся также в Галицийском заливе, на восток не проникает; он мигрирует к западу, где получает широкое развитие в венской части бассейна. При этом раковины его становятся более крупными, а ребра более утолщенными. Такое изменение популяций *C. plicatum jammense* приводит к тому, что в венской части бассейна они отличались от популяций *C. plicatum latisulcum* гораздо более четко, так что их, по-видимому, можно считать подвидами (Завадский, 1968; Майр, 1968).

C. plicatum jammense продолжал существовать в начале среднего сармата. Этот подвид с крепкой, толстостенной, округлой раковиной, со сравнительно широкими ребрами, по-видимому, был приспособлен к жизни в открытых участках бассейна с сильно выраженным волнением, на грубых песчаных грунтах и на заиленном гравии.

Интересно, что кроме увеличения ширины ребер, что особенно хорошо наблюдается в прикилевой части переднего поля, для *C. plicatum jammense* отмечается резкое увеличение амплитуды изменчивости этого признака. Она становится такой же значительной, как на первых этапах становления вида *C. plicatum*.

В самом конце раннесарматского времени появляются *C. plicatum plicatofittoni* с более узкими ребрами, причем передние прикилевые ребра нередко заметно выдаются за край створки.

На закилевом поле ребра часто развиты неравномерно, так что до макушки хорошо прослеживаются лишь три ребра. Подвид этот мигрирует как к востоку, так и к западу, но встречался на остальной территории бассейна гораздо реже, чем в Галицийском заливе. Все подвиды *S. plicatum* произошли, по-видимому, от типичного подвита: Невеская (1950) в районе Рыбницы (Молдавия) отмечает наличие переходных форм от *S. plicatum plicatum* ко всем другим подвидам. Переходные формы между видами *S. plicatum* встречаются также и в других районах.

У *S. fittoni* подвид *S. fittoni rustovensis* с очень тонкостенными створками и меньшим количеством ребер (8–10 вместо 10–15) появился в результате приспособления к жизни на тонкоилистых грунтах в сравнительно глубоководных участках.

При более резком увеличении скорости изменения признаков формировались новые виды, причем здесь имело место, по-видимому, только аллопатрическое видообразование. Возникший новый вид целиком или в значительной степени подавлял материнский.

В конце первой половины раннесарматского времени *S. praeplicatum*, вернее его подвид *S. praeplicatum pseudoplicatum*, в результате исчезновения вставочных ребер превращается в новый вид *S. plicatum*, характеризующийся меньшим числом ребер и более широкими межреберными промежутками. Смена *S. praeplicatum* и *S. plicatum* во времени и сходство морфологического строения раковины давно привели исследователей к заключению о непосредственной генетической связи этих видов (Hilber, 1892). Н. Соколов (1899) указывал, что переход *S. praeplicatum* в *S. plicatum* произошел в районе р. Конки, Колесников (1948) считал областью первоначального развития *S. gracile* Pusch. (синоним *S. plicatum*) Устьюртский залив. Однако переходных форм в указанных районах нет. Они были найдены в Молдавии (район Бурсука), где у *S. praeplicatum pseudoplicatum* нередко вставочные ребра начинаются на столь значительном расстоянии от макушки, что некоторые юные экземпляры можно принять за *S. plicatum*. Кроме того, отмечают отдельные взрослые экземпляры с единичными тонкими вставочными ребрами, по общему облику также напоминающие *S. plicatum*. С другой стороны, в выборке *S. plicatum* из более высокого горизонта встречены две створки с единичными вставочными ребрами.

Таким образом, областью первоначального развития *S. plicatum* явился, по-видимому, Галицийский залив. *S. plicatum* Eichw. широко распространился на песчаных грунтах, известковых илах и ракушечниках, где, вероятно, полностью подавил предковый вид.

В начале среднего сармата от *S. plicatum* произошел *S. fittoni*. Морфологические отличия *S. plicatum* от последнего несколько менее четкие, чем от *S. praeplicatum*, особенно на

территории бывшего Галицийского залива. У *C. plicatum plicatofittoni* наиболее ясно проявляются черты, сближающие его с *C. fittoni*: узость ребер, значительная выдвинутость их за край створок в приклеиваемой части переднего поля, ослабление части ребер на заклеиваемом поле. Особенно близки к *C. fittoni* Orb. популяции *C. plicatum plicatofittoni* Sinz. из района Ягорлыка.

C. fittoni широко расселился в бассейне, вытеснив во второй половине среднего сармата все подвиды *C. plicatum* Eichw. В отличие от последнего для него характерно присутствие на заклеиваемом поле не более 3 ребер, покрытых шиповидными или игловидными чешуйками. Узкие высокие ребра в средней части переднего поля также часто несут шиповидные чешуйки.

В становлении видов группы *C. plicatum* Eichw. значительную роль играли изменения, происходившие на ранних стадиях онтогенеза и закрепленные естественным отбором. По данным Невеской (1967), явления педоморфоза значительно распространены среди двустворчатых моллюсков. Ею установлено сходство раковин взрослых *C. fittoni* Orb. с раковиной ранних стадий онтогенеза предкового вида *C. plicatum* Eichw. по характеру скульптуры раковины. Сходство это объясняется частичной неотенией, т.е. задержкой некоторых личиночных признаков до взрослого состояния. Замедление развития этих признаков произошло не резко, а сравнительно постепенно, в течение определенного периода времени, с возникновением промежуточных форм. Аналогичное явление имело место и при возникновении *C. plicatum* от *C. praeplicatum*, причем в последнем случае процесс этот произошел более быстро. Поэтому здесь меньшее количество переходных форм, а граница между видами более четкая.

Интересно, что основным очагом возникновения подвидов и видов группы *C. plicatum* Eichw. явилась восточная часть сравнительно узкого Галицийского залива, глубоко вдавшегося в сушу. Кроме относительной изоляции от остальной акватории бассейна для восточной части залива были характерны мозаичность и значительная изменчивость условий среды. По данным Саянова и Макареску (1965), в течение раннего и среднего сармата здесь располагались исключительно мелководные участки. Конфигурация восточной береговой линии и залива часто изменялась, самые незначительные положительные колебания дна приводили к резкому обмелению и даже частичному осушению. В самом начале раннего сармата в районе сел Севериновка и Бурсук происходили даже периодические заболачивания и высыхания отдельных участков залива. В конце первой половины раннего сармата имела место некоторая регрессия, в районе того же с. Бурсук появилась крупная река.

В течение второй половины раннего сармата и первой половины среднего море наступает на восток, соответственно смещается

дельта реки. Но ее сильное влияние продолжало сказываться на восточной части залива, отделенной от более глубоководной западной части полосой рифовых построек. Несомненно, что все указанные особенности гидрологического режима восточной части Галицийского залива способствовали усилению здесь формо- и видообразовательных процессов у моллюсков.

Таким образом, представители группы *C. plicatum* Eichw. представляют собой естественную группу родственных видов, выделяющихся по особенностям морфологии раковины, характеру изменчивости и до некоторой степени по путям эволюционного развития. Совершенно справедливо она выделялась многими авторами среди других сарматских кардиумов. Уже Синцов (1897) отметил, что *C. latisulcum* Minst., *C. plicatum* Eichw. и *C. plicatofittoni* Orb. составляют с *C. fittoni* Orb. естественную группу кардиид, иными авторами принимаемых даже за один вид, но отличающихся друг от друга числом ребер и скульптурой последних. Ласкарев (1903) выделил среди сарматских кардиумов 3 группы родственных видов, в том числе группу *C. plicatum* Eichw., исходной формой для которой, по его мнению, мог быть *C. praeplicatum* Hilb. Колесников (1948, 1949) рассматривал эти группы как секции. Для секции *Plicatiformes* типовым видом он считал *C. plicatum* Eichw. Невеская (1950) выделила эту группу в подрод *Plicatocardium*, в состав которого были включены *C. praeplicatum* (Hilb.) Sok., *C. plicatum* Eichw., *C. fittoni* Orb. и *C. subfittoni* Orb. Позже последний вид был введен в особую группу - *C. transcarpaticum* Grischk. (Гришкевич, Невеская, 1958). Мусхелишвили (1966) отнесла *C. fittoni* Orb., *C. plicatofittoni* Sinz., *C. subfittoni* Andrus. и *C. latisulcus* Münst. к установленному ею подроду *Kolesnikovia*. По ее данным, они резко отличаются от предкового для них *C. gracile* Pusch. (синоним *C. plicatum* Eichw.). Однако нет никаких оснований для выделения в особую систематическую категорию только части видов из группы *C. plicatum* Eichw.

Изменения представителей группы *C. plicatum* Eichw. носили преимущественно приспособительный характер к менявшимся условиям окружающей среды, где из абиотических факторов, по-видимому, основную роль играли увеличение опреснения вод и, вероятно, изменения их ионного состава. Возможно, уменьшение числа ребер на раковине представителей группы *C. plicatum* Eichw. позволяло уменьшать затраты материала при ее построении без уменьшения прочности.

Интересно было выяснить взаимоотношения представителей группы *C. plicatum* Eichw. с наиболее близкими группами организмов, существовавшими с ними в одних биоценозах. В раннем сармате таковыми являлись представители группы *C. obsoletum*

Eichw., для которых характерно значительное число (17-37) обычно тесно расположенных ребер.

В конце среднего миоцена для *C. praeplicatum* (точнее для его типичного подвида) наиболее близкой формой был *C. obsoletum* Eichw., вернее, *C. obsoletum ruthenicum* (Hilb.) Lask. В западной части бассейна в биоценозах присутствовали почти исключительно *C. obsoletum ruthenicum*, и только в восточной части (Центр. Предкавказье, хут. Привольный; Мангышлак) в заметном количестве появился и *C. praeplicatum praeplicatum*. В раннесарматское время виды эти сосуществовали в одних биоценозах, но обычно *C. obsoletum* заметно преобладал над *C. praeplicatum*, и гораздо реже они находились почти в равных количествах. Так, в выборках из Залесцев (Подолія), Карагие, Уч-Кую (Мангышлак) *C. praeplicatum* сравнительно редок, на Кужоре (Восточное Предкавказье), в Бурсуке (Молдавия) он содержится в значительном количестве, на р. Конке (Юго-Восточная Украина) одинаково часты створки *C. praeplicatum praeplicatum* и *C. obsoletum ruthenicum*.

C. plicatum часто обитал в одних биоценозах с представителями группы *C. obsoletum* Eichw., при этом и здесь выявляются их до некоторой степени конкурентные взаимоотношения. В выборках обычно либо значительно преобладают, либо присутствуют только кардиумы из группы *C. obsoletum* Eichw. В более редких случаях преобладания представителей группы *C. plicatum* Eichw. наблюдается уменьшение размеров кардиумов из группы *C. obsoletum* Eichw. Различия в характере грунтов здесь играли малую роль: в выборках могут преобладать или присутствовать только как *C. plicatum*, так и *C. obsoletum*.

У представителей группы *C. obsoletum* Eichw. не отмечено направленного изменения во времени количества ребер и ширины межреберных промежутков, как у группы *C. plicatum* Eichw. Поэтому представители последней группы со временем все более резко уклоняются по своему строению от видов группы *C. obsoletum* Eichw. Так, например, если в начале второй половины раннего сармата отличие *C. plicatum* от *C. obsoletum* по числу ребер 1, 3, то со временем он достигает 3, 0. Виды группы *C. obsoletum* Eichw. обладают широкой индивидуальной и экологической изменчивостью при сравнительно слабом проявлении географической и временной. При рассмотрении изменчивости различных их признаков во времени отмечается обычно сохранение амплитуды их изменчивости при небольшом колебании средних величин в ту или другую сторону. Такой характер изменчивости указывает на то, что кардиумы этой группы находились преимущественно под воздействием стабилизирующего типа естественного отбора. Формо- и видообразование в этой группе происходило в основном не за счет географической изоляции, а за счет экологической дифференциации.

Стабилизирующий естественный отбор, по Шмальгаузену (1940), приводит к образованию более устойчивых форм, относительно менее зависящих от случайных отклонений факторов внешней среды, т.е. происходит до некоторой степени автономизация развития. Интересны высказывания в этом отношении Шварца (1968). Он считает, что стабилизация развития, по-видимому, один из наиболее всеобщих законов исторического развития организмов. Шварц выдвигает принцип оптимального фенотипа, что означает образование фенотипа, достигаемого энергетически более дешевым путем. Это дает объяснение широкому кругу явлений из области географической изменчивости. Нередко признаки, очень чутко реагирующие на малейшее изменение внешних условий, географически почти не варьируют. Поэтому, несмотря на значительную индивидуальную изменчивость, средние показатели географических популяций оказываются практически тождественными. Популяции представителей группы *S. obsoletum Eichw.* в раннем сармате являются иллюстрацией к данным положениям. При широкой индивидуальной изменчивости популяции у группы *S. obsoletum Eichw.* в целом как во времени, так и в пространстве оставались более или менее постоянными.

У представителей группы *S. obsoletum Eichw.* в процессе эволюции вида были выработаны механизмы, позволившие им не менять общую форму раковины, несмотря на происходящие изменения в окружающей среде. Выдерживать конкуренцию с такими хорошо адаптированными формами кардиумы группы *S. obsoletum Eichw.* могли, вероятно, в результате своей более высокой лабильности, приводящей к сравнительно быстрым изменениям фенотипа. Как указывает Майр (1968), естественный отбор будет благоприятствовать любому изменению фенотипа, смягчающему вредные последствия столкновений „сообитателей“ одного биотипа.

Л и т е р а т у р а

- Гришкевич Г.Н. и Невеская Л.А. О фауне глинистых фаций нижнего сармата Закарпатья и Прикарабугазья. — Изв. АН СССР, сер. геол. 1958, № 4.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., 1968.
- Колесников В.П. Сарматские моллюски. — Палеонтология СССР, т. 10, ч. 2, 1935.
- Колесников В.П. Сингенетические схемы. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 1948, т. XXIII (I).
- Колесников В.П. О некоторых проблемах палеонтологии. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 1949, т. XXIV (I).
- Кэйи А. Вид и его эволюция. М., 1958.

- Л а с к а р е в В.Д. Фауна бугловских слоев Волыни. - Тр. Геол. ком., нов. сер., 1903, вып. 5.
- М а й р Э. Зоологический вид и его эволюция. М., 1968.
- М у с х е л и ш в и л и Л.В. К экогенезу некоторых сарматских моллюсков. Тез. докл. XII научной сессии Ин-та палеобиологии, 1966.
- Н е в е с с к а я Л.А. Новый подрод сарматских кардиид - *Plicatocardium n. subg.*, его систематическое положение, палеоэкология и стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Л., 1950.
- Н е в е с с к а я Л.А. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. - Палеонтологический журнал, 1967, № 4.
- С а я н о в В.С., М а к а р е с к у В.С. Среднесарматское время. - В кн.: Палеогеография, Кишинев, 1965.
- С и н ц о в И.Ф. Описание некоторых видов неогеновых окаменелостей, найденных в Бессарабии и Херсонской губернии. - Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт., 1897, т. XXI, вып. 2.
- С о к о л о в Н.А. Слои с *Venus konkenis*. Средиземноморские отложения на р. Конке. - Тр. Геол. ком., 1899, т. IX, вып. 5.
- Ш в а р ц В.В. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора). - Журнал общей биологии, 1968, т. XXIX, № 1.
- Ш м а л ь г а у з е н И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., 1940.
- Gillet S. Essai de paleogeographie du neogene et du quaternaire inferieur d'Europe orientale. - Rev. Geogr. phys. et Geolog. Dynamique (2), 1961, vol. IV, fasc. 4.
- Hilber V. Neue und wenig bekannte Conchylien aus dem Ostgalizischen Miozän. - Abhandl. d. k.-k. geol. Reichsanst., 1882, VII, N. 6.

В.А. Собецкий

О СООТНОШЕНИИ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ ФОРМ И СИСТЕМАТИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Вопрос о таксономическом значении отдельных систематических признаков, изменяющихся в процессе приспособления организмов к новым условиям жизни, уже давно обсуждается в палеонтологической

и зоологической литературе. Изучение многих современных групп животных и, в частности, двустворчатых моллюсков, показало, что целый ряд признаков, за которыми уже давно закрепилось значение систематических, теряют это значение как только моллюск переходит к новому, не свойственному ему образу жизни. Так, американский палеонтолог и зоолог Янг (Yong, 1954) приводит интересные примеры преобразования облика раковины и строения замка у некоторых *Tellinacea* при их переходе от жизни на поверхности грунта к глубокому зарыванию в субстрат. В результате этой перестройки как внешний облик раковины, так и строение их замка приобретают черты, свойственные *Solenacea*, глубоко зарывающимся в рыхлый осадок.

Среди пектинид общеизвестным примером изменения формы раковины, связанного с изменением образа жизни, служат представители хиннитов. Еще Орбиньи (Orbigny, 1847) показал, что *Hinnites* — это тот же *Pecten* (в современном понимании *Chlamys*) и что молодые особи хиннитов ничем не отличаются от *Pecten* и лишь в случае необходимых условий *Hinnites* прикрепляются к субстрату, переходят к оседлому образу жизни, после чего у них и происходит перестройка раковины. При отсутствии этих условий и сохранении подвижного образа жизни раковина не претерпевает никаких изменений и сохраняет обычную для *Pecten* овально-треугольную форму.

Естественно, что подобные явления вносят существенные затруднения в систематику двустворчатых моллюсков. Не случайно в палеонтологической систематике появились две взаимно противоположные тенденции. Так, некоторые исследователи в случае появления одних и тех же признаков в различных по своему геологическому возрасту группах организмов, относящихся к какой-либо систематической единице надвидового ранга, немедленно относят их к так называемым приспособительным формам. В частности, подобным образом поступил Филиппи (Philippi, 1900), включивший лейасовых, меловых и третичных резко неравностворчатых пектинид в один род *Pecten* и считавший их итеративными формами этого рода, хотя никакой преемственной связи между раннеюрскими, меловыми и третичными формами не установлено.

Такой же подход к систематике наблюдается и в работе Штеше (Staesche, 1926), изучавшего явления конвергенции у юрских представителей рода *Chlamys* Bolten, 1798. Обнаружив частичную редукцию биссусного выреза у некоторых видов *Chlamys*, он низвел всех представителей рода *Entolium* Meek, 1865 до ранга приспособительных форм *Chlamys*.

Другие палеонтологи рассматривают появление у организмов каждого нового признака как образование новой систематической группы. Наиболее ярко эта тенденция выражена в работах Гейнца (Heinz, 1932), раздробившего род *Inoceramus* Park, 1811

на шестьдесят два рода и двадцать девять подродов. По поводу этого дробления совершенно справедливо замечание Митуры (Mitura, 1957), отметившего, что оно ничего не дает ни для систематики, ни для стратиграфии. Чрезмерное дробление родов, не подтверждаемое ни историческим развитием групп, ни генетическими взаимоотношениями их компонентов, не обоснованное данными их экологии и историей географического расселения, приводит к засорению систематики ненужными названиями и к затушевыванию истинных взаимоотношений между отдельными группами организмов.

В связи с изложенным нельзя не согласиться с Коробковым (1957), определившим род „как группу близкородственных видов, произошедших от одного корня, обладающих общими морфологическими признаками, возникшими в результате приспособления к определенному образу жизни, вследствие чего эта группа занимает определенную экологическую нишу и отделена разрывом от подобных группировок в других ветвях развития”.

При рассмотрении с этой исторической точки зрения некоторых групп пектинад из подсемейства *Chlamiinae* (так называемых гребешков) оказывается, что в истории развития данного подсемейства имело место неоднократное появление равностворчатых форм с частично редуцированным биссусным вырезом. Впервые подобные гребешки появились в юрском периоде, когда они образовывали довольно большие группы, объединявшиеся вокруг *Chlamys prisca* (Schl.), *Ch. varians* (Roem) и *Ch. fibrosa* (Sow.). Время существования первой группы было ограничено лейасом, а вторая и третья группы существовали в средне- и позднеюрскую эпохи.

В течение раннемеловой эпохи, несмотря на довольно широкое распространение *Chlamiinae*, равностворчатые гребешки не получили развития. В позднемеловую эпоху они вновь приобретают большое распространение и представлены в сеноман-туронское время группой *Chlamys aspera* (Lam.), а в сеноне — группой *Ch. acuteplicata* Alth. Новая вспышка формообразования равностворчатых пектинад произошла в кайнозое и в особенности в неогене, когда приобрела массовое развитие группа *Chlamys opercularis* (Linne).

Несмотря на отсутствие прямой генетической связи между кайнозойскими, меловыми и юрскими равностворчатыми гребешками, все же в работах многих авторов — Пастернака (1961), Штеше (Staesche, 1926), Дешасо (Dechaseaux, 1936) и других эти гребешки объединяются одним подродовым названием *Aequipecten* Fischer, 1887. Филиппи для подобных неоднократно появляющихся форм предложил название „итеративные формы”. Коробков (1957) относит их к приспособительным формам. Однако указанные группы нельзя относить ни к приспособительным формам какого-либо рода, ни объединять в один подрод, как это сделали

цитированные выше авторы, поскольку в данном случае речь идет не о какой-то небольшой популяции, изменившей свой облик под влиянием местных условий среды, а о довольно крупных группах ископаемых организмов, имевших широкий ареал географического распространения и характеризовавшихся значительным временем существования (от двух веков и более). Именно исходя из этого автором (Собецкий, 1961) было предложено подродовое название *Marklinia* для сеноман-туронских равностворчатых гребешков, группирующихся вокруг *Chlamys aspera* (Lam.). Несомненно, что и юрские группы равностворчатых хламисов должны быть выделены на правах самостоятельного подрода, а возможно, и двух-трех подродов.

В составе подсемейства *Chlamiinae* выделяется весьма своеобразная группа слегка неравностворчатых гребешков, обладающих тонкостенными полупрозрачными раковинами с характерной веерообразно расходящейся от макушки довольно нежной скульптурой. В свое время эта группа была выделена Миком (Meek, 1864) в самостоятельный род *Camptonectes*. Однако в последнее время И.А. Коробков, наблюдавший этот тип скульптуры у различных представителей рода *Chlamys*, низвел рассматриваемый род до ранга приспособительных форм рода *Chlamys*. В „Основах палеонтологии” им эта формулировка несколько смягчена и камптонецесы предположительно отнесены к числу гетерогенных родов.

Анализ географического и стратиграфического распространения *Camptonectes* показывает, что формы пектинид с этим типом скульптуры впервые появляются в байосе и прослеживаются во всех вышележащих ярусах юрской системы, широко распространены в нижнем и верхнем отделах меловой системы Западной Европы, Русской платформы, Кавказа и Средней Азии. Естественно возникает вопрос, каковы причины, вызвавшие одновременное массовое параллельное развитие приспособительных форм в морях, по площади соответствующих двум современным континентам? И можно ли считать приспособительной формой группу организмов, остатки которых обнаруживаются последовательно в различных ярусах и целых системах? С точки зрения автора, понятие „приспособительная форма” по отношению к *Camptonectes* неприемлемо. Наоборот, представляется правдоподобным отнесение своеобразного типа скульптуры к „полезным признакам”, которые способствовали облегчению и упрочнению раковины, а будучи унаследованы, обеспечили далее широкое распространение и большую длительность существования рода. Вместе с тем, став наследственным, этот признак, не теряя своего приспособительного значения, приобрел таксономическую значимость.

Весьма интересна история равностворчатых гладких гребешков, известных под родовым названием *Entolium* Meek, 1865. Представители этого рода характеризуются тонкой, зачастую полупрозрачной раковинной округло- либо овально-треугольных очертаний,

равными ушками и отсутствием биссусного выреза на всех стадиях онтогенеза. Лишь едва заметный изгиб линий нарастания вблизи основания правого переднего ушка свидетельствует о том, что в отдаленном прошлом эта группа произошла от форм, обладавших биссусным вырезом (род *Pernopecten* Winchell, карбон-пермь). Целый ряд исследователей, и в частности, Коробков (1957), Иванова (1959), Штеше (1926) относят этот род к приспособительным формам *Chlamys*.

В цитированной работе Ивановой к приспособительным формам рода *Chlamys* отнесен сеноманский *Entolium orbiculare* (Sow.), а И.А. Коробков отнес к роду *Chlamys* сенонский вид *E. membranaceum* (Nilss.). Возможность приобретения хламисами не свойственных им черт строения при переходе к новому образу жизни отнюдь не исключена. Однако этот переход должен происходить под давлением каких-то определенных условий среды, приводящих к изменению экологии данного вида или группы видов и появлению новых приспособительных признаков. При этом возникающая новая приспособительная форма окажется экологически несовместимой с исходным видом. Между тем наши исследования показали, что на юго-западе Русской платформы в отложениях сеноманского яруса *E. orbiculare* (Sow.) и *E. noetlingi* (Sob.) повсеместно встречаются с видами *Chlamys s. s.* Никаких переходных признаков, указывающих на происхождение этих видов от *Chlamys* в результате конвергенции, на этой весьма обширной территории установить не удалось. Равным образом, на юго-западе Русской платформы и в Крыму в отложениях маастрихта *E. membranaceum* (Nilss.) составляют совместно с *Chlamys s. s.* одни и те же ориктокомплексы, встречаясь в одних и тех же фациях.

Штеше (1926) объясняет отнесение им *Entolium* к приспособительным формам *Chlamys* частичной редукцией биссусного выреза у гладких гребешков этого рода. Эту мысль он подтверждает наличием частично редуцированного биссусного выреза у позднеюрского *Chlamys poecilographa* Gem. et Blasi. Эта точка зрения представляется автору недостаточно обоснованной, поскольку указанный вид появился в позднеюрскую эпоху, тогда как сформировавшаяся ветвь гладких безбиссусных энтолиумов существовала уже в синемюре - *Entolium hellii* (Orb.).

Не менее интересным примером повторения одинаковых морфологических структур в различных ветвях пектинид является неоднократное появление резко неравностворчатых пектинид. В свое время этот вопрос рассматривался Яворским (Javorski, 1914), Филиппи (Philippi, 1900) и Бёмом (Böhm, 1919). Бём совершенно справедливо отметил отсутствие генетической связи между раннеюрскими резко неравностворчатыми пектинидами, отнесенными им к роду *Weila* Böhm, меловыми *Neithea* Dronet и совре-

менными *Pecten Müller*. Все же в работах последующих авторов *Neithea* нередко рассматривалась как подрод рода *Pecten* (Gillet, 1924), что не отвечает истине и приводит к объединению внутри одного рода совершенно чуждых по своему происхождению элементов.

Из приведенного выше видно, что в процессе исторического развития некоторых групп пектинид у последних в различные отрезки геологического времени имело место появление аналогичных морфологических структур родового и подродового ранга, обусловленное, по-видимому, одинаковым образом жизни и приспособлением к одинаковым либо близким условиям среды. Вероятно, именно с этим было связано появление резко неравностворчатых пектинид в ранней юре, в мелу и неогене, неоднократное появление равностворчатых хламисов в мезозое и кайнозое. При этом отдельные представители пектинид могут приобретать конвергентные черты строения, имитирующие формы из других систематических групп, что затрудняет определение их родовой принадлежности. В подобных случаях для выяснения систематического положения конвергентно сходных форм наиболее результативными являются методы онтогенетических исследований. Изучение рекапитуляции древних признаков в процессе онтогенеза позволяет установить истинную систематическую принадлежность данной формы и ее генетические связи с другими группами. В частности, у приспособительной формы *Chlamys* (*forma accomodata Entolium*) *poecilographa* Gem. et Blasi биссусный вырез рекапитулирует в процессе онтогенеза, тогда как у юрских *Entolium demissum* (Phil.), *E. vitreum* (Roem.), сеноманских *E. orbiculare* (Sow.) и *E. noetlingi* (Sob.) он отсутствует на всех стадиях онтогенеза.

Появление приспособительных форм, по-видимому, было связано с попыткой отщепления и начала развития новой систематической единицы, а кратковременность существования объясняется их недостаточной приспособленностью к новым условиям жизни, невозможностью выдержать конкуренцию с экологически эквивалентными, уже сложившимися группами, которых они имитируют. В этом отношении юрский *Chlamys poecilographa* Gem. et Blasi с его редуцированным биссусным вырезом, гладкой поверхностью тонкостенной равностворчатой раковины является „слепой ветвью” рода *Chlamys*, частным случаем приспособления к определенным условиям среды и образу жизни. Юрские же и меловые *Entolium* - *E. demissum* (Phil.), *E. orbiculare* (Sow.), *E. noetlingi* (Sob.) и другие, также имевшие равностворчатую тонкостенную раковину с равными ушками, лишенными биссусного выреза, представляли собой исторически сложившуюся устойчивую ветвь развития, занимавшую определенные экологические ниши и не допускавшую в их пределы каких-либо конкурентов.

Наряду с повторяемостью в процессе исторического развития отдельных морфологических структур родового ранга у некоторых пектинид имело место и неоднократное появление признаков, считающихся диагностическими для отдельных видов. В этом отношении большое внимание исследователей всегда привлекала скульптура наружной поверхности раковины, являющаяся одним из важнейших видовых признаков, непременно включаемых в диагноз. Между тем при рассмотрении этого морфологического элемента в историческом аспекте обнаруживается повторное появление одинаковых типов макро- и микроскульптуры у различных видов, время существования которых разделено не только ярусами, но даже эпохами и периодами. Так, например, довольно большое сходство макроскульптуры наблюдается у сеноманских *Chlamys aspera* (Lam.) и описанных и изображенных Сакко (*Sacco*, 1894) неогеновых *Ch. spinovatus* Sacco. Оба вида, отделенные один от другого промежуточком времени, равным одному периоду и одной эпохе, обладают сложной скульптурой, состоящей из сложных радиальных ребер, среди которых выделяются главное ребро треугольно-округлого сечения, завершающееся шиповатым гребнем, и тесно примыкающие к главному ребру меньшие шиповатые ребра второго и третьего порядка. Подобные повторения однотипных радиальных ребер наблюдаются у юрских *Ch. laurae* (Etallon), известных из келловейских отложений Подмосквья (Герасимов, 1955), сеноманских *Ch. fissicosta* (Eth.), распространенных в отложениях этого возраста Подолии (Савчинская, 1939), Молдавии (Собецкий, 1961) и Англии (Woods, 1902), и сенонских *Ch. decemcostata* (Goldf.), встречающихся в маастрихтских отложениях Крыма, ГДР и ФРГ.

Повторение одинаковых признаков имело место и в процессе исторического развития рода *Entolium* Meek, 1865. В частности, *E. demissum* (Phil.), широко распространенный в юрских отложениях Донбасса (Борисяк и Иванов, 1917), и сеноманский *E. noetgi* (Sob.) обладают гладкой раковинной поверхностью, на которой наблюдается очень тонкая микроскульптура, состоящая из концентрических струек, пересекаемых веерообразно расходящимися от макушки радиальными струйками. Этот же тип микроскульптуры имеется на левых гладких створках сеноманского *E. orbiculare* (Sow.). К признакам, неоднократно повторяющимся в процессе исторического развития рассматриваемого рода, относятся и форма ушек. Так, очертания ушек юрского *E. demissum* (Phil.) ничем не отличаются от таковых у *E. noetlingi* (Sob.), а очертания ушек *E. orbiculare* (Sow.) повторяют таковые юрского *E. vitreum* (Roem.). Контуры ушек нижнемелового *E. nummulare* (Orb.) почти идентичны таковым у сенонского *E. membranaceum* (Nilss.).

На развитие скульптуры у мезозойских пектинид весьма существенное влияние оказывал образ жизни животного. Так, у сеноман-

ской *Chlamys* (*Merklinia*) *aspera* (Lam.) – равностворчатого гребешка, способного к активному плаванию, – скульптура правой нижней створки несколько упрощена по сравнению с ребристостью левой верхней створки. Подобная картина наблюдается и у сенонского *Chlamys acute-plicata* (Alth.). К. Штеше (К. Staesche, 1926) объяснял подобное явление раздражающим влиянием субстрата на мантийную лопасть правой створки при подъеме и приземлении животного во время прыжков.

По-видимому, только влиянием образа и условий жизни можно объяснить развитие близких по своему строению типов скульптуры у различных групп прирастающих к субстрату пектинид. Так, из геттангских отложений Франции известна *Velata hettangiensis* Dechaseaux, характеризующаяся неправильными очертаниями раковины, редуцированным биссусным вырезом и редко расположенными волнистыми ребрами прямоугольно-округлого сечения. Подобный тип скульптуры наблюдается также у байос-батских *Velata velata* Quenst. из Средней Азии и Преддобруджского прогиба, у келловейских *Velata psyche* (Orb.), у некоторых меловых форм. Основные различия в скульптуре раковин этой экологической группы пектинид состоят в степени выраженности тех или иных ребер и их числе, т.е. эти различия имеют количественный, но не качественный характер.

Таким образом, при рассмотрении различных морфологических элементов раковины пектинид в историческом аспекте оказывается, что целый ряд признаков, считавшихся видовыми, фактически неоднократно повторяется в процессе филогенетического развития группы и свойствен не одному, а двум-трем и, возможно, более видам, разделенным значительными промежутками геологического времени.

Однако повторение отдельных морфологических структур на различных этапах развития той или иной группы не означает простого повторения форм, идентичных своим отдаленным предковым видам. В каждом отдельном случае у рассмотренных групп повторно появляющаяся морфологическая структура оказывается в новых сочетаниях с другими признаками, благодаря чему и создается специфический облик раковины, на основании которого можно определить ее видовую принадлежность.

Вместе с тем вид – это не признак и не совокупность признаков, а исторически сложившаяся популяция организмов, выработавшая в процессе приспособления к условиям жизни определенное отношение к окружающей среде, которое осуществляется благодаря определенной организации тела, обладающего специфической совокупностью относительно устойчивых признаков. В связи с изложенным видно, что понятие „видовой признак“ у рассмотренных групп имеет весьма относительный характер, поскольку специфический облик раковины создается всей совокупностью признаков, а отдельно взятые признаки могут повторяться у различных по своему геологи-

ческому возрасту видов. Тем самым лишний раз подтверждается и неправомочность определения и выделения видов по какому-либо отдельно взятому признаку.

Из приведенных фактов повторения аналогичных морфологических структур на различных этапах развития отдельных групп двустворчатых моллюсков вытекает необходимость определения таксономического ранга различных морфологических элементов скелета не для всей группы в целом, а для ее отдельных ветвей, существовавших в определенные отрезки геологического времени, т.е. для определенных этапов ее исторического развития.

Наконец, приведенные выше данные лишний раз подтверждают, что для правильного определения таксономического ранга той или иной систематической группы, изучения ее путей эволюции и истории приспособления к внешней среде необходим сравнительно-морфологический анализ всей совокупности элементов строения скелета. Только при историческом подходе к изучению морфологии скелетных остатков можно отделить группы, занимающие определенное систематическое положение (подрод, род и т.п.) от имитирующих их приспособительных форм, представляющих лишь частный случай конвергенции в процессе эволюции.

Л и т е р а т у р а

- Б о р и с я к А.А., И в а н о в Е.В. Pectinopoda юрских отложений Европейской России. Вып. 5. Pectinidae. - Тр. Геол. ком., нов. сер. 1917, вып. 143.
- Г е р а с и м о в П.А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР, ч. 1. М., 1955.
- И в а н о в а А.Н. Двустворчатые, брюхоногие и белемниты юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. - Тр. ВНИГРИ, 1959, вып. 137.
- К о р о б к о в И.А. К систематике семейства Pectinidae. - Вестник ЛГУ, 1957, № 18, сер. геол. и геогр., вып. 3.
- П а с т е р н а к С.И. К систематике верхнемеловых пектинид. - В кн.: Палеонтологический сборник Льв.ГУ, 1961. № 1.
- С а в ч и н с к а я О.В. Материалы к изучению меловой фауны Подолии. - Уч. зап. Харьковского ун-та, 1939, № 16.
- С о б е ц к и й В.А. Верхнемеловые Pectinacea Среднего Приднестровья, их систематический состав и экологические особенности. Кишинев, 1961.
- B ö h m J. Zur systematischen Stellung der Gattung Neitheia Drouet. - Jahrb. Preuss. geol. Landesanst. Bd. II, 1919.

- Dechaseaux C. Pectinides jurassiques de l'est du Bassin de Paris. - Mem. Mus. Hist. nat. Belg., 1936. Ser. 2, fasc. 8.
- Gillet S. Revision du sousgenre Neithea Drouet. - Bull. Soc. Geol. Franc., 1924. Ser. 4, vol. 24.
- Heinz R. Aus der neuen Systematik der Inoceramen. - Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1932, H. 13.
- Javorski E. Beitrage zur Kenntnis des Lias-Volen Südamerikas und der Stammesgeschichte der Lias-Volen. - Paläontol. Z., 1914, Bd. 1.
- Meek F. Check List of cretaceous Fossils of North America. - Smith. Misc. Coll., 1864, No 177.
- Mitura F. Metody i kierunki badan Inoceramev. - Prace Inst. naft. S.A., 1957, No 52.
- Orbigny A. Paleontologie francaise. Terrains cretacees, vol. 3. Paris, 1843-1847.
- Philippi E. Beitrage zur Morphologie und Phylogenie der Lamellibranchier. II. Zur Stammesgeschichte der Pectiniden. - Z. Dtsch. geol. Ges., 1900, Bd. 52.
- Sacco F. I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte et della Liguria, Pt. 14. Torino, 1894.
- Staesche K. Die Pectiniden der Schwäbischen Jura. - Geol. Paleont. Abh., 1926, Bd. 15, H. 1.
- Woods H.A. Monograph of the Cretaceous Lamellibranchia of England, vol. 1. - In: Palaeontogr. Soc. London, 1902.
- Yong C.M. On the structure and adaptation of the Tellinacea, depositfeeding Eulamellibranchia. - Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1949, B. 234.

Л.Б. Ильина

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ
НА ПРИМЕРЕ ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНЫХ ГАСТРОПСД
ЧЕРНОГО МОРЯ

Геологическая история Черноморского бассейна в позднечетвертичное время представляет собой три последовательно сменяющихся друг друга этапа: наиболее ранний - карангатский, затем новозевксинский и наиболее поздний - собственно черноморский.

В карангатское время Черное море имело относительно широкую связь со Средиземным и максимум солености достигал 30%. В новоэвксинское время эта связь была прервана, и на месте Черного моря образовалось замкнутое солоноватоводное озеро-море типа Каспийского. Позднее, в собственно черноморское время, произошло новое соединение Черного и Средиземного морей, что привело к новой смене солевого режима. Соленость вод в Черном море стала морского состава и приблизилась к 18%.

Смена условий влекла за собой смену населявшей бассейн фауны. Происходило вселение новых элементов из одного водоема в другой. Так, в карангатское и собственно черноморское время в Черное море вселились средиземноморские представители, а в новоэвксинское — каспийские.

При любом вселении создаются определенные отношения вселившегося вида с новыми условиями среды. В каждый из трех изученных этапов жизни Черного моря (при вселении в него) организмы попадали в несколько отличающиеся от первичных условия среды с другими пределами колебаний солености и температуры. Адаптация к иным условиям среды вызывала у некоторых видов бурное формообразование. Однако оценить характер изменений и систематическое положение новых форм, возникших при вселении в водоем с иными условиями среды и иными биотическими отношениями, оказалось возможным лишь только с помощью детального анализа изменчивости.

Изменчивость позднечетвертичных черноморских гастропод изучалась поэтапно. Была рассмотрена изменчивость индивидуальная и изменчивость групповая. Групповая изменчивость подразделялась на популяционную, экологическую и эколого-географическую. При исследовании использовался биометрический анализ с вычислением коэффициентов различия, построением кривых, точечных и площадных графиков. В некоторых случаях вычислялись коэффициенты вариации для определения амплитуды изменчивости у популяций, обитавших в несколько отличных условиях среды.

Как показали наши наблюдения, индивидуальной или внутривидовой изменчивости подвержены в большей или меньшей степени все позднечетвертичные черноморские виды, но размах ее особенно значителен у наиболее широко распространенных массовых видов, таких, как *Bittium reticulatum*, *Rissoa membranacea*, *Hydrobia ventrosa*, *Nassarius reticulatus*, *Classiniola variabilis* и ряда других. В пределах одной выборки какого-либо вида можно видеть раковины с различными коэффициентами удлиненности, с различными абсолютными размерами одновозрастных представителей, с варьирующей выпуклостью оборотов, варьирующей скульптурой и т.д. В основе своей — это неопределенная изменчивость. Она усиливается популяционной изменчивостью, которая с достаточной точностью отображается в изменчивости выборки. Мно-

гообразии популяций одного и того же вида бывает весьма значительным. Большим размахом популяционной изменчивости характеризуются *Calyptraea chinensis*, *Hydrobia ventrosa*, *Micromelania caspia lineata* и ряд других форм. Популяционная изменчивость находится в явной зависимости от местных условий обитания, но конкретная причина изменений не всегда уловима и ясна. Более очевидной становится причина изменчивости, если сравнить группы популяций из разных участков одного и того же бассейна, характеризующихся своими местными особенностями среды. В таких случаях часто можно наблюдать вполне определенную экологическую изменчивость, которая иногда приводила к образованию морф, т.е. уклоняющихся популяций, не имеющих своего определенного географического ареала; признаки, отличающие одну морфу от другой, легко обратимы при изменении условий в ту или иную сторону.

Примером внутривидовой экологической изменчивости, приводящей к образованию морф, является изменчивость представителей *Rissoa membranacea*. Этот вид в открытых частях Черного моря представлен морфой α , для которой характерна крепкая хорошо скульптурированная раковина с отчетливым губным валиком и складкообразным перегибом на внутренней губе. Коэффициент удлиненности - 0.53. Другая морфа этого вида - морфа β отличается от предыдущей более тонкостенной раковиной, частичной или полной редукцией осевых ребер, губного валика и складкоподобного перегиба на внутренней губе, часто с более выпуклыми оборотами. Коэффициент удлиненности у этой морфы - 0.56. Морфа β связана с участками пониженной солености и, возможно, пониженной температуры. Нами она была найдена в нижнекарагатских и в собственно черноморских отложениях северо-западного участка Черного моря, Одесского и Каркинитского заливов, Керченского пролива, Таманского залива и южной части Азовского моря, т.е. в осадках, которые образовались в условиях пониженной солености.

На нашем материале было установлено, что экологическая изменчивость позднечетвертичных черноморских видов вызывается изменяющимися условиями существования и в первую очередь солености, а также, скорее всего, и температуры. Причем удалось проследить, что изменение условий среды вызывает сходные морфологические изменения раковины у форм различного систематического положения. Так, в условиях пониженной солености раковина многих видов морского происхождения становится более тонкостенной, скульптура ее наружной поверхности заметно ослабляется, иногда наблюдается увеличение выпуклости оборотов, учащение слабых ребер и исчезновение дополнительных образований в устье.

С изменением солености наблюдается также изменение коэффициента вариации. В условиях пониженной солености, если эти условия не выходят за рамки экологического спектра вида, некоторые эвригалинные виды морского происхождения (*Rissoa membra-*

Т а б л и ц а 1

Коэффициент вариации (%) по признакам Ш : В и Впо : В для представителей *Hydrobia ventrosa* из витязевских (вт) и каламитско-джеметинских (кл + дж) отложений

Возраст	Соленость, %	Ш : В	Впо : В
кл + дж	12-17	5.7	4.9
вт	10-12	6.3	5.3

В - высота раковины; Ш - ширина раковины; Впо - высота последнего оборота.

sea, *Hydrobia ventrosa* и др.) отличаются заметным многообразием форм, т.е. коэффициент вариации по ряду признаков у них возрастает (табл. 1).

У представителей *Rissoa membranacea*, обитавших в условиях пониженной солености (морфа β), коэффициент вариации по признаку Ш : В возрастает более чем в два раза по сравнению с коэффициентом вариации для форм, обитавших в нормально соленых для Черного моря условиях (морфа α), - соответственно 6.3 и 2.8%.

Если изменившиеся условия становятся критическими для жизни вида, коэффициент вариации заметно сокращается. Это явление отчетливо прослежено на примерах солоноватоводных гастропод, которые с наступлением морской трансгрессии (в древнечерноморское время) в течение некоторого времени еще продолжали существовать в условиях, для них не свойственных (табл. 2 и 3).

В каждый из трех этапов позднейшей истории Черного моря не создалось условий для расщепления видов внутри бассейна более чем до отдельных безареальных группировок - морф. По-видимому, этому мешала как кратковременность отдельных этапов, так и отсутствие каких-либо изолирующих барьеров в самом бассейне.

Однако в целом Черное море вместе с населявшей его фауной представляло собой и в карангатское, и в новозевксинское, и в собственно черноморское время более или менее изолированную область со своими специфическими особенностями, которые оказывали воздействие на эколого-географическую изменчивость вселявшихся в Черное море видов.

В результате этой изменчивости в некоторых случаях происходило образование более или менее устойчивых, морфологически хорошо выраженных и географически изолированных группировок - подви-

Т а б л и ц а 2

Коэффициент вариации (%) по признакам Ш : В, Впо : В и Ву : В для представителей *Clessiniola variabilis* из новоэвксинских (нэ) и древнечерноморских (бугазских - бг и витязевских - вт) отложений Черного моря

Возраст	Число измеренных раковин	Ш : В	Впо : В	Ву : В
вт	13	2,8	2,9	4,0
бг	50	3,9	2,9	4,9
нэ	48	4,8	3,3	8,3

Ву - высота устья.

Т а б л и ц а 3

Коэффициент вариации (%) по признакам Ш : В, Впо : В, Ву : В и В₁ : В для представителей *Micromelania caspia lincta* из новоэвксинских (нэ) и древнечерноморских (дч) отложений Черного моря

Возраст	Число измеренных раковин	Ш : В	Впо : В	Ву : В	В ₁ : В
дч	80	6,0	4,2	6,8	6,8
нэ	81	7,4	5,6	7,4	8,7

В₁ - высота первых шести оборотов.

Черноморские подвиды отличались от средиземноморских типовых подвидов меньшими абсолютными размерами раковины, менее отчетливо выраженной скульптурой, иногда иным числом аксиальных и спиральных ребер, часто полной или частичной редукцией микроскопически мелкой спиральной штриховки, утоньшением стенки раковины, увеличением многообразия формы.

Образование ряда подвидов (*Chrysallida spiralis incerta*, *Cerithium vulgatum ponticum*, *Cythara rugulosa pontica* и др.) шло по пути усиления индивидуальной и популяционной измен-

чивости, проявляющейся у типовых подвидов этих видов, а потом по пути отщепления крайних вариант изменчивости. Так, в карангатских отложениях и в современном Средиземном море среди представителей типового подвида *Cerithium vulgatum vulgatum* встречаются варианты изменчивости, отличительной особенностью которых является наличие большего, чем обычно, числа мелких и слабых бугорков на поздних оборотах раковины. В позднечетвертичное и настоящее время в Черном море *Cerithium vulgatum* представлен в основном формами, для которых это отклонение в изменчивости типового подвида стало характерным, т.е. у них украшения на раковине состоят из мелких и слабых бугорков, число которых на последнем обороте достигает семи и более.

Устойчивость этого морфологического признака и наличие определенного ареала, соприкасающегося с ареалом типового подвида, явились критерием для выделения черноморских форм в самостоятельный подвид. Отличия черноморских церитов от средиземноморских некоторым исследователям (Милашевич, 1916 и др.) представлялись достаточными для выделения даже в самостоятельный эндемичный вид. Однако большое число переходных форм на границе ареалов, а также в достаточной степени перекрывающие друг друга пределы изменчивости средиземноморских и черноморских форм позволяют считать их только внутривидовыми группировками.

Резюмируя сказанное, можно утверждать, что внутривидовая изменчивость многих видов адаптивна и является реакцией на изменяющиеся условия среды (Майр, 1968).

В этой связи интересно отметить, что в разные отрезки времени (например, в карангатское и собственно черноморское) изменчивость черноморских видов шла в одном и том же направлении. Однако одинаковое направление смещения изменчивости карангатских и собственно черноморских представителей не всегда совпадают по степени размаха. Смещение амплитуды изменчивости у карангатских форм по сравнению со средиземноморскими не столь значительно, как у собственно черноморских представителей. Это обстоятельство объясняется скорее всего меньшими отклонениями солености карангатского бассейна (на 8–12%) от солености Средиземного моря (Невесская, 1965, Ильина, 1966). Существующая разница между соленостью средиземноморской и черноморской значительно большая, она достигает почти 20%. В некоторых случаях карангатские представители занимают как бы промежуточное положение между средиземноморскими и собственно черноморскими формами.

Способностью моллюсков менять размах и характер изменчивости в зависимости от изменения таких факторов среды, как соленость и температура, по-видимому, объясняется и так называемое явление „атлантизации“ (Садовский, 1934), т.е. большее сходство черноморских форм с атлантическими, нежели со средиземноморскими представителями. Это явление, подмеченное рядом исследовате-

лей (Невесская, 1965 и др.), скорее всего связано с одинаковым направлением изменения среды обитания атлантических и черноморских форм, так как по сравнению со Средиземным морем температура и соленость Атлантического океана и Черного моря относительно более низкие. Абсолютные величины солености и температуры Черного моря и Атлантического океана безусловно разные, но направление изменений среды одинаково, а это приводит к более или менее одинаковому проявлению изменчивости представителей ряда видов.

Закономерности, выявленные при изучении изменчивости позднечетвертичных гастропод Черного моря, в значительной степени подтвердились и при изучении раннемэотических видов, живших около 12 млн лет назад. Предки раннемэотических гастропод пришли в Понто-Каспийскую область из водоема, имевшего связь со Средиземным морем. Попав в условия пониженной солености, многие средиземноморские виды претерпели изменения, идущие по пути редукции скульптурных украшений, некоторого уменьшения абсолютных размеров раковины и утоньшения ее стенки. Здесь также наблюдалось образование морф и подвидов. Однако длительность существования раннемэотического бассейна со специфическими условиями в ряде случаев привела к перерастанию формообразовательного процесса в процесс видообразовательный.

Л и т е р а т у р а

- И л ь и н а Л.Б. История гастропод Черного моря. - Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, 1966, т. 110.
- М а й р Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- М и л а ш е в и ч К.О. Моллюски Черного и Азовского морей. - Моллюски русских морей, 1916, т. 1.
- Н е в е с с к а я Л.А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря (их систематика и экология). - Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, 1965, т. 105.
- С а д о в с к и й А.А. К вопросу о промежуточном положении некоторых черноморских моллюсков между формами атлантическими и средиземноморскими. - Тр. Зоол. сектора Груз. отд. Закавказск. филиала АН СССР, 1934, т. 1.

К ВОПРОСУ О ПОДРОДАХ У ПАЛЕОЗОЙСКИХ ОСТРАКОД

Представление о роде как объективной в своей основе категории вполне согласуется с утверждением, что роды остракоид могут отличаться друг от друга в весьма различной степени. В одних случаях разрывы между ними, естественно, будут весьма значительными, в других — менее заметными, в третьих — вообще относительно небольшими. Нередко, однако, различия между описанными в литературе родами палеозойских остракоид оказываются, на наш взгляд, слишком уж несущественными. Так, у ряда родов с гладкой или слабо скульптурированной раковиной подобные отличия могут проявляться, например, в присутствии или отсутствии одного-двух, а иногда и большего числа однородных скульптурных элементов — крупных и мелких бугорков, шипов, ребрышек, поперечных бороздок, субцентральных ямок и покрывающих всю или большую часть поверхности створок групп мелких одинаковых ямочек. Некоторые роды палеозойских остракоид и прежде всего те, которые обладают гладкой раковиной, отделяются от других, весьма близких родов лишь единичными локальными, хотя и четко выраженными, особенностями тех или иных участков краев раковины. Такими чрезвычайно близкими родами в пределах каждой группы (семейства), отделяющимися друг от друга наличием, отсутствием или характером одного-двух скульптурных элементов, являются, в частности, следующие,

В семействе Cytherellidae Sars — целый ряд родов, исключительно сходных с родом *Bairdia* M'Coу (рис. 1, д): *Bairdiolites* Croneis et Gale (рис. 1, б) отличается присутствием двух поперечных ребрышек в передней и задней частях раковины, *Spinobairdia* Morris et Hill (рис. 1, в) — субцентральной шипом, *Ceratobairdia* Sohn (рис. 1, г) — гребенообразным рядом на спинном крае. В этом семействе имеются и другие роды, очень близкие к *Bairdia*, которые, однако, отличаются от последней некоторыми особенностями контура раковины. Так, *Bairdia-cypris* Bradfield (рис. 1, е) отличается от *Bairdia* (рис. 1, а) отсутствием вогнутости на спинном крае у заднего конца, плавным переходом спинного края в задний конец, низкой удлиненной раковиной¹. Однако нередко различия между этими родами выражаются каким-либо одним или двумя из указанных трех признаков. Несколько незначительно разнящихся между собой родов имеется и в семействе Healdiidae Harlton. Так, *Cribroconcha* Cooper

¹ На рис. 1–12 даны схематизированные изображения раковин типовых видов цитируемых родов.

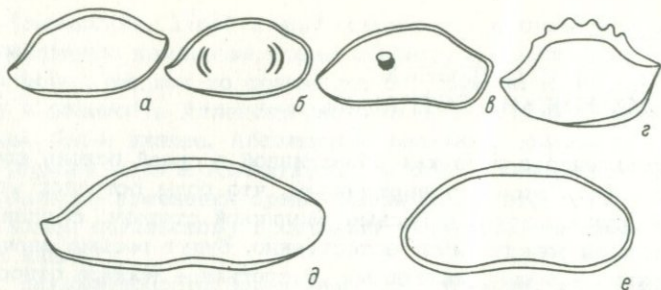


Рис. 1. а - Bairdia M'Coy; б - Bairdiolites Croneis et Gale; в - Spinobairdia Morris et Hill; г - Ceratobairdia Sohn; д - Bairdia M'Coy; е - Bairdiacypris Bradfield.

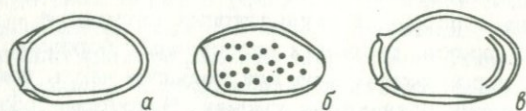


Рис. 2. а - Healdia Roundy; б - Cribriconcha Cooper; в - Healdioides Coryell et Rozanski.

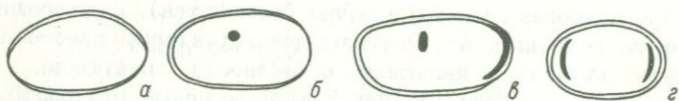


Рис. 3. а - Cavellina Coryell; б - Sulcocavellina Egorov; в - Sulcella Coryell et Sample; г - Paracavellina Cooper.

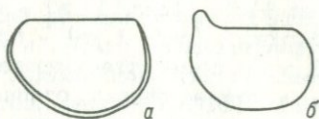


Рис. 4. а - Paraparchites Ulrich et Bassler; б - Pseudoparaparchites Kellett.

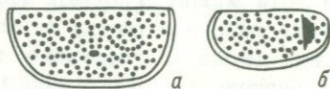


Рис. 5. а - Kirkbya Jones; б - Knightina Kellett.

(рис. 2, б) отличается от *Healdia Roundy* (рис. 2, а) лишь наличием сети округленных ямочек на поверхности створки, а *Healdioides Coryell et Rozanski* (рис. 2, в) — присутствием поперечного ребрышка у переднего конца. В семействе *Cytherellidae Sars* род *Sulcocavellina Egorov* (рис. 3, б) отличается от *Cavellina Coryell* (рис. 3, а) наличием округленной ямки в верхней половине створки; у *Sulcella Coryell et Sample* (рис. 3, в) в отличие от *Cavellina* присутствует поперечная срединная бороздка, проходящая в верхней половине раковины, а у *Paracavellina Cooper* (рис. 3, г) развиты две поперечные бороздки, по одной близ переднего и заднего концов створки.

Отличительной чертой рода *Pseudoparaparchites Kellett* (рис. 4, б) (семейство *Aparchitidae Jones*), отделяющей его от *Paraparchites Ulrich et Bassler* (рис. 4, а), является наличие шипа на вершине задне-дорзального угла.

Роды *Kirkbya Jones* (рис. 5, а) и *Knightina Kellett* (рис. 5, б) (семейство *Kirkbyidae Ulrich et Bassler*) различаются тем, что у *Knightina* поверхность створки близ заднего конца образует резкий поперечный уступ.

Все указанные выше роды остракод относятся к семействам, входящим в состав отряда *Podocopida Pokorny*. Чрезвычайно близкие роды известны и в отряде *Mydocopida Pokorny*, в семействе *Cypridinidae Brady*. Это — *Cypridinella Jones, Kirkby et Brady* (рис. 6, а) и *Cypridellina Jones, Kirkby et Brady* (рис. 6, б). Второй род отличается от первого только наличием бугорка в верхней половине створки.

В некоторых случаях различия, подобные вышеупомянутым, принимаются отдельными авторами за видовые. Так, в семействе *Kloedenellidae Ulrich et Bassler (incertae ordinis)* в составе рода *Sansabella Roundy* имеются виды без поперечной срединной бороздки (рис. 7, а) и с ней (рис. 7, б); такое же отличие наблюдается и между формами рода *Sargentina Coryell et Johnson* (рис. 7, в, г) этого семейства.

Чтобы судить о том, являются ли указанные выше единичные признаки у родов палеозойских остракод действительно родовыми или характеризуют категории более низкого ранга, необходимо учесть, что в большинстве случаев описанные в литературе роды, разделенные как крупными, так и сравнительно небольшими разрывами, разнятся друг от друга не одной-двумя, а целым рядом более или менее заметных отличительных неоднородных черт. Отличия, обусловленные комплексом разнородных признаков, влияют на весь облик раковины и имеют общее, а не частное значение. Самостоятельность родов, для которых характерны подобные отличия, вряд ли может вызывать сомнение. Например, очень ярко выражены различия между следующими родами, в той или иной мере разнящимися друг от друга обликом основных скульптурных элементов, их присут-

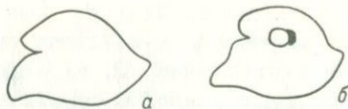


Рис. 6. а - *Cypridinella* Jones, Kirkby et Brady; б - *Cypridellina* Jones, Kirkby et Brady.

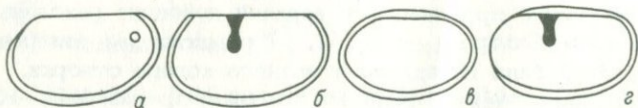


Рис. 7. а, б - *Sansabella* Roundy; в, г - *Sargentina* Corryell et Johnson.

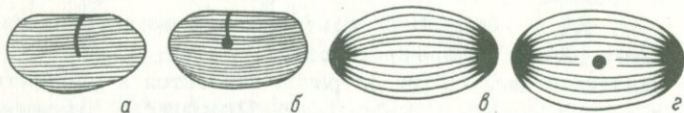


Рис. 8. а - *Entomozoe* (*Richteria*) Jones; б - *Entomozoe* (*Nehdentomis*) Matern; в - *Richteria* (*Richteria*) Gürich; г - *Richteria* (*Fossirichteria*) Matern.

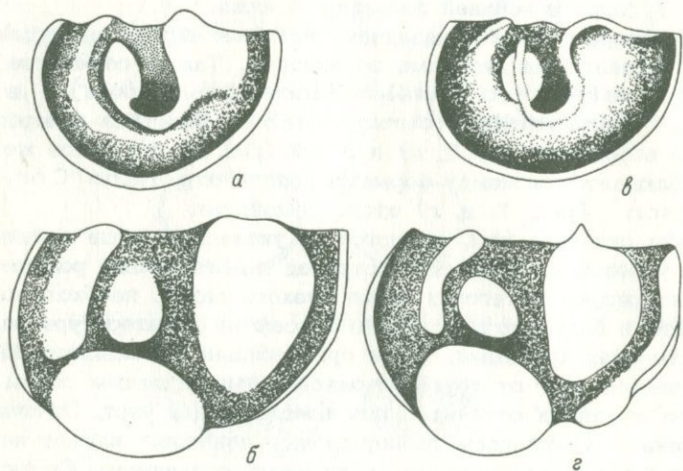


Рис. 9. а - *Craspedobolbina* (*Mitrobeyrichia*) Henningsmoen; б - *Craspedobolbina* (*Mitrobeyrichia*) Henningsmoen (самка); в - *Craspedobolbina* (*Craspedobolbina*) Kummerow; г - *Craspedobolbina* (*Clavobolbina*) Martinsson (самка).

ствием или отсутствием: *Amphissites Girty*, *Kirkbya Jones*, *Kellettina Swartz*, *Roundyella Bradfield* (семейство *Kirkbyidae Ulrich et Bassler*); *Hollina Ulrich et Bassler*, *Hollinella Coryell*, *Parabolbina Swartz*, *Abditoloculina Kessling*, *Ctenoloculina Bassler* (семейство *Hollinidae Swartz*); *Glyptopleura Girty*, *Glyptopleurina Coryell*, *Mesoglypha Cooper* (семейство *Glyptopleuridae Girty*) и т.д. Что же касается родов, отличающихся единичными признаками, то последние в силу своего сугубо местного характера не изменяют или почти не изменяют общего облика раковины, вследствие чего возникает представление о таких признаках как о чертах, характеризующих собой не роды, а более низкие таксоны. Относительно мало влияют на общий облик и многочисленные, но одинаковые или почти одинаковые и притом мелкие образования, как, например, ямочки у рода *Cribriconcha* или ряды тонких продольных ребрышек, покрывающих всю раковину у подрода *Entomozoe (Nehdentomis) Matern* и отсутствующих у *Ent. (Entomozoe) Jones (Matern, 1929)*.

В связи с этим представляется естественным вопрос, не являются ли подобные признаки видовыми. Именно такое значение придавал Гамильтон (*Hamilton, 1942*) бугоркам, спорадически наблюдающимся на спинном крае у *Bairdia (=Ceratobairdia Sohn, 1960)*. Однако если появление единичных, но устойчивых образований — шипов, бугорков, ребрышек, бороздок, ямок¹ — у гладких форм остракод трактовать в подобном смысле, то это будет означать, что разрывы между снабженными скульптурой и лишенными ее видами значительно превзойдут даже наиболее крупные разрывы, наблюдающиеся между нескульптурированными видами данного рода. Иными словами, в таких случаях хиатусы между видами столь резко увеличатся, что, на наш взгляд, заметно превысят предельную амплитуду видовых отличий, обычных для гладких форм рода. В связи с этим можно предположить, что морфологические признаки, которые обуславливают столь крупные разрывы между видами, в действительности характеризуют не вид, а более высокую категорию. К аналогичному заключению мы приходим, анализируя соответствующие различия и между скульптурированными родами остракод.

Изложенное позволяет сделать вывод, что перечисленные выше морфологические особенности занимают, вероятно, промежуточное положение между родовыми и видовыми критериями и их следует классифицировать как признаки подрода. Когда же, помимо подобных отличий, имеются и другие, более существенные, касающиеся общего характера поверхности, контура раковины, строения замка,

¹ Речь идет именно об устойчивых, выдержанных у ряда видов скульптурных элементах.

то в таких случаях указанные подродовые признаки играют роль критериев рода, семейства и т.д. Иными словами, каждый из них, как и другие систематические признаки, носит не абсолютный, а относительный характер: рассматриваемый в различных аспектах, он одновременно будет иметь и разное таксономическое значение.

Некоторые из описанных в литературе подродов базируются именно на такого рода признаках. Так, *Entomozoe* (*Nehdentomis*) *Matern* (рис. 8, б) отличается от *Ent.* (*Richteria*) *Jones* (рис. 8, а) наличием круглой ямки, образуемой концом поперечной срединной бороздки. Отличительной особенностью подрода *Richterina* (*Fossirichterina*) *Matern* (рис. 8, г) по сравнению с *R.* (*Richteria*) *Gürich* (рис. 8, в) также является наличие круглой субцентральной ямки. Указанные подроды, выделенные в этом ранге еще в конце 20-х - начале 30-х годов (*Matern*, 1929; *Kegel*, 1933), являются, с нашей точки зрения, типичными представителями подродовых таксонов, в качестве каковых признаны целым рядом авторов, в частности *E. Куммеровым* (*Kummerow*), *Е.Н. Поленовой* и др.

Некоторые подроды родов, снабженных сложной скульптурой, также могут отличаться друг от друга единичными признаками, подобными указанным выше. Так, у подрода *Craspedobolbina* (*Craspedobolbina*) *Kummerow* (рис. 9, в) по сравнению с *Cr.* (*Mitrobeyrichia*) *Henningsmoen* (рис. 9, а) изогнутое дугообразное ребрышко, соединяющее внизу срединный бугорок и заднюю лопасть, несравненно длиннее: оно продолжается на обоих этих скульптурных элементах, достигает сзади спинного края и проходит вдоль него.

Можно указать еще и на некоторые другие морфологические особенности раковин палеозойских остракод примерно такой же систематической значимости, как и отмеченные выше подродовые признаки. К ним, в частности, относятся локальные видоизменения очертания краевого ребрышка (велюма) и некоторые местные преобразования скульптуры у сложно скульптурированных родов. Так, у самок подрода *Craspedobolbina* (*Clavobolbina*) *Martinsson* (рис. 9, г) в задне-брюшной части краевого ребра имеется выступ, отсутствующий у аналогичных особей очень близкого подрода *Cr.* (*Mitrobeyrichia*) *Henningsmoen* (рис. 9, б).

Laccochilina (*Prochilina*) *Jaanusson* (рис. 10, б) отличается от *L.* (*Laccochilina*) *Hessland* (рис. 10, а) преобразованием задней части краевого ребрышка в целый ряд острых шипов. У *Poloniella* (*Dizigopleura*) *Ulrich et Bassler* (рис. 11, б) в отличие от *P.* (*Poloniella*) *Gürich* (рис. 11, а) передняя и задняя бороздки разъединены внизу. Отличительным признаком подрода *Neobeyrichia* (*Nodibeyrichia*) *Henningsmoen* (рис. 12, б) по сравнению с *N.* (*Neobeyrichia*) *Henningsmoen* (рис. 12, а) является расчленение передней лопасти



Рис. 10. а - *Laccochilina* (*Laccochilina*) Hessland; б - *Laccochilina* (*Prochilina*) Jaanusson.



Рис. 11. а - *Poloniella* (*Poloniella*) Gürich; б - *Poloniella* (*Dizigopleura*) Ulrich et Bassler.

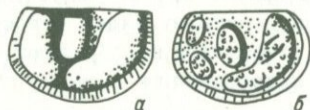


Рис. 12. а - *Neobeyrichia* (*Neobeyrichia*) Henningsmoen; б - *Neobeyrichia* (*Nodibeyrichia*) Henningsmoen.

на две части, а иногда и срединного бугорка на две или несколько частей.

Затронув вопрос о под родах палеозойских остракод, описанных в литературе, необходимо отметить, что далеко не все они, с нашей точки зрения, действительно являются под родами. Некоторые из них, вероятно, должны классифицироваться как роды, другие же — как виды. Так, под род *Beyrichia* — *Neobeyrichia* Henningsmoen, 1954 — очевидно, следует считать вместе с под родом *B.* (*Nodibeyrichia*) Henningsmoen, включающим под роды *Neobeyrichia* и *Nodibeyrichia*, как предложил Мартинсон (Martinsson, 1962)¹.

Neobeyrichia и *Beyrichia* различаются заметной разницей в скульптуре, в определенной мере влияющей на общий облик

¹ Перевод под рода *Neobeyrichia* (*Nodibeyrichia*) в самостоятельный род *Nodibeyrichia*, предложенный Мартинсоном в одной из более поздних его работ (Martinsson, 1965), с нашей точки зрения, является неприемлемым.

раковины, — отчленением лопастей и срединного бугорка друг от друга. Подобные отличия, с нашей точки зрения, являются не подродовыми, а родовыми.

Ectodemites Cooper, по мнению Поленовой (1952), представляет собой подрод рода *Amphissites* Girty. Однако от этого рода *Ectodemites* также отличается общим обликом раковины, а не каким-либо единичным признаком локального характера: у него отсутствуют бугорки, свойственные *Amphissites*. Вероятно, можно предполагать, что у *Ectodemites*, раковина которого столь же выпукла, как и у *Amphissites*, эти бугорки слились друг с другом, что и привело к исчезновению скульптуры. Эти соображения приводят к выводу, что и *Ectodemites* следует рассматривать не как подрод, а как самостоятельный род.

Подрод *Beyrichia* (*Altibeyrichia*) Martinsson (Martinsson, 1962) от подрода *B.* (*Beyrichia*) M'Coу отличается главным образом более высоким положением канавки на задней лопасти. Однако подобная особенность не является новообразованием и, на наш взгляд, представляется менее значительной, чем указанные выше подродовые критерии. Ее следует рассматривать в качестве видового критерия, и потому виды, относящиеся к подроду *B.* (*Altibeyrichia*), вероятно, не образуют самостоятельного подрода и должны быть присоединены к видам подрода *B.* (*Beyrichia*).

По данным Поленовой (1960, см. „Основы палеонтологии“), виды подрода *Cavellina* (*Invisibila*) Polenova отличаются от других представителей рода очень незначительным охватом. Однако степень интенсивности охвата является в данном, как и во многих других случаях, очевидно, видовым признаком. Изменчивость этого признака, многочисленность его вариаций, особенно ярко выраженных у каменноугольных *Cavellina*, при неизменности других более или менее существенных морфологических черт, на наш взгляд, подтверждают оценку степени охвата как видового признака. Поэтому виды *Cavellina*, отличающиеся только степенью охвата левой створки правой, не заслуживают выделения в самостоятельный подрод. По всей вероятности, видовыми являются также те признаки, на основании которых выделены и некоторые другие подроды остракод, например *Beyrichia* (*Velibeyrichia*) Henningsmoen, *Beyrichia* (*Scabribeyrichia*) Martinsson, *B.* (*Lunulibeyrichia*) Martinsson, *Cavellina* (*Cavellinella*) Polenova et Zaspelova.

Резюмируя изложенное выше, необходимо еще раз подчеркнуть, что, с нашей точки зрения, подродовыми признаками у палеозойских остракод являются некоторые устойчивые, более или менее заметные и выразительные сами по себе, обычно локальные и единичные, реже многочисленные, но однородные и мелкие, по сути малозначительные морфологические особенности, мало или совсем не изме-

няющие общий облик раковины. Используя подобные признаки, можно уже сейчас выделить многочисленную группу подродов. В нее прежде всего войдут подроды (хотя далеко не все) из числа описанных разными авторами — Хеннингсмуеном (Henning-smoen, 1954), Мартинсоном (Martinsson, 1962) и другими. Как показано нами ранее, в качестве подродов, по-видимому, следует рассматривать целый ряд родов, известных в семействах Healdiidae Harlton и Bairdiidae Sars (большинство из них упоминалось выше): Healdia (Healdia) Roundy, H. (Healdioides) Coryell et Rozanski, H. (Cribroconcha) Cooper, H. (Semino-lites) Coryell, H. (Waylandella) Coryell et Billings (Горак, 1964); Bairdia (Bairdia) M'Coy, B. (Cryptobairdia) Sohn, B. (Ceratobairdia) Sohn, B. (Spinobairdia) Morris et Hill, B. (Pustulobairdia) Sohn, B. (Bairdiolites) Choneis et Gale, B. (Bairdiacypris) Bradfield, B. (Fabalicypris) Cooper (Горак, 1967). Также и в других семействах, понижая в ранге ряд описанных в литературе родов, мы выделяем среди палеозойских остракод подроды: Paraparchites (Paraparchites) Ulrich et Bassler, P. (Pseudoparaparchites) Kellett, Kirkbya (Kirkbya) Jones, K. (Knightina) Kellett, Cavellina (Paracavellina) Coryell, C. (Sulcocavellina) Egorov, C. (Paracavellina) Cooper, Cypridinella (Cypridinella) Jones, Kirkby et Brady, (Cypridellina) Jones, Kirkby et Brady. Кроме того, предполагается выделить породы в составе родов Sansabella Roundy и Sargentina Coryell et Johnson: Sansabella (Sansabella) Roundy, Sargentina (Sargentina) Coryell et Johnson.

Таким образом, использование подродовых критериев позволило выделить довольно много подродов в составе целого ряда родов палеозойских остракод, причем это количество уже сейчас, несомненно, можно было бы значительно увеличить. В заключение следует отметить, что вопрос о подродовой категории и у палеозойских остракод, естественно, представляет собой лишь небольшую часть несравненно более крупной проблемы подрода в биологической систематике вообще. Однако намечающиеся возможности положительного решения указанного вопроса на материалах одной группы ископаемых организмов позволяют надеяться, что со временем подродовая категория, возможно, найдет более или менее широкое применение также и в систематике других групп фауны и флоры.

Л и т е р а т у р а

Г о р а к С.В. Верхневизейские и нижненамюрские остракоды некоторых районов северо-западного сектора Большого Донбасса. — Тр. Инст. геол. наук АН УССР, сер. страт. и палеонт., 1964, вып. 48.

- Г о р а к С.В. Остракоды визейской части свиты S_1^1 (А) Донецкого бассейна. - В кн.: Фауна нижневизейских отложений Большого Донбасса. Киев, 1967.
- О с н о в ы палеонтологии. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. Л., 1960.
- П о л е н о в а Е.Н. Остракоды верхней части живетского яруса Русской платформы. - Тр. ВНИГРИ, 1952, вып. 60.
- Н а m i l t o n J.B. Ostracodes from the Upper Permian of Texas. - J. Paleontol., 1942, vol. 16, No 6.
- Н e n n i n g s m o e n G. Silurian ostracods from the Oslo Region, Norway. I. Beurichiacea. With a revision of the Beyrichiidae. - Norsk geol. tidsskr., 1954, 34, H. 1.
- К e g e l W. Zur Kenntnis palaozoischer Ostracoden 4. Über die Gattung Entomis und ihre mitteldevonischen Arten. - Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst., 1933, No 54.
- М a r t i n s s o n A. Ostracodes of the Family Beyrichiidae from the Silurian of Gotland. Stockholm, 1962.
- М a r t i n s s o n A. The Siluro-Devonian genus Nadi-beyrichia and faunally associates kloedeniins. - Geol. fören. i Stockholm förhandl., 1965, No 87.
- Р a b i e n A. Die stratigraphische Bedeutung der oberdevonischen Ostracoden. - Z. Dtsch. geol. Ges., 1954, B. 106, No 2.
- С o h n I.G. Paleozoic species of Bairdia and related genera. Revision of some Paleozoic ostracode genera. - Geol. Surv. Profess. Paper, 1960, 330-A.

Е.А. Гусева

ВЛИЯНИЕ ФАЦИАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ
И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ
НА ВИДООБРАЗОВАНИЕ
КУНГУРСКИХ ОСТРАКОД ПРИУРАЛЬЯ

Изучение остракод из лагунно-морских отложений кунгурского яруса Приуралья показало, что они обладают значительно большей географической и возрастной изменчивостью по сравнению с остракодами из морских фаций артинского яруса. Обособленность кунгурского бассейна и своеобразие истории его развития позволяют достаточно отчетливо проследить становление ряда видов остракод под влиянием местных фациальных условий.

В самом начале кунгурского века в Приуралье на месте позднеартинского моря образовался обширный, слабо связанный с морем водоем, в котором отлагались магнезиальные известняки и доломиты, а ближе к Уралу — карбонатно-глинистые и песчано-глинистые осадки. К концу раннекунгурского времени этот водоем еще более обмелел и расчленился на отдельные ванны, связь которых с морем возобновлялась только в моменты кратковременных ингрессий. Изоляция отдельных водоемов повлекла за собой повышение солености их вод вплоть до таких концентраций, при которых началась садка гипса и соли. В таких условиях все типично морские стенофациальные группы организмов (фузулины, кораллы, брахиоподы, аммоноидеи) быстро деградировали и вымирали либо покидали эти районы. Их место занимали более эврифациальные группы — мелкие фораминиферы, пелелиподы, остракоды. Наибольшую способность к приспособлению в новых условиях проявили остракоды, которые дали резкую вспышку видообразования и в массовом числе особей заселили все сколько-нибудь пригодные для жизни места.

Многократное чередование во времени типично лагунных и морских обстановок обусловило, с одной стороны, миграцию остракодовых комплексов, связанных с определенными фациями, а с другой — быструю изменчивость видов в процессе их приспособления к появлению новых условий в пределах уже освоенных биотипов либо к новым условиям, встреченным ими при расселении.

Из общего большого числа родов остракод, населявших кунгурские лагуны, наиболее приспособленным был, по-видимому, род *Paraparchites*. Этот род дожил до конца кунгурского века, постепенно приспосабливаясь к обитанию в прибрежных наиболее мелководных экологических нишах, жить в которых избегали другие реликтовые морские роды. Быстрая регрессия моря в конце кунгурского века и общее изменение физико-географической обстановки на огромных территориях земной поверхности, приведшие к исчезновению фаций кунгурского типа, оказались губельными для этого рода. По-видимому, представители рода *Paraparchites* по мере приспособления к определенным узкофациальным условиям становились менее пластичными и более консервативными, поскольку приобретенные в процессе специализации качества закреплялись в их наследственности с течением времени все прочнее и прочнее. Поэтому, если в начале кунгурского века у рода *Paraparchites* еще наблюдается адаптивная радиация с образованием эколого-географических рас, превращающихся затем в самостоятельные виды, то через вторую половину кунгурского века доживающие виды рода *Paraparchites* проходят, почти не изменяясь, несмотря на то что в это время физико-географическая обстановка была уже весьма неустойчивой. Пройдя такой путь, виды рода *Paraparchites* к концу кунгурского века стали ярко выраженными мономорфными видами с весьма слабой внутривидовой и индивидуальной изменчивостью.

Кунгурский ярус

Филипповский горизонт

Иренский горизонт



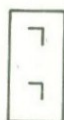
a



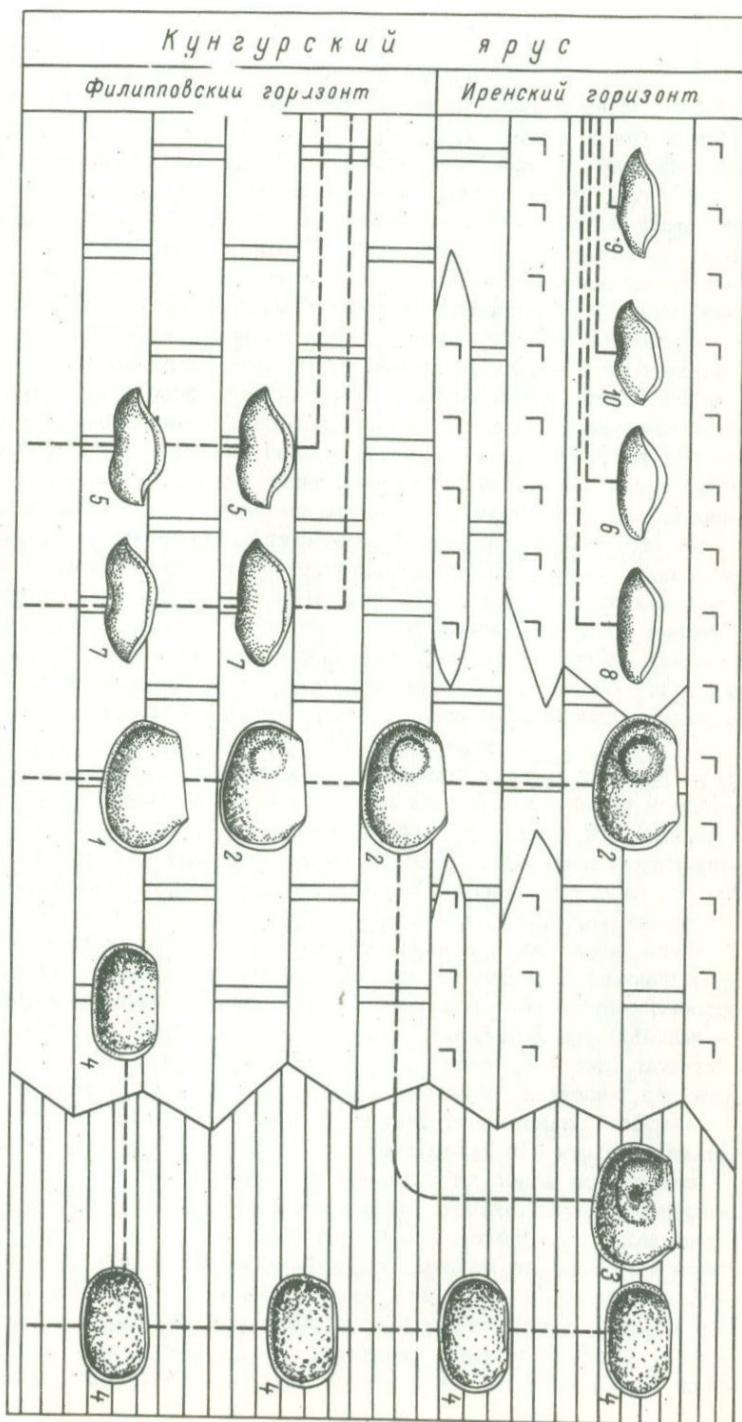
b



в



г



На рис. 1 показано, как *Paraparchites* sp., появившийся в разрезе перми Приуралья в самом начале кунгурского века и имевший гладкую раковину, постепенно приспосабливаясь к условиям жизни в лагуне и изменяясь морфологически (постепенное развитие крупного бугра в задней половине раковины), превратился в новый вид *Paraparchites tumorosus* Gusseva. Последний оказался хорошо приспособленным к новым условиям и поэтому просуществовал здесь, не изменяясь, до конца филипповского времени. Лишь под воздействием резкого ухудшения условий жизни перед началом иренского времени этот вид мигрировал в более западные и в более восточные районы. На западе он продолжал жить среди сульфатно-карбонатных осадков в условиях, сходных с прежними, и не обнаруживал признаков изменения. На востоке же, попав в новые для него экологические условия, где среди осадков господствовали глинистые илы, *Paraparchites tumorosus* превратился в новый вид *Paraparchites paratumorosus* Gusseva с двумя симметрично расположенными и сливающимися в нижней части раковины буграми.

Другой вид - *Paraparchites burkemis* (Mart.) - форма, по-видимому, более мористая, в начале кунгура существовал и в карбонатных, и в терригенно-карбонатных фациях. Однако он очень быстро исчезает из сульфатно-карбонатных лагунных отложений и сохраняется до конца кунгура только на востоке. В карбонатно-терригенных отложениях он уже несколько отличается от своих предков.

В противоположность роду *Paraparchites* род *Bairdia* не смог приспособиться к жизни в своеобразных условиях лагуны и сохранял большую связь с морскими фациями. Представители рода *Bairdia* вследствие этого не были постоянными обитателями кун-

Рис. 1. Схема развития некоторых видов кунгурских остракод под влиянием изменения фациальных условий в Приуралье.

а - морские терригенные фации (глины, алевролиты, песчаники);
 б - морские карбонатные фации (известняки, глинистые известняки);
 в - лагунные карбонатные фации (доломиты, глинистые доломиты);
 г - лагунные сульфатные фации (гипсы, ангидриты, соли).

Виды остракод: 1 - *Paraparchites* sp. n. Kotsch., 2 - *Paraparchites tumorosus* Guss. sp. n., 3 - *Paraparchites paratumorosus* Guss. sp. n., 4 - *Paraparchites burkemis* (Mart.), 5 - *Bairdia delucida* Kotsch., 6 - *Bairdia triangula* Guss. sp. n., 7 - *Bairdia devexa* Guss. sp. n., 8 - *Bairdia paradevexa* Guss. sp. n., 9 - *Bairdia extensa* Guss. sp. n., 10 - *Bairdia frequens* Guss. sp. n.

гурских лагун, они то уходили из них в моменты морских регрессий, то вновь возвращались с ингрессиями, успев уже несколько измениться.

Из низов кунгурского яруса, образовавшихся в условиях еще не полностью сформировавшейся лагуны, известны такие виды рода *Bairdia*, которые, пытаясь приспособиться к новым условиям, прошли некоторый путь своего развития, не покидая освоенного ими биотопа. Однотипность экологических условий на обширной территории Приуралья в раннекунгурское время привела к тому, что у живших в этих условиях видов остракод почти отсутствовала внутривидовая и индивидуальная изменчивость. Так, *Bairdia delucida* Kotsch. существовала, почти не меняясь, с начала кунгура до середины филипповского времени, после чего была вынуждена покинуть все более и более осолонявшиеся краевые части лагуны. Вновь в пределах Среднего Приуралья потомки этого вида, оформившиеся уже к тому времени в новый вид *Bairdia triangula* Gusseva, появились лишь в конце кунгурского века вместе с елkinской ингрессией. Сравнительно малая индивидуальная изменчивость *Bairdia triangula* Gusseva, жившей в елkinское время совместно с видами, обладавшими широкой индивидуальной изменчивостью, дает основание предполагать, что предки этого вида на протяжении всего кунгурского века не проявляли заметной внутривидовой изменчивости и сохраняли свои морфологические особенности, приобретенные и закрепленные ими на протяжении сравнительно большого отрезка времени в начале кунгурского века. Подобный путь развития прошла и *Bairdia devexa* Gusseva, которая лишь к концу кунгурского века превратилась в новый вид *Bairdia paradevexa* Gusséva, также характеризовавшийся очень слабой индивидуальной изменчивостью. Такой путь развития типичен для тех представителей рода *Bairdia*, которые сравнительно прочно закрепили свои морфологические особенности в стабильных условиях раннекунгурского водоема.

Виды, не прошедшие длительного приспособления к своеобразным условиям раннекунгурской лагуны и обитавшие, по-видимому, только в весьма подвижной прибрежной зоне моря — в зоне заливов и легко соединявшихся с морем лагун, обладают наибольшей пластичностью. Они быстро изменялись, приспосабливаясь к многообразию экологических условий этой зоны, легко образовывали различные внутривидовые группировки типа экологических рас, судить о существовании которых мы можем по появлению широкой индивидуальной изменчивости у многих видов, приходивших в Приуралье вместе с кратковременными ингрессиями. Эти кратковременные вспышки широкой индивидуальной изменчивости могут быть объяснены лишь явлением панмиксии между особями, относящимися к различным внутривидовым образованиям типа эколого-географических рас, которые еще до этого, в условиях относительной экологи-

ской изоляции, приобрели некоторые отличительные признаки, не нарушившие, однако, биологического единства вида. Панмиксия между особями различных рас и, соответственно, потеря ими приобретенных ранее отличительных признаков были возможными только в условиях относительной нивелировки среды обитания в результате более тесного объединения отдельных водоемов в моменты ингрессий. Примером видов с широкой кратковременно существовавшей индивидуальной изменчивостью могут служить *Bairdia extensa* Gusseva и *Bairdia frequens* Gusseva из елkinsкой пачки иренского горизонта.

В настоящей статье рассмотрены особенности развития лишь некоторых видов, относящихся к двум наиболее типичным для кунгурского яруса родам остракод. Эти виды были изучены на массовом материале, исчисляемом многими сотнями экземпляров для каждого вида. Практически только массовость материала позволяет увидеть отчетливые границы между отдельными морфологическими группами — то весьма узкими, то более широкими. Изучение поведения этих групп во времени в зависимости от смены физико-географических условий, так же как и изучение их по площади в зависимости от размещения фаций, позволяет решить вопрос о таксономическом ранге этих морфологических группировок.

Кунгурские остракоды позволяют проследить некоторые стороны процесса образования новых видов под воздействием меняющихся условий обитания. При этом, если условия меняются сравнительно медленно и постепенно, но одновременно на большой площади, остракоды приспосабливаются к ним, не меняя мест своего обитания. Более резкие изменения среды заставляют остракод смещаться вместе с благоприятными для них фациями, если же это почему-либо невозможно, они вымирают.

У молодых видов остракод наблюдается тенденция к расширению ареалов распространения. При таком расселении молодые и поэтому еще пластичные виды легко изменяются сами, максимально приспосабливаясь к условиям существования в новых местах, в результате чего возникают новые эколого-географические расы. С течением времени у этих рас (или подвидов) возникает биологическая изоляция, которая препятствует их слиянию в один вид, даже если объединятся ареалы их распространения. Большинство видов остракод из наблюдаемых позднекунгурских сообществ и являются, по-видимому, потомками каких-то раннекунгурских видов, прошедшими в своем развитии стадии эколого-географических рас.

Образование новых форм путем адаптивной радиации исходного вида принципиально не отличается от образования форм путем мутационных преобразований, однако в конкретных условиях кунгурского бассейна Приуралья наблюдается чаще.

Почти все виды остракод претерпели на протяжении кунгурского века те или иные изменения. Преобразование некоторых из них

в новые виды мы можем проследить непосредственно по разрезам Среднего Приуралья. Пути развития других видов нам пока неясны ввиду частой их миграции и сильной изменчивости. В обоих случаях быстрая смена во времени одних сообществ остракод другими и достаточно явная связь их изменения с местными палеогеографическими условиями позволяют с успехом использовать кунгурских остракод для целей стратиграфии в региональном масштабе. В частности, изучение остракод позволило достаточно четко определить границы кунгурского яруса, выделить в нем условно два подъяруса и наметить ряд фаунистических зон, прослеживаемых во всем Приуралье от бассейна р. Печоры на севере до бассейна р. Урала на юге. Все это указывает на то, что для выделения местных стратиграфических подразделений и корреляций в региональном масштабе лучшие результаты дают те группы организмов, которые в фациальном отношении более всего соответствуют общему фациальному типу изучаемых отложений. Вспышка видообразования у кунгурских остракод Приуралья может служить лишним подтверждением гипотезы о том, что формирование новых видов наиболее интенсивно идет в замкнутых или полужамкнутых бассейнах — во внутренних или окраинных эпиконтинентальных морях, лагунах, заливах, межгорных впадинах и долинах. Такие условия создаются преимущественно в зонах, тяготеющих к подвижным областям в эпохи общих морских регрессий. Одной из таких областей в конце ранней перми и было Приуралье.

В.А. Красилов

О КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНОВ ИСКАПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Необходимость построения классификационных схем для органов различных морфологических категорий возникла у палеоботаников в связи с особенностями растений в ископаемом состоянии. Если сравнить с этой точки зрения наземные растения и наземные позвоночные, то обнаружатся существенные отличия. У животных захоронение обычно сопровождается гибелью организма, а у растений гораздо чаще захороняются органы, отделяемые при нормальной жизнедеятельности. Можно представить себе следующие варианты перехода растения в ископаемое состояние.

1. Погребение является причиной гибели растения (погребение *in situ*). В этом случае мелкие растения — мохообразные, травянистые папоротники и плауновидные, часто захороняются целиком. От древесных растений сохраняются остатки стволов, ориентированные под прямым углом к плоскости напластования.

2. Захоронение происходит в результате гибели или повреждения растения, но не является причиной того или другого. При этом в захоронение попадают осевые органы, побеги и листья, не отделяющиеся в ходе жизнедеятельности, например листья папоротников, а также половые органы – антеридии мохообразных и др.

3. Захороняются органы, отделяющиеся в процессе жизнедеятельности. Сюда относятся:

а) Органы размножения. Высшие растения рассеивают органы, выполняющие функцию размножения или обеспечивающие фертилизацию. В ходе эволюции функция размножения переходит от гаплоидных клеток (спор) к диплоидным органам (семенам). У некоторых голосеменных (*Ginkgo*) неопыленные семезачатки сразу же сбрасываются и, вероятно, захороняются чаще, чем опыленные и нормально развивающиеся. Мегаспорофит здесь не рассеивается как самостоятельный орган, но при дезинтеграции семезачатка мегаспоровая мембрана нередко захороняется отдельно. Половой процесс у семенных растений обеспечивается гаплоидными органами – пыльцевыми зернами, которые рассеиваются в двух- и трехклеточном состоянии (у покрытосеменных), в четырехклеточном состоянии (у *Ginkgo*) и т.п.

б) Вегетативные органы. Фанерофитам присуще отмирание и опадение вегетативных органов. Листья вечнозеленых хвойных и двудольных опадают постепенно, в течение всего года, а у листопадных сбрасываются одновременно в начале сухого или холодного сезона. Кроме листопадных, имеются растения, сбрасывающие побеги с органическим ростом. Некоторые растения аридных областей периодически сбрасывают кору, обладающую способностью к фотосинтезу.

Какой должна быть классификация дисперсных органов? Многие считают, что, во-первых, она неизбежно будет искусственной и, во-вторых, носит временный характер (как начальный этап в разработке «настоящей» классификации). И то и другое я считаю неверным, но сначала несколько слов о классификации вообще.

Систематику – дисциплину, исследующую разнообразие органического мира, можно рассматривать как составную часть науки о классификации всех материальных объектов – таксономии. Основная задача таксономии – построение иерархической системы классифицируемых объектов путем выявления более или менее скрытых hiatusов в континууме, который эти объекты образует. Классификационные единицы должны быть по возможности гомогенными и достаточно четко отграниченными от других единиц того же ранга. Чтобы построить из таких фенетических единиц систему, необходимо избрать тот или другой метод оценки таксономических признаков. Если признаки оцениваются в генетическом плане на основе теории эволюции данных объектов, то это филогенетический метод, и система будет филогенетической. Я не знаю систематику, который, клас-

сифицируя дисперсные органы растений, исходил бы из принципа равноценности признаков. Такие классификации базируются на оценке признаков с помощью филогенетического метода, т.е. являются филогенетическими. Термины „естественная“ и „искусственная“ классификация используются произвольно: одни считают естественную систему синонимом филогенетической, другие, напротив, противопоставляют их друг другу. Очевидно, любая система может быть естественной или искусственной, если понимать естественность как меру гомогенности классификационных единиц. Таксоны по органам растений также могут быть в различной степени естественными. Как известно, закон необратимости эволюции не исключает неоднократного возникновения гомеоморфных структур в различных филогенетических линиях, причем гомеоморфия простых органов более вероятна, чем сложных. Изолированные при захоронении гомеоморфные структуры попадут в одну классификационную единицу. Кроме того, степень уподобления таких структур может быть преувеличена за счет неполной сохранности. Таким образом, гомогенность (естественность) таксонов по органам зависит от количества учитываемых признаков, а последнее определяется сложностью и сохранностью органа.

Хотя автор относится оптимистически к возможности реставрации и реконструкции растения по отдельным органам, он не может согласиться с тем, что такие реконструкции сделают излишней классификацию дисперсных органов.

Сьюорд ввел в палеоботаническую систематику таксоны, которые обычно называют родами, но которые, с нашей точки зрения, не могут быть признаны таковыми. Например, род *Athrotaxites*, по Сьюорду, должен включать хвойные, слодные с современным *Athrotaxis* (Seward, 1919). Если рассматривать этот таксон как род, то нельзя признать его самостоятельным, так как не указаны его отличия от *Athrotaxis* (ископаемое состояние само по себе не является отличием). Это также и не род по органу, ибо не указано, к какой категории органов он относится. Подобные таксоны широко используются и сейчас. Например, род *Metzgeriites* Steere, 1946 включает ископаемых анакрогинных юнгерманиевых, которые нельзя отнести к какому-либо „естественному“ роду. Автор настоящей работы полагал, что к роду *Polypodites* следует отнести все ископаемые папоротники из семейства *Polypodiaceae* — как листья, так и изолированные спорангии (Красилов, 1966). Вводится множество новых родовых названий для обозначения ископаемых представителей того или иного современного таксона. Этот классификационный прием можно рассматривать как отголосок доэволюционистских представлений. Здесь системе современных растений придается всеобщее значение. Не учитывается, что она соответствует определенному уровню дифференциации и не всегда применима к древним растениям, имеющим иной уровень дифференциации. Поэтому

му таксоны, установленные „для обозначения ископаемых представителей“ должны быть пересмотрены и снабжены морфологическими диагнозами.

Важным моментом в разработке палеоботанической номенклатуры было признание таксонов по дисперсным органам международным кодексом ботанической номенклатуры. Они получили название „орган-род“ и „формальный род“. Однако крайне нечеткое определение этих терминов в Парижском кодексе вызвало некоторое недоумение. Кодекс указывает, что род по органам — это род, отличительные особенности которого взяты от отдельных органов одной и той же морфологической категории. Но, во-первых, род по органам — это не род, а особый таксон; во-вторых, отличительные признаки формального рода также берутся от определенных изолированных органов, т.е. он также является родом по органам.

Более поздний Монреальский кодекс определяет „орган-род“ как род, который можно отнести к какому-либо семейству. В противоположность этому, формальный род нельзя отнести к какому-либо семейству. Эти определения, на наш взгляд, также неудачны. В отличие от первоначальной трактовки здесь не указано, следует ли включать в рассматриваемые таксоны органы одной морфологической категории или разных категорий. Каков вообще смысл выделения двух типов родов по органам? Очевидно, он состоит в том, чтобы отразить разную степень гомогенности этих единиц. Орган-роды — относительно гомогенные единицы, приближающиеся в этом смысле к родам живых растений. Формальные роды — менее гомогенные (сборные, формальные) единицы. Если же принять определения Монреальского кодекса, то окажется, что разграничение таксонов по органам зависит не от их содержания, а от объема семейств. Например, явно сборный род *Ginkgoites*, включающий листья, которые могут принадлежать и *Ginkgo*, и совершенно отличному от нее растению с мегастробилами *Karckenia*, попадает в категорию орган-родов, так как семейство установлено (*Ginkgoaceae*), хотя ясно, что это семейство нуждается в разукрупнении. Если же мы возьмем группу с более узким объемом семейств, например папоротники, то здесь для вполне гомогенных ископаемых родов, например *Jacutopteris Vassilevskaja*, не находится места в существующей системе семейств и они попадают в разряд формальных. Таким образом, существующее определение родов по органам следует изменить. Мне кажется целесообразным также считать формальный род единицей более высокого ранга, чем орган-род. Например, формальный род *Taeniopteris Brongniart* включает орган-роды *Nilssoniopteris Nathorst*, *Doratophyllum Harris*, *Bjuvia*, *Florin* и некоторые другие. Формальный род *Phoenicopsis Heer* включает орган-роды *Stephenophyllum Florin*, *Culgo-
weria Florin*, *Windwardia Florin* и др.

Перечислим категории дисперсных органов, для которых уже предложена классификация. Они распадаются на две группы: органы гаметофита и органы спорофита. В советской палинологической литературе неоднократно высказывалось мнение, что споры и пыльца как генеративные клетки обладают большим постоянством признаков, чем органы спорофита, и поэтому представляют большую ценность для систематики (Болховитина, Заклинская, Кара-Мурза и др., 1962). Это мнение целиком неверно, так как, во-первых, систематика высших растений строится на признаках спорофита и, во-вторых, споры обладают большой изменчивостью; даже такой важный признак, как симметрия тела споры, настолько изменчив, что у некоторых видов (например, *Schizaea*) наряду с билатеральными, встречаются и тетраэдрические споры (W.F. Harris, 1955). Вероятно, переход от одного типа симметрии к другому связан с мутацией одного гена. Вообще, чем проще строение органа, тем больший фенотипический эффект дает единичная генная мутация, а стало быть, тем больше изменчивость.

А. Органы гаметофита

1. Слоевища печеночников. В классификации слоевищ печеночников, пожалуй, наиболее широкое распространение получили „сюордовские роды“, включающие ископаемых представителей целого семейства (*Marchantiolites*, *Ricciopsis*, *Metzgeriites* и др.).

2. Стебли с листьями и отдельные листья акрогинных юнгерманиевых и листостебельных мхов. Такого рода остатки до последнего времени были известны лишь из третичных отложений. Их относили к современным родам или, если это было невозможно, включали в такие охватывающие целый класс или значительную его часть „роды“, как *Muscites Brongn.* или *Hypnites Ettings.*

По другому пути пошла М.Ф. Нейбург при разработке классификации палеозойских мхов (Нейбург, 1960). Установленные ею роды представляют собой более или менее естественные группы с относительно узким объемом и четкой характеристикой. Хотя их принадлежность к какому-либо семейству пока установить невозможно, они гораздо менее „формальны“, чем, скажем, *Metzgeriites Steere*. Недавно остатки листостебельных мхов обнаружены нами также в мезозойских отложениях.

3. Гаметангии и обертски мохообразных. Из меловых отложений известен род *Chrysotheca Miner* по перьянам юнгерманиевых (*Miner*, 1935; *Schoemel*, 1950; *Vangerow*, 1954). По мнению Стира, это скорее семя (*Steere*, 1946). Нами обнаружены многочисленные антеридии печеночников в юрских отложениях р. Буреи; их классификация разрабатывается. Вероятно, эти образования не так редки в ископаемом состоянии, как принято думать.

4. Споры и пыльца. Форма сохранности оболочек спор, как правило, однотипна, периспорий обычно не сохраняется у ископаемых спор, но в тех случаях, когда он сохраняется, мы имеем особую форму сохранности, требующую, вероятно, самостоятельной классификации. Особую форму сохранности дают также споры, у которых секзина легко отделяется от некзины, например споры *Lygodium* (Россов, 1964).

На примере классификации дисперсных спор легко проследить эволюцию от таких „объемистых“, целиком искусственных родов, как *Leiotriletes*, *Lophotriletes* и других, к значительно более узкого объема и несомненно более естественным, т.е. менее сборным, орган-родам. Все менее популярным у палинологов становится применение к дисперсным спорам и пыльце названий родов, установленных по органам другой морфологической категории.

Б. Органы спорофита

1. Спорогонии мохообразных и их части. Ископаемые спорогонии иногда рекомендуют включать в род *Sporogonites* Halle, рассматриваемый как сборный. Но тип этого рода, — скорее всего, спорангий псилофита. Известны находки изолированных коробочек, колпачков (последние встречены нами в верхней юге р. Буреи) и полностью сохранившихся спорогонов со стопой и ножкой, каждый из которых представляет собой самостоятельный орган-род, хотя выяснить их систематическое положение в ряде случаев невозможно ввиду совмещения признаков различных семейств или даже порядков (например, признаки антоцеротовых и маршанциевых у *Shuklanites* Singhai).

2. Стебли и корни: а) стебли и корни, сохранившиеся в виде настоящих окаменелостей, изучаемых анатомически. Следует различать две формы сохранности окаменелых стволов — стволы с хорошо сохранившейся сердцевинной и первичной ксилемой и стволы, у которых сохранилась только вторичная древесина. Первая форма сохранности представляет больше возможностей для классификации, так как строение вторичной ксилемы у многих палеозойских голосеменных весьма сходно (типа *Dadoxylon*), тогда как в строении сердцевинной и первичных структур обнаруживаются существенные отличия; часто встречаются изолированные элементы древесины (трахеиды), но предложений по их классификации пока не имеется; б) отпечатки коры плауновидных. По этим остаткам установлены самые старые орган-роды — *Lepidodendron*, *Sigillaria* и др. Впоследствии они стали использоваться так же, как названия реконструированного растения в целом; в) отпечатки частично или полностью декортицированных стволов. Классифицируются главным образом остатки лепидофитов, имеющие такую форму сохранности (*Bergeria*, *Knorria*, *Aspidiaria* и другие формальные роды);

г) слепки внутренней полости стволов. Для членистостебельных по этим остаткам выделены более или менее естественные орган-роды с узким объемом (*Mesocalamites* и др.). Соответствующие остатки других растений классифицируются целиком искусственно (*Artisia*).

3. Листья. Искусственная классификация отпечатков листьев по морфологическим признакам ведет начало от работ Броньяра и интенсивно разрабатывается в наши дни. В основу классификации листьев папоротников и птеридоспермов были положены такие признаки, как тип ветвления стержней, характер расчленения, форма перышек и жилкование, цикадофитов – способ прикрепления листовой пластинки к рахису, хвойных – форма листьев и их расположение на побеге. Натгорст положил начало классификации листьев по строению эпидермиса (*Nathorst*, 1907–1909). Первоначально на основании эпидермальных признаков стремились только отделить цикадовых от беннеттитов, в результате чего почти все формальные роды по отпечаткам листьев цикадофитов оказались подразделенными на два рода (*Cycadites Sternberg*: *Pseudocycas Nathorst* и *Paracycas Harris*). Более дробная классификация по эпидермальным признакам пока разработана лишь для хвойных (*Florin*, 1958) и в меньшей степени для кордаитовых и гинкговых.

4. Дисперсные кутикулы. Мейен (1965) недавно предложил первую классификацию дисперсных кутикул, носящую пока чисто формальный характер.

5. Спорангии и сорусы. При применении соответствующей методики изолированные спорангии превращаются в весьма широко распространенные ископаемые. Первый род по спорангиям – *Schizaeopteris Stopes et Fujii*, 1910. Затем Майнер установил род *Thecopteris*, также более или менее естественный в том смысле, что включает относительно узкую группу спорангиев с определенным положением и строением спорангиального кольца и многочисленными трилетными спорами, хотя его систематическое положение неясно (*Miner*, 1935). Классифицированы также некоторые палеозойские спорангии (*Pant and Nautiyal*, 1960). Спорангии, описанные нами из мела Приморья, как *Polypodites sp.* (Красилов, 1966), должны быть выделены в самостоятельный орган-род. В верхней юре р. Буреи мы обнаружили изолированные сорусы с бокаловидным и двустворчатым индузием. Их классификация, вероятно, потребует разработки специальной номенклатуры.

6. Стробилы. Строение женских стробилов имеет первостепенное значение для систематики, поэтому орган-роды часто соответствуют естественным родам (*Caytonia*, *Leptostrobus*, *Williamsonia* и др.). Вместе с тем существует и чисто искусственная классификация, применяемая главным образом к стробилам мезозойских хвойных (Турутанова-Кетова, 1950).

7. Семена и плоды. По форме сохранности делятся на следующие группы: а) отпечатки и бесструктурные слепки. Их классифицируют по размерам (*Carpolithes*, *Microcarpolithes*), типу симметрии, форме, наличию окрыления и скульптуре. Пожалуй, только для некоторых плодов, имеющих такую форму сохранности, удалось выделить по скульптуре эндокarpa орган-роды, близкие к естественным (*Исацинария* Reid et Chandler, 1933); б) окаменелости палеозойских семян, первоначально классифицированные Броньяром по типу симметрии, после изучения внутреннего строения были разбиты на группы, характеризующиеся степенью слияния нуцеллуса и интегумента, васкуляризацией нуцеллуса (имеется или нет), толщиной интегумента и строением его апикальной части (образует отчетливое микропиле или разделен на лопасти). В основу более дробной классификации положены такие признаки, как характер прохождения проводящих пучков, длина сальпинкса (у лагеностомовых) и др. Роды по анатомически изученным семенам, вероятно, представляют собой естественные, а не сборные группы; в) фитолеммы семян. Первая классификация семян по строению их кутикулы была предложена Гаррисом (Harris, 1935). В ее основу положены следующие признаки: степень кутинизации интегумента, нуцеллуса и мегаспоровой мембраны, длина микропилярного канала. Такие роды, как *Allicospermum* Harris, имеют очень широкий объем и несомненно являются сборными. Семена из палеозоя, кутикулы которых изучены (Pant and Nautiyal, 1960), относятся к типу *Amphorispermum*, но подразделены на более дробные орган-роды по наличию или отсутствию воронкообразного расширения в микропилярной части и другим признакам. Наконец, особую форму сохранности представляют изолированные мембраны семян, например кутикулы нуцеллуса или мегаспоровые мембраны, которые обычно включают в сборный род *Spermatites Miner*.

Краткий обзор классификаций по органам показывает, что здесь предстоит еще очень много работы. При последовательном применении данного принципа для каждой категории органов должна быть разработана своя номенклатура. Однако было бы, вероятно, излишним педантизмом относить к особому орган-роду, скажем, листья *Ulmus* из четвертичных травертинов, идентичные листьям *Ulmus*, произрастающего в том же районе в наши дни. Иначе говоря, нельзя наложить запрет на использование в палеоботанике названий современных родов или перенесение названий родов по сложным органам на их части. Но если органы не подчинены друг другу, такое перенесение названий недопустимо. Например, название орган-рода по микростробилам *Caytonanthus* может быть применено к дисперсной пыльце, хотя едва ли это можно рекомендовать, но название *Caytonia* (мегастробилы) к пыльце неприменимо. Между тем палинологи нередко описывают пыльцевые зерна под этим названием,

причем такая „Caytonia“ указывается из отложений самого различного возраста, начиная от пермских и кончая миоценовыми. Еще большее удивление вызывает часто фигурирующее в пыльцевых комплексах название *Podozamites*. Это настоящий палеоботанический курьез, так как *Podozamites* – род по листьям, а микростробилы растения с такими листьями достоверно не установлены.

Не трудно заметить, что основное внимание систематика, изучающего дисперсные органы, привлекает род, а не вид. В качестве видов палеоботаники описывают более или менее отчетливо фенетически различимые в пределах рода по органам группы экземпляров. Такие группы не только не соответствуют биологическому, т.е. популяционному, биосоциологическому виду (полного совпадения, собственно говоря, нет и между любыми таксономическими и биологическими видами, как нет его между классификационной системой и схемой филогении), но из-за ограниченности материала не могут стать и хорошими фенетическими классификационными единицами. Часто одно и то же отличие расценивается как несущественное, если сравниваемые экземпляры происходят из близких географически и стратиграфически местонахождений, и как существенное, если местонахождения значительно удалены друг от друга. По этому вопросу между палеонтологами нет согласия. Решение этого и многих других спорных вопросов систематики ископаемых организмов связано с разработкой общетеоретических проблем таксономии.

Л и т е р а т у р а

- Б о л х о в и т и н о в а Н.А., З а к л и н с к а я Е.Д., К а р а - М у р з а Э.Н., Л ю б е р А.А., М а р - к о в а Л.Г., Н а у м о в а С.Н., П о к р о в с к а я И.М., С а м о й л о в и ч С.Р. О подготовке межведомственного совещания по таксономии и номенклатуре ископаемых спор и пыльцы. – Палеонт. журн., 1962, № 3.
- К р а с и л о в В.А. О спорах и спороношениях некоторых мезозойских папоротников. – В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., 1966.
- М е й е н С.В. О классификации дисперсных кутикул. – Палеонт. журн., 1965, № 4.
- Н е й б у р г М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. – Тр. Геол. инст. АН СССР, вып. 19, М., 1960.
- Т у р у т а н о в а - К е т о в а А.И. Некоторые юрские семена и цветки голосеменных из Средней Азии и Южного Казахстана. – В кн.: Вопросы палеонтологии, т. 1, Л., 1950.
- B r o n g n i a r t A. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. Paris, 1828, vol. 1.

- Florin R. Jurassic Taxads and Conifers from North-Western, Europe and Eastern Greenland. - Acta Horti Bergiani, 1958, vol. 17, No 10.
- Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, pt. 4. - Medd. Gønland, 1935, Bd. 112, No 1.
- Harris W.F. A manual of the Spores of New Zealand Pteridophyta. - New Zeal. Departm. Sci. Industr. research, 1955, Bull. 116.
- Lundblad B. Contributions to the geological history of the Hepaticae. Fossil Marchantiales from the Rhaetic-Liassic coalmines of Skromberga (prov. of Scania), Sweden. - Svensk. bot. tidskr., 1954, Bd. 48, H. 2.
- Miner E.L. Paleobotanical examination of Cretaceous and Tertiary coals. - Amer. Midl. Natur., 1935, vol. 16.
- Nathorst A.G. Paleobotanische Mitteilungen. 1-8. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 1907-1909, Bd. 42, H. 5, S. 1-16; Bd. 43, H. 8, S. 1-20; Bd. 43, H. 3, S. 1-12; Bd. 43, H. 6, S. 1-32, Bd. 45, H. 4, S. 1-37.
- Pant D.D., Nautiyal D.D. Some seeds and sporangia of *Glossopteris* flora from Raniganj coalfield, India. - Palaeontographica, 1960, ser. B, vol. 107.
- Pocock S.A.J. Pollen et spores of the Chlamidospermidiae and Schizaeaceae from Upper Mannville strata of the Saskatoon area of Saskatchewan. - Grana palynol., 1964, vol. 5.
- Schoemel M.P. Cretaceous plant microfossils from Iowa. - Amer. J. Botan., 1950, vol. 37, No 9.
- Seward A.C. Fossil plante, vol. 4, Cambridge, 1919.
- Steere W.C. Cenozoic and mesozoic bryophytes of North America. - Amer. Midl. Natur., 1946, vol. 36.
- Sternberg K. Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Bd. 1. Leipzig und Prague, 1820.
- Vangerow E.E. Megasporen und andere pflanzliche Mikrofossilien aus der Aachener Kreise. - Palaeontographica, Abt. B, Bd. 96, Lief. 1-2. Stuttgart, 1954.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ
РАННЕМЕЛОВЫХ ФЛОР ШПИЦБЕРГЕНА
И ЗЕМЛИ ФРАНЦА-ИОСИФА
КАК ФАКТОР ИХ ЭВОЛЮЦИИ

Изучение различных факторов, влияющих на эволюционные процессы внутри таофлор, представляется чрезвычайно важным для проблемы истории растительного мира прошлых геологических эпох. Познание степени влияния и результатов действия этих факторов связано со многими трудностями, вызванными многообразием условий существования древних растений, взаимоотношений групп растений в таоценозах, влиянием изменений макро- и микроклимата, геологической обстановки и т.д. Это заставляет прибегать к попыткам изучения отдельных факторов, непосредственно влияющих на эволюционные процессы внутри вымерших растительных сообществ. Одним из таких факторов, на наш взгляд, является длительная географическая изоляция таофлор на небольшой площади, последствия которой дают возможность установить в первом приближении темпы эволюционных процессов внутри комплексов ископаемых растений.

Для многих современных и вымерших растений характерна экологическая мобильность и, как следствие, способность к энергичной экспансии. Однако многие таксоны, обладавшие в прошлом высоким эволюционным потенциалом со временем, пережив эпоху максимальной экспансии, когда они захватили огромные пестрые по условиям обитания ареалы, и выработав в результате этого признаки широкой приспособительной конституции, утрачивают способность к активному эволюционному творчеству, так как изменение условий среды в широком смысле уже не приводит к существенному изменению внутренней и внешней структуры таких растений. В связи с этим растительные комплексы или таофлоры, в которые в качестве доминантов входят подобные растения, в целом должны характеризоваться замедленными темпами развития с незначительным изменением систематического состава таофлоры во времени. В более или менее „чистом“ виде такое явление можно наблюдать в таофлорах, находящихся длительное время в изоляции на небольших участках суши, лишенной резких контрастов ландшафта. В подобных условиях в раннемеловое время (неоком) существовали флоры арктических архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа.

В 1959-1960 гг. И.Н. Свешникова и автор посетили Западный Шпицберген и Землю Франца-Иосифа и собрали там в нескольких местонахождениях коллекции растительных остатков неокомского и аптско-альбского возраста (Свешникова и Буданцев, 1968). Прежние сведения о раннемеловой флоре Шпицбергена почти целиком относятся к прошлому столетию (Heer, 1874; 1876; Nathorst,

1897, 1900). В последнее время Вахрамеев (1964) сделал некоторые критические замечания по составу шпицбергенской раннемеловой флоры, а Василевская (1965) опубликовала небольшие списки раннемеловых растений, вновь собранных на Западном Шпицбергене в 1962-1963 гг. Флорин в Швеции (Florin, 1936, 1937) и Принада у нас (Дибнер, 1961) изучили новые находки ископаемых раннемеловых растений из разных пунктов архипелага.

Архипелаги Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа в раннем мелу представляли собой небольшие по площади участки суши, по всей вероятности слабо приподнятые над уровнем моря. Временами здесь происходило накопление незначительных по мощности углей. На Земле Франца-Иосифа меловой ландшафт осложнялся результатами активной вулканической деятельности, в том числе образованием базальтовых покровов (Дибнер, 1961). С конца юры оба архипелага были отделены от материковой платформы морем. Связь Земли Франца-Иосифа с материковой сушей устанавливалась, по нашему представлению, лишь в самом конце неокома - апте.

В соответствии с географическим положением Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа как островной суши раннемеловая растительность этих районов развивалась в условиях длительной изоляции, что наложило соответствующий отпечаток на ее систематический состав и процесс развития растительных сообществ. Рассматривая неокомские флоры Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа в целом как несомненно близкие по составу и условиям обитания, можно констатировать, что неокомская островная таофлора насчитывала, опуская мало достоверные определения, около 50 видов плауновых, хвощевых, папоротников, цикадофитов, гинкговых и хвойных. Это - *Lycopodiales*: *Lycopodites sewardii* Nath.; *Equisetales*: *Equisetites* sp.; *Filicales*: *Sphenopteris* sp., *Cladophlebis haiburnensis* (Lindl. et Hutt.) Brongn., *Scleropteris* cf. *pomelii* Sar., *Polypodites arctica* Pryn., *Gleichenia* sp.; *Cycadofilicales*: *Thinnfeldia arctica* Heer; *Cycadophyta*: *Nilssonia* cf. *orientalis* Heer, *Nilssonia* sp., *Taeniopteris lundgrenii* Nath., *Pterophyllum spetsbergianum* Sveshn. et Budants., *Taeniopteris* sp.; *Ginkgoales*: *Ginkgo polaris* Nath., *G. coriacea* Florin, *G. lepida* Heer, *G. digitata* (Brongn.) Heer, *Czekanowskia rigida* Heer, *Sphenobaiera pulchella* (Heer) Florin, *S. spetsbergensis* (Nath.) Florin, *S. ikorfatensis* (Sew.) Florin, *S. paucinervis* Florin, *S. horniana* Florin, *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *Pseudotorellia nordenskioldii* (Nath.) Florin, *P. pulchella* (Heer) Vassilevsk., *Pseudotorellia* sp., *Stephenophyllum solmsii* Florin, *Windwardia crookallii* Florin, *Culgoweria mirabilis* Florin, *Arctobaiera flettii* Florin; *Coniferales*: *Podozamites gramineus*

Heer, *P. lanceolatus* Lindl. et Hutt., *Elatides curvifolia* (Dunk.) Nath., *Scidopitytes crameri* (Heer) Halle, *Pityophyllum nordenskioldii* (Heer) Nath., *P. staratshinii* (Heer) Nath., *P. lindstroemii* Nath., *P. longifolium* (Heer) Nath., *Pityostrobus conwentzii* Nath.^x, *Pityocladus* sp.^x, *Pityolepis tsugaeformis* Nath., *P. Pygmaeus* Nath.^x, *Pityospermum cuneatus* Nath.^x, *Schizolepis cylindrica* Nath.^x, *Drepanolepis angustior* Nath., *D. rotundifolia* (Heer)^x Nath., *Stenorhachis striolatus* (Heer) Nath.^x, *Strobilites heeri* Nath.

Для списка островной флоры характерно значительное число формальных родов (помечены звездочками), к которым отнесены главным образом остатки генеративных органов и их частей, принадлежавших голосеменным растениям. Предполагая, что они относились к растениям из естественных таксонов, представленных здесь же отпечатками листьев, мы не будем их учитывать при дальнейшем обсуждении. Таким образом, в составе островной неокомской флоры установлено 38 таксономических единиц из 24 естественных родов. За исключением споровых растений, все они представляли собой древесные и кустарниковые породы, которые входили в состав лесных мезофильных ассоциаций.

Особенностью островной флоры, в частности таофлоры Земли Франца-Иосифа, является присутствие в ее составе нескольких растений из *Ginkgoales*, систематическое положение которых установлено на основании их эпидермального строения. К этой группе можно отнести *Ginkgo coriacea*, *Arctobaiera flettii*, *Stephenophyllum solmsii*, *Culgowevia mirabilis* и др.

Родственные связи и географию этих растений трудно установить из-за слабой изученности их морфологии и анатомии. Судя, однако, по небольшому числу их остатков, они не входили в число доминантов растительного покрова островной суши.

Основное место во флоре занимала группа растений, в составе которой были виды из родов *Sphenopteris*, *Cladophlebis*, *Pterophyllum*, *Nilssonia*, *Ginkgo*, *Phoenicopsis*, *Sphaenobaiera*, *Pseudotorellia*, *Czekanowskia*, *Podozamites*, *Elatides*, *Pityophyllum*. Они составляют более 65% от общего числа естественных таксонов островной флоры в неокоме. Большинство из них являются наиболее древними представителями поздне-мезозойской флоры (табл. 1). Ареалы этих растений огромны, а морфологическая структура весьма консервативна и постоянна. Эти „мафусаилы“ мезофитовой флоры встречались по всему северному полушарию, заходя как в субтропические, так и в бореальные флоры юры и мела. На долю местных таксонов, не встреченных за пределами Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа, приходится 13 видов и 4 рода.

Т а б л и ц а 1

Геологический возраст основных видов неокомской островной флоры

Виды растений	Время существования			
	J ₁	J ₂	J ₃	Cr ₁
<i>Cladophlebis haiburnensis</i>				
<i>Scleropteris pomelii</i>				
<i>Nilssonia orientalis</i>				
<i>Ginkgo digitata</i>				
<i>G. lepida</i>				
<i>Sphenobaiera pulchella</i>				
<i>Pseudotorellia nordenskioldii</i>				
<i>P. pulchella</i>				
<i>Czekanowskia rigida</i>				
<i>Phoenicopsis angustifolia</i> ...				
<i>Podozamites lanceolatus</i>				
<i>P. gramineus</i>				
<i>Elatides curvifolia</i>				
<i>Pityophyllum nordenskioldii</i> ...				
<i>P. longifolium</i>				
<i>P. lindsroemii</i>				
<i>P. staratschunii</i>				

Анализ таксономического состава островной неокомской флоры позволяет сделать несколько выводов: 1) островная флора сформировалась в своих основных чертах вероятно еще в юрское время (к юре эту флору, кстати, относили ее первые исследователи О. Герер и А. Натгорст); 2) островная флора в неокоме не испытывала влияния извне за счет пришельцев из сопредельных областей; 3) эволюционные процессы внутри таофлоры протекали крайне медленно и результаты их едва ощутимы; за период времени до баррема включительно, состав таофлоры не претерпел существенных изменений.

Для подтверждения этих выводов сравним островную неокомскую флору с другими мезозойскими флорами на материке.

Согласно Вахрамееву (1964), раннемеловая флора Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа относится к Сибирской палеотитохории, флора которой теперь хорошо известна по многочисленным находкам остатков юрских и меловых растений на востоке Сибири. Для флоры поздней юры Восточной Сибири (Ленский бассейн) характерно широкое участие папоротников и гинкговых, при слабом развитии цикадо-

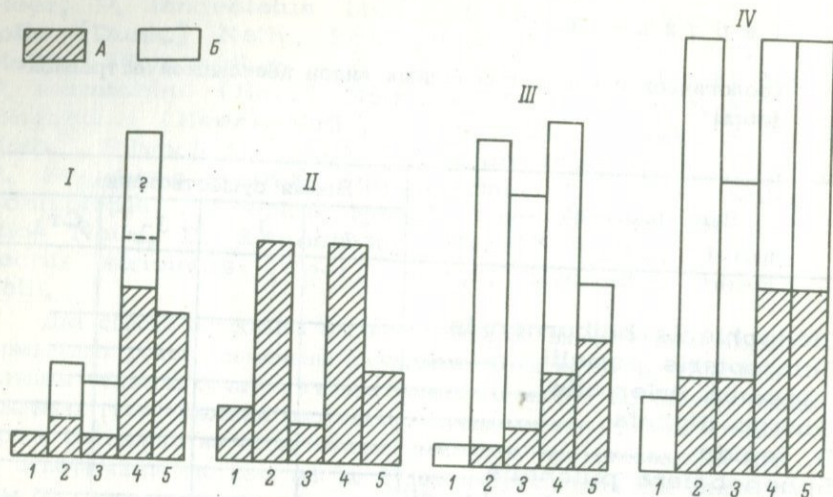


Рис. 1. Соотношение основных групп растений в позднеюрских и раннемеловых флорах Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и севера Сибири.

I - неокомские флоры Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа; II - позднеюрская флора Ленского угленосного бассейна; III - неокомская флора Лено-Оленекского района; IV - аптско-альбская флора Лено-Оленекского района; 1 - хвощевые, 2 - папоротники; 3 - цикадофиты, 4 - гинкговые; 5 - хвойные; А - юрско-меловые виды, Б - раннемеловые виды.

фитов и хвойных (рис. I, II). С этой флорой островная имеет 9 общих видов среди гинкговых и хвойных. С переходом к раннему мелу состав сибирской флоры и соотношение в ней отдельных систематических групп значительно меняется. Так, в готерив-барремской флоре Лено-Оленекского района при преобладающем развитии папоротников и гинкговых стремительно возрастает количество цикадофитов (15 форм против 2 в юрской флоре). И что весьма примечательно, во флоре резко падает число древних элементов (реликтов), унаследованных от юрской флоры (рис. 1, III). Они составляют немногим более 30% от общего количества видов флоры. Среди них островная флора имеет 11 общих таксонов.

Рисунок I (III, IV) иллюстрирует высокую творческую активность внутри раннемеловой флоры на севере Сибири, результатом которой явилось развитие в ней большого числа неофитов, не известных в юре. Они составляют около 70% в общем составе северо-сибирской флоры. Нужно добавить, что более двух третей чисто меловых видов в этой флоре имеет автохтонное происхождение и представлено локальными формами.

Не касаясь причин, стимулировавших бурное развитие в некоторых группах вымерших растений сибирской флоры в неокоме, подробно освещенных Вахрамеевым (1958, 1964), можно отметить, что большое влияние на северную флору оказала флора более южных районов, откуда осуществлялся приток значительного числа новых таксонов. Это, по нашему убеждению, явилось решающим толчком в оживлении темпов развития флоры на северной окраине сибирской платформенной суши. В то же время миграция таксонов с юга на север не была простой экспансией южного элемента и вытеснением аборигенов. Северные флоры подверглись коренной перестройке, в результате которой получили развитие локальные виды, не известные на юге. Одновременно во флоре удерживаются некоторые древние роды и виды, хотя их общее число значительно сократилось.

Островная же неокомская флора, как было показано, в течение неокома оставалась неизменной. В этом проявилось отсутствие межфлористического обмена, которое привело к застою в островной флоре, оставшейся вплоть до баррема включительно чисто юрской по типу и составу ингредиентов.

Суммируя сказанное, можно сделать следующее заключение. Длительная географическая изоляция тафофлор приводит к обеднению их состава и торможению хода эволюции в слагающих такие флоры группах растений. Убыстрение темпов эволюции тафофлор в значительной степени зависит от возможностей межфлористического обмена таксонами, который помимо прямого обновления состава стимулирует творческие процессы внутри самих тафофлор.

Вывод этот подкрепляется изучением ранее неизвестной в этом районе Арктики аптско-альбской флоры с о. Солсбери на Земле Франца-Иосифа (Свешникова и Буданцев, 1968). В составе этой флоры установлены следующие таксоны: Hepaticae: *Thallites* sp.; Cyadophyta: *Nilssoniopteris polymorpha* Sveshn. et Budants., *Tyrmia solsberiensis* Budants. et Sveshn., *Heilungia* sp.; Ginkgoales: *Ginkgo* sp.; Coniferales: *Podozamites angustifolius* (Eichw.) Heer, *Cephalotaxus microphylla* Sveshn. et Budants., *Florinia borealis* Sveshn. et Budants., *Nansenia arctica* Sveshn. et Budants., *Pityophyllum longifolium* (Nath.) Moell., *P. lindstroemii* Nath., *Parataxodium* cf. *wigginsii* Arnold et Lowther, *Elatocladus cunninghamiodes* Sveshn. et Budants., *Pityocladus* sp.

Несмотря на небольшое число видов флоры о. Солсбери, ее состав свидетельствует о наступлении нового этапа в развитии меловой островной флоры. В отличие от неокомской, аптско-альбская флора характеризуется преобладанием (в том числе и количественно) остатков цикадофитов и хвойных из новых для этого района родов — *Tyrmia*, *Nilssoniopteris*, *Heilungia*, *Cephalotaxus*, *Florinia*, *Nansenia*, *Parataxodium*, *Elatocladus*. Аптско-

альбская флора на Земле Франца-Иосифа развивалась в сходных с неокомской условиях обитания, о чем свидетельствуют геологические данные (Дибнер, 1961) и данные предшествовавшей флоры, от которой она унаследовала некоторые реликтовые виды из родов *Podozamites* и *Pityophyllum*. География, геологический возраст и генетические связи основных видов указывают на установление контакта аптско-альбской флоры в этом районе с раннемеловыми флорами севера Сибири.

Таким образом, появление в аптско-альбской флоре Земли Франца-Иосифа нового элемента произошло не в результате дальнейшего развития групп мезозойских „транзитов“, а, вероятно, за счет миграции новых таксонов с юга на север. *Nilssoniopteris polymorpha*, например, близок к некоторым видам *Nilssoniopteris* и *Taeniopteris* северо-сибирской меловой флоры; *Tyrmia solsbieriensis*, хотя и не имеет аналогов во флоре Лено-Оленекского района, зато весьма сходные формы известны в более южных районах Якутии; виды из рода *Heilungia* были более или менее широко распространены в позднеюрских и раннемеловых флорах Ленского и Алданского бассейнов. Остатки *Florinia*, в том числе *F. borealis*, найдены, помимо Земли Франца-Иосифа, в меловых отложениях Вилуйской синеклизы и Приверхоянского прогиба. *Parataxodium wigginsii* имел широкое распространение в ранне- и позднемеловых флорах северо-востока Азии.

Исходя из сказанного, можно считать почти бесспорным, что аптско-альбская флора о. Солсбери на Земле Франца-Иосифа развивалась под сильным влиянием проникшей в этот район с юга группы растений, ранее известных во флорах материка. Этому способствовало, вероятно, возникновение на какой-то промежуток времени сухопутной связи между Землей Франца-Иосифа и сибирской сушей.

Наши сведения об аптско-альбской флоре Земли Франца-Иосифа пока еще весьма скудны. Но тем не менее они помогают глубже заглянуть в основные процессы развития меловой растительности в Арктике. Они дают возможность оценить тенденцию в изменениях систематического состава и облика тафофлор, находящихся как в условиях длительной географической изоляции, так и возможности мезофлористического обмена.

Л и т е р а т у р а

- В а с и л е в с к а я Н.Д. О новых находках ископаемой флоры на архипелаге Шпицберген. — В кн.: Материалы по геологии Шпицбергена. Л., 1965.
- В а х р а м е е в В.А. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилуйской впадины и прилегающей ча-

- сти Приверхоанского прогиба. - В кн.: Региональная стратиграфия СССР, т. 3, М., 1958.
- Вахрамеев В.А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. - Тр. Геол. инст. АН СССР, 1964, вып. 102.
- Дибнер В.Д. Меловые отложения Земли Франца-Иосифа. - Тр. Инст. геол. Арктики, 1961, т. 125.
- Свешникова И.Н. и Буданцев Л.Ю. Ископаемые флоры Арктики, т. 1. Л., 1968.
- Florin R. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters, 1. - Palaeontographica, 1936, Bd. 81, Abt. B; 1937, Bd. 82, Abt. B.
- Heer O. Die Kreide-Flora der arktischen Zone. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 1874, Bd. 12, No 6.
- Heer O. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 1876, Bd. 14, No 5.
- Nathorst A. Zur mesozoischen Flora Spitzbergens. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 1897, Bd. 30, No 1.
- Nathorst A. Fossil Plants from Franz-Joseph-Land. Norw. North-Polar Exped. 1893-1896. - Scient. res., 1900, vol. 1, No 3.

Н.П. Гомолицкий

ЗНАЧЕНИЕ ЭПИДЕРМАЛЬНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ МЕЗОЗОЙСКИХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕЙ АЗИИ

До недавнего времени, не считая первых работ Брик (1925) и Турутановой-Кетовой (1936), эпидермис мезозойских листьев из Средней Азии почти не изучался. В мезозойских осадках Средней Азии высшие растения представлены мхами, хвощами, папоротниками и голосеменными. Представители мхов и плаунов немногочисленны и не представляют основного фона растительности, который составляли голосеменные, папоротники и отчасти хвощевые.

Эпидермис хвощевых и папоротников Средней Азии пока не изучался должным образом, хотя некоторые попытки в этом отношении и делались. Эпидермальная характеристика представителей мезозойских голосеменных растений этого региона известна в порядках

Cycadofilicales, Caytoniales, Bennettitales, Cycadales, Ginkgoales и Coniferales.

Применение анатомических исследований в сочетании с морфологическими при изучении мезозойских голосеменных растений вносит существенные коррективы в установление их систематического положения и филогенетических связей. Еще Флорин (Florin, 1931) подметил, что если сравнивать эпидермальные характеристики с одинаковых участков листа, то изменчивость в пределах вида будет незначительной. Но вопрос о значении анатомических признаков в систематике мезозойских голосеменных пока недостаточно освещен в литературе. Убедительно показывается систематическое изучение эпидермы для выделения родов и подродов кордаитовых в работе Мейена (1966). Но фитолеймы кордаитовых недостаточно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и поэтому изучение их эпидермы связано с определенными трудностями. Гораздо благополучнее обстоит дело с возможностью изучения эпидермы мезозойских голосеменных Средней Азии, где можно обнаружить морфологически полноценные экземпляры с хорошей фитолеймой.

Описания мезозойских растений Средней Азии с эпидермальной характеристикой, помимо вышеупомянутых работ Брик и Турутановой-Кетовой, приводятся в работах Частниковой (1952), Бураковой (1963), Гомолицкого (1962а, 1962б, 1963, 1964, 1965).

Мезозойские хвойные могут служить примером, показывающим, какое значение имеет изучение эпидермы в этом порядке (Гомолицкий, 1964). Строение эпидермы листьев у некоторых семейств и даже родов мезозойских хвойных настолько характерно, что Флорин (Florin, 1958) смог распознать среди юрских листьев современный род *Torreya* (сем. *Taxaceae*), распространенный в настоящее время в Китае, Японии, Калифорнии и Флориде. Род *Tomharrisia*, установленный Флорином (там же) на основании изучения эпидермы, по его данным, близок к представителям сем. *Taxaceae*, а род *Haiburnia*, впервые описанный Гаррисом (Harris, 1952), связывается с таксонами сем. *Taxodiaceae*.

Среди мезозойских хвойных известны такие условные и сборные роды, как *Elatocladus*, *Taxocladus*, *Pityophyllum*, обойтись без которых пока невозможно, но которые должны сокращаться по мере накопления материала по эпидерме листьев. На среднеазиатском материале можно показать, например, сокращение объема рода *Pityophyllum*. Во многих местонахождениях Средней Азии известны многочисленные остатки листьев, определяемых чаще как *Pityophyllum nordenskioldii* (Heer) Nath. Это изолированные неширокие листья с одной жилкой на листовой пластинке и часто с поперечной морщинистостью. Основная масса листьев, относящаяся к роду *Pityophyllum*, принадлежит к хвойным, реже к хвощевым (*Neocalamites nordenskioldii* (Heer) Kryscht. et Pryn. (1933) и цикадовым (*Cycadites*). Среди

листьев в Яккабагской коллекции, принадлежащих к одному виду *Pityophyllum nordenskioldii*, на основании эпидермальной характеристики оказалось возможным распознать четыре вида таких родов, как *Podocarpophyllum* (род близок к таксону сем. *Podocarpaceae*), *Torreya* (два вида) и *Storgardia* (оба рода из сем. *Taxaceae*).

Среди мезозойских филлоспермид (*Phyllospemidae*) неопределенного систематического положения наиболее сборным и неопределенным оказался род *Taeniopteris*, куда могут попадать конвергентные формы разных порядков (*Bennettiales* и *Cycadales*) с различными эпидермальными характеристиками (*Nilssopteris*, *Doratophyllum*).

Один из советов (PB 6 F) Международного кодекса ботанической номенклатуры (1959) напоминает, что „палеоботаникам следует проявлять величайшую осторожность в отнесении к экземплярам хорошей сохранности таких названий, которые были первоначально присвоены плохо сохранившимся экземплярам или экземплярам, которые были несовершенно описаны или „изображены“. Многие типы мезозойских голосеменных не имеют эпидермальной характеристики и поэтому мною поддерживается та точка зрения, что с ними можно сравнивать только экземпляры, равноценные по своим признакам. Виды, имеющие большое морфологическое сходство, но нетождественные в анатомических характеристиках, или при отсутствии такой характеристики у одного из видов, согласно вышесказанному совету МКБН, не должны отождествляться. Наличие эпидермальной характеристики у одного из сравниваемых экземпляров с ранее установленным типом без такой характеристики является уже достаточным основанием для выделения нового вида.

Пример нарушения вышеуказанного принципа можно видеть в моей статье (1963) „О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket.“

В 1931 г. Турутанова-Кетова описала из юрских отложений с южного побережья оз. Иссык-Куль *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. Анатомическая характеристика эпидермы этих листьев оставалась неизвестной. В 1963 г. мною были описаны из Ангрена листья, по морфологическим признакам идентичные с иссыккульскими, но с эпидермальной характеристикой. Можно ли было отождествлять иссыккульские и ангренские экземпляры и приписывать эпидермальную характеристику с ангренских листьев иссыккульскому типу, как это было сделано мной? Вероятно, нет, потому что сравнивались и даже отождествлялись не полностью сравнимые материалы.

Международный кодекс ботанической номенклатуры запрещает употреблять название, которое может стать постоянным источником ошибок (статья 69, бывш. 65). В нашем случае нельзя быть уверенным в том, что эпидермальная характеристика иссыккульского

типа *Czekanowskia latifolia* окажется такой же в отношении ангренского материала и может оказаться, что у иссыккульского типа будет несколько совершенно различных эпидермальных характеристик, если по такому принципу будут описываться листья и из других местонахождений, не учитывая конвергенции. Может оказаться, что при изучении эпидермы иссыккульского голотипа *Czekanowskia latifolia* последний окажется отличным от ангренского материала. В данном случае законное название сохраняется за иссыккульским материалом, а ангренское описание лишается всякого названия (статья 55, МКБН), и поэтому было бы правильнее выделить по ангренскому материалу новый вид.

На первом этапе с привлечением эпидермальных характеристик могут появляться виды – синонимы, но это не должно пугать, так как путаницы с названиями не будет. С привлечением анатомического изучения различных мезозойских голосеменных назревает необходимость пересмотра их систематического положения. Это поможет в построении более научной филогенетической системы, что в свою очередь будет иметь чисто прикладное значение при стратиграфических построениях и палеогеографических реконструкциях.

Л и т е р а т у р а

- Б р и к М.И. О некоторых юрских хвойных растениях Туркестана. – Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та, 1925, № 10.
- Б у р а к о в а А.Т. Флора юрских отложений Туаркыра. – В кн.: Проблема нефтегазоносности Средней Азии. – Тр. ВСЕГЕИ, 1963, т. 88, вып. 13.
- Г о м о л и ц к и й Н.П. Применение эпидермального анализа в изучении ископаемых растений Ангрена. – Докл. палеобот. конф. Изд. Томского ун-та, Томск, 1962а.
- Г о м о л и ц к и й Н.П. *Podocarpophyllum* – новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии. – Бот. журн., 1962б, т. 47, № 7.
- Г о м о л и ц к и й Н.П. О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. – Бот. журн., 1963, т. 48, № 12.
- Г о м о л и ц к и й Н.П. Новые юрские хвойные из юго-западных строггов Гиссарского хребта. – Бот. журн., 1964, т. 49, № 10.
- Г о м о л и ц к и й Н.П. Новые среднеюрские папоротники и гинкговые из Гиссарского хребта. – Палеонтол. журн., 1965, № 10.
- К р и ш т о ф о в и ч А.Н., П р и н а д а В.Д. О рэто-лейасовой флоре Челябинского бурогоугольного бассейна Восточного Урала. – Тр. ВГРО, 1933, вып. 346.
- М е ж д у н а р о д н ы й кодекс ботанической номенклатуры, М., 1959.

- Мейен С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). - Тр. ГИН АН СССР, 1966, вып. 150.
- Тургутанова - Кетова А.И. Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль в Киргизской АССР. - Тр. Геол. музея АН СССР, 1931, т. 8.
- Тургутанова - Кетова А.И. *Otozamites turkestanica* и *Pseudocycadubius* из юрских отложений хребта Каратау (Казахстан). - Тр. ГИН АН СССР, 1936, т. 5.
- Частникова Л.С. Несколько новых юрских растений из Южной Ферганы. - Тр. Ин-та геол. Кирг. фил. АН СССР, 1952, вып. 3.
- Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales (1) Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 1931, Ser. 3, 10.
- Florin R. On jurassic Taxads and Conifera from North-Western Europe and Eastern Grenland. - Acta Horti Bergiani, 1958, Bd. 17, No 10.
- Harris T.M. Notes on the Jurassic flora of Vorkshire, 52-54. - The annals and magazine of natural history, 1952, vol. 5, No 52, Ser. 12.

Н.Г. Пашкевич

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ БИОМЕТРИЧЕСКИХ ДАННЫХ
ПРИ ВИДОВЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЯХ СПОР
И ПЫЛЬЦЫ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ
РУССКОЙ И СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМ

Пермская флора Вестфальской и Тунгвесской флористических областей была богата и разнообразна. Изучение состава флоры этих областей показало, что наибольшее значение имели споры и пыльца следующих групп растений: споры мохообразных (*Bryopsida*), плауновидных (*Lycopsidea*), членистостебельных (*Sphenopsida*), папоротникообразных (*Pteropsida*) и пыльца голосеменных (*Gymnospermae*). В Вестфальской флористической области в спорово-пыльцевых комплексах преобладает пыльца (до 70-90%), в Тунгвесской - споры (до 60-90%).

Относительно слабая изученность спор и пыльцы из пермских отложений Русской и Сибирской платформ и различные классификации, которыми пользуются авторы при систематических описаниях видов (Любер и Вальц, 1941; Самойлович, 1953; Любер, 1955;

Андреева, 1956; Медведева, 1960) затрудняют применение методов палеопалинологии для дробного расчленения и корреляции пермских отложений. Можно надежно выделять спорово-пыльцевые комплексы, характерные для ярусов, реже подъярусов пермской системы. Опыт применения палинологического метода для стратиграфического расчленения других систем, например, девонской, показал возможность выделения руководящих спорово-пыльцевых комплексов для отдельных горизонтов (Наумова, 1953).

Это обстоятельство побудило автора попытаться более точно определять признаки видов, разграничивать подвиды и устанавливать их биостратиграфическое значение. С этой целью была предпринята попытка биометрического изучения спор и пыльцы из пермских отложений некоторых районов Русской и Сибирской платформы. Применялась следующая методика. После тщательного изучения проб под микроскопом, зарисовки и замеров спор и пыльцы анализировалась изменчивость признаков тех или иных видов сначала из одного образца, затем сравнивалась изменчивость признаков у видов из разных образцов. Для выяснения диапазона изменчивости признаков, выражающихся в числовых единицах, вычислялись следующие величины:

$$\text{Средняя арифметическая} - M = \frac{n_1 + n_2 + \dots + n_m}{N}, \quad (1)$$

где n_i - результат некоторого конкретного измерения, N - общее число измерений;

$$\text{отклонение от средней} - d = M - n_i; \quad (2)$$

$$\text{среднее квадратическое отклонение} - \sigma = \sqrt{\frac{\sum d^2}{N}}; \quad (3)$$

$$\text{средняя ошибка} - m = \frac{\sigma}{N}; \quad (4)$$

$$\text{средняя ошибка различия} - m_d = \sqrt{m_A^2 + m_B^2}, \quad (5)$$

где A и B - сравниваемые таксоны.

Принималось, что при $M_A - M_B > 3 m_d$ выделение таксонов (вариететов или подвидов) может считаться правомочным.

Определение систематического положения спор и пыльцы в данной работе произведено по унифицированной классификации А.А. Любер. В качестве иллюстрации биометрического изучения спор и пыльцы приводятся споры форма-рода *Calamospora* и пыльцы из форма рода *Azonaletes* и *Platysaccus*.

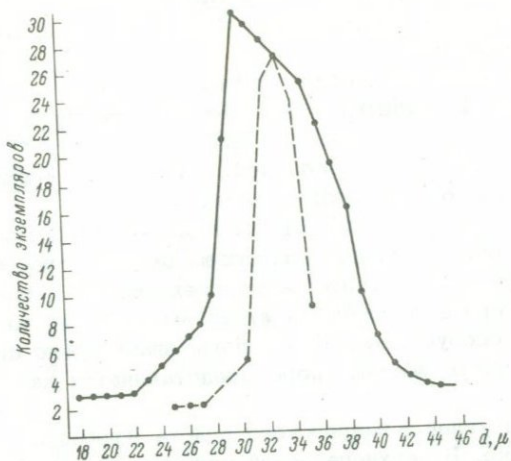


Рис. 1. Кривые изменения диаметра споры.

Сплошная линия - из обр. 111- P_2 ; пунктир - из обр. 273- C_3 .

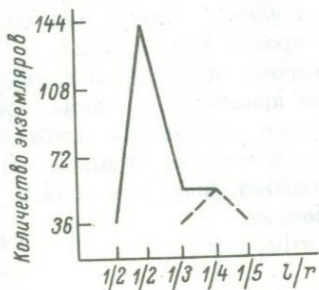


Рис. 2. Кривые изменения длины лучей щели у спор *Calamospora nigritella*.

Сплошная линия - из обр. 111- P_2 ; пунктир - из обр. 273- C_3 .

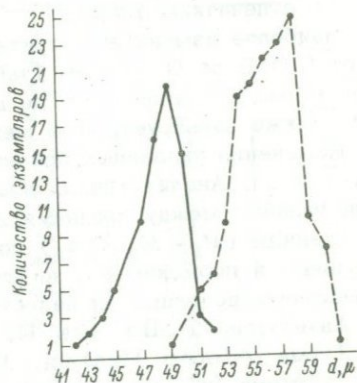


Рис. 3. Кривые изменения количества большего диаметра микроспор *Azonaletes laevis* Lubert.

Сплошная линия - из обр. 111-2; пунктир - из обр. 117.

Антетурма *Sporites* H. Potonie, 1893
Турма *Triletes* (Reinsch, 1881) R. Potonie
et Kremp, 1954

Субтурма *Azonotriletes* Luber, 1938

Инфратурма *Laevigati* (Bennie et Kidston, 1886)
Dybova et Faschwich, 1957

Форма-род *Calamospora* Sch., Wils. et Bent., 1944
Calamospora nigritella Luber (1944)

Описание, по А.А. Любер (1941): „Д -0.03-0.04 мм. Цвет коричнево-желтый. Очертание тела споры округло-треугольное. Оторочка отсутствует. Щель разverzания трехлучевая с простыми краями. Экзина споры между концами лучей имеет более темный цвет, образуя как бы особую ареа. Края споры значительно светлее, почему наружная часть экзины споры представляется как бы оторочкой“.

Описана из углей Кемеровского пласта Кузбасса, где встречается крайне редко. В верхнепалеозойских отложениях бассейна р. Вилюя данная форма встречается, наоборот, чрезвычайно часто. Нами проведен анализ изменчивости признаков *C. nigritella* из верхнепермских (обр. 111) и верхнекаменноугольных (обр. 273) отложений р. Вилюй. Определение возраста произведено А.Н. Толстых по отпечаткам флоры.

Наиболее изменчивым признаком является диаметр тела споры: от 0.018 до 0.044 мм (табл. 1). Длина лучей щели, которую лучше выражать отношением ее длины к длине радиуса тела споры l/r , также варьирует, но в меньших пределах (табл. 2).

Изменение указанных признаков хорошо выражается кривыми (рис. 1 и 2). Анализ кривых изменения признаков, а также соотношения разницы между средними величинами и средними ошибками этой разницы ($M_1 - M_2 > 3m_d$) показывает, что все формы - каменноугольные и пермские - относятся к одному виду, и в данном случае выделить подвиды или варианты нельзя.

Антетурма *Pollenites* R. Potonie, 1931

Турма *Aletes* Hrahim, 1933

Субтурма *Infriatiales* Luber, 1966

Инфратурма *Infriati* Naumova, 1937

Форма-род *Azonaletes* Ruber, 1941

Azonaletes laevis (Luber), 1941

Описание, по А.А. Любер (1941): „Д -0.072 мм. Цвет светло-желтый. Тело споры в очертании овальное. Экзина очень тонкая, смятая. Оторочка отсутствует. Щель разverzания не наблюдалась, так как она, по-видимому, скрыта складками“.

Данная форма весьма распространена в отложениях казанского яруса в бассейнах рек Сев. Двины и Мезени. Изучение показало, что она не имеет щели разverzания, т.е. должна быть отнесена к турме *Aletes*, к форма-роду *Azonaletes*. Наиболее изменчивым

Таблица 1

Диаметр, (<i>m</i>)	Количество эк-земпляров	
	Обр. 111;	Обр. 273;
	<i>P</i> ₂	<i>C</i> ₃
18	3	-
19	3	-
20	3	-
21	3	-
22	3	-
23	4	-
24	5	-
25	6	2
26	7	2
27	8	2
28	10	3
29	21	4
30	30	5
31	29	13
32	28	25
33	27	27
34	26	24
35	25	9
36	22	-
37	19	-
38	16	-
39	10	-
40	7	-
41	5	-
42	4	-
43	3	-
44	3	-

Таблица 2

$\frac{z}{r}$	Количество эк-земпляров	
	Обр. 111;	Обр. 273;
	<i>P</i> ₂	<i>C</i> ₃
1/2	36	-
1/2	144	32
1/3	54	52
1/4	54	32
1/5	-	-
1/5	-	-

Таблица 3

Величина большого диаметра, (<i>m</i>)	Количество экземп-ляров	
	Обр. 111-2	Обр. 117
41	1	-
42	1	-
43	2	-
44	3	-
45	5	-
46	8	-
47	10	-
48	16	-
49	20	1
50	15	3
51	3	5
52	2	6
53	-	10
54	-	19
55	-	20
56	-	22
57	-	23
58	-	25
59	-	10
61	-	8
62	-	1
-	-	1

Т а б л и ц а 4

Общий размер, м	Количество экземпляров		Общий размер, м	Количество экземпляров	
	казанский ярус	татарский ярус		казанский ярус	татарский ярус
48	1	-	72	8	-
49	1	-	73	6	-
50	1	-	74	3	-
51	1	-	75	2	-
52	1	-	76	1	-
53	3	-	77	1	-
54	5	-	78	1	-
55	8	-	79	1	-
56	10	-	80	-	2
57	13	-	81	-	5
58	15	-	83	-	8
59	19	-	84	-	11
60	21	-	85	-	13
61	22	-	86	-	16
62	23	-	87	-	18
63	24	-	88	-	25
64	22	-	89	-	20
65	21	-	90	-	18
66	20	-	91	-	15
67	16	-	92	-	5
68	15	-	93	-	3
69	14	-	94	-	3
70	12	-	95	-	-
71	10	-			

признаком является диаметр тела споры, колеблющийся в пределах от 0,041 до 0,072 мм. Произведен анализ изменения этого признака (табл. 3) у форм из нижнеказанских отложений (р. Мезень, Лешуконская скважина, глуб. 178,0 м, обр. 117) и из верхнеказанских отложений (р. Вага, скважина III, глуб. 73 м, обр. 2)¹. Изменение большого диаметра тела этих форм отражается кривыми на рис. 3. Анализ средней ошибки показывает, что здесь имеется два различных варианта, характерных для различных горизон-

¹ Возраст определен на основании изучения моллюсков, брахиопод (М.В. Куликовым) и фораминифер (К.В. Миклухо-Маклай).

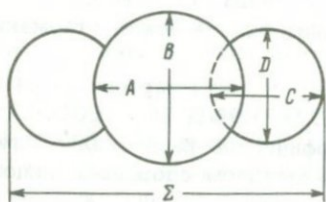


Рис. 4. Направление замеров у пылевых зерен *Platysacculus Naum.*

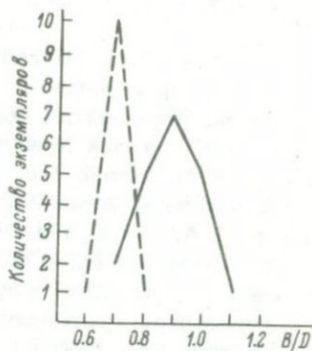


Рис. 5. Кривые изменения соотношений высоты тела и мешка у пылевых зерен.

Сплошная линия - *Platysaccus kazanicus*;
пунктир - *Platysaccus magnus*.

тов казанского яруса: *Azonaletes laevis* Lubert var.1 (D=0.041-0.052 мм, распространение - отложения верхнеказанского подъяруса) и *A. laevis* Lubert var.2 (D=0.49-0.070 мм, распространение - отложения нижнеказанского подъяруса).

По изложенной методике были исследованы также представители форма-рода *Platysaccus Naum.*, 1937 из казанских и татарских отложений Архангельской области (скв. № 2, с. Сафоново, р. Мезень). Замеры производились по схеме, указанной на рис. 4.

Анализ изменчивости отношений признаков (табл. 4) и $\frac{A}{B}$, $\frac{C}{D}$, $\frac{B}{D}$ (рис. 5) показал, что формы, происходящие из татарских отложений, отличаются более крупными размерами, иными очертаниями тела и отношением высоты тела и мешков. Характерные для признаков $\frac{A}{B}$, $\frac{C}{D}$ и $\frac{B}{D}$ и соотношение $M_1 - M_2 / 3m_d$ позволяют рассматривать казанские и татарские формы в качестве самостоятельных видов, различающихся между собой и по другим морфологическим (неколичественным) признакам.

- А н д р е е в а Е.М. Спорово-пыльцевая характеристика балахонской и ерунаковской свит Кузнецкого бассейна. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры пермских отложений Кузнецкого бассейна. Л., 1956.
- Л ю б е р А.А. Атлас спор и пыльцы палеозойских отложений Казахстана. Алма-Ата, 1955.
- Л ю б е р А.А. и В а л ь ц И.Э. Атлас микроспор и пыльцы палеозоя СССР. — Тр. ВСЕГЕИ, 1941, вып. 139.
- М е д в е д е в а А.М. Стратиграфическое расчленение нижних горизонтов тунгусской серии методом спорово-пыльцевого анализа. М., 1960.
- Н а у м о в а С.Н. Спорово-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии. — Тр. Инст. геол. наук, 1953, вып. 143, геологич. серия (60).
- С а м о й л о в и ч С.Р. Пыльца и споры из пермских отложений Чердынского и Актюбинского Приуралья. — В кн.: Палеонтологический сборник. Л., 1953.

РЕЗОЛЮЦИЯ

ХІУ ГОДИЧНОЙ СЕССИИ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

(январь 1968 года)

Прошедший 1967 год был годом подведения итогов достижений нашего народа за 50 лет Советской власти.

В достижениях практической и теоретической геологии в Советском Союзе вложена значительная доля трудов палеонтологов-стратиграфов. Это относится и к обеспечению стратиграфической основы геологических съемок и к открытию и освоению месторождений полезных ископаемых, в особенности экзогенных. Расширение геологической службы в свою очередь обусловило всестороннее развитие палеонтолого-стратиграфических работ, как в центральных институтах, так и в территориальных организациях МГ СССР, Министерства нефтяной промышленности, Комитета по газовой промышленности, АН СССР и Союзных республик, а также вузов. К полувековому юбилею нашего государства Всесоюзное палеонтологическое общество имеет 15 отделений и около 1200 членов.

ХІУ сессия Общества, посвященная 50-й годовщине Великой Октябрьской социалистической революции, была открыта тремя докладами, осветившими достижения палеоботаники, палеонтологии беспозвоночных и позвоночных.

В работе сессии приняло участие более 500 палеонтологов, геологов, зоологов и ботаников, прибывших из 68 городов Советского Союза и представляющих 136 производственных организаций и институтов различных ведомств.

По основной теме сессии – теоретические основы биостратиграфии и палеобиогеографии – было заслушано 50 докладов. Были рассмотрены следующие вопросы: этапность развития групп организмов и ее значение для геологической периодизации, принципы палеобиогеографического районирования и критерии выделения палеобиогеографических подразделений, учет палеоклиматической зональности и многообразия фаций при биостратиграфических исследованиях, зоны и зональные стратиграфические шкалы.

Участники сессии обращают внимание руководителей институтов АН СССР, МГ СССР и других ведомств на имеющееся отставание разработки теоретических основ палеонтологии, биостратиграфии и палеобиогеографии от скорости накопления фактических данных и имеющихся обобщений.

Должно быть усилено внимание крупных коллективов палеонтологов (ВСЕГЕИ; ПИН АН СССР; ГИН АН СССР; ИГ и Г СО АН СССР; ВНИГРИ; ВНИГНИ; СНИИГГИМС и др.), а также отдельных специалистов к теории в самых различных областях палеонтологии, биостратиграфии и палеобиогеографии. Кроме вопросов, которые обсуждались на сессии, необходимо обратить внимание в особенности на проблему вида, вопросы эволюции органического мира, филогении важнейших групп животных и растений, онтогенез и морфофункциональный анализ, палеоэкологию, выявление биологических причин появления скелетных организмов в позднем протерозое и биологических закономерностей изменения темпов эволюции, соотношение относительной и „абсолютной“ геохронологии и т.д.

Палеонтологические исследования необходимо комплексировать с литологическими, фациальными и геохимическими исследованиями при учете геотектонических данных.

Настойчиво внедрять количественные методы при обосновании теоретических построений.

Просить организации, координирующие палеонтолого–стратиграфические работы по ведомствам, рассмотреть возможность включения конкретных тем по теоретическим основам палеонтологии, стратиграфии и палеобиогеографии в планы работ институтов.

Обратить внимание палеонтологов на необходимость публикации большого числа статей по теоретическим вопросам палеонтологии и просить редакцию Палеонтологического журнала и Ежегодника ВПО обеспечивать их скорейшее опубликование.

Просить редколлегия Палеонтологического журнала расширить раздел хроники.

Учитывая большой приток палеонтологической информации обр-ать внимание РИСО АН СССР и Комитета по делам печати на

необходимость увеличения выпуска Палеонтологического журнала до 6 номеров в год.

Продолжить серию наставлений по сбору и изучению ископаемых остатков различных групп фауны и флоры, выпускаемых Палеонтологическим институтом АН СССР.

Признать желательным подготовку и опубликование в ближайшее время методических пособий по палеобиогеографии.

В отношении проведения годичных сессий рекомендовать Совету ВПО в дальнейшем выбор такой тематики, чтобы в ходе сессии не только обсуждались и выслушивались доклады, но и принимались соответствующие конкретные рекомендации и решения.

Очередную XV сессию ВПО в 1969 году рекомендовать посвятить теме: „Успехи палеонтологии в новых направлениях исследований – новые методы, малоизученные группы органического мира“.

В.П. Нехорошев

ПОЯВЛЕНИЕ ЖИЗНИ И ЕЕ ЭВОЛЮЦИЯ НА ЗЕМЛЕ

Древнейшие архейские горные породы, выходящие на дневную поверхность (гнейсы Балтийского, Украинского и других щитов), имеют возраст около 3.5 млрд лет. Но эта цифра не дает истинного возраста Земли как планеты, потому что она относится к тому времени, когда на Земле уже существовали море и суша. Последняя разрушалась, а продукты ее разрушения сносились в море, слагая осадочные слои, позднее сильно метаморфизованные. Между тем в начальный этап существования Земли водной оболочки – гидросферы еще не было. Это ясно следует из любой космогонической гипотезы происхождения Земли, как из „горячей“, впервые предложенной в конце XVIII столетия Кантом и Лапласом, а в наше время модернизированной Джеффрисом и В.Н. Фесенковым, так и из „космически холодной“ планетозимальной гипотезы, предложенной в начале XX века Маультоном-Чемберленом, позднее переработанной О.Ю. Шмидтом. Косвенно, опираясь на определения абсолютного возраста древнейших каменных метеоритов, допускается, что планеты солнечной системы существуют не менее 5 млрд лет.

Убедительным доказательством того, что в начальный этап существования Земля „была безводной“, служит блестяще осуществленная в 1967 г. посадка советского космического корабля на Венеру, показавшая, что на поверхности последней температура достигает 400°, поэтому существование жидкой воды там невозможно. Есть основание полагать, что в весьма далеком прошлом Земля

прошла через такую же стадию существования. На Венере свободного кислорода не обнаружено и установлено, что ее атмосфера в основном состоит из углекислоты с незначительной примесью азота и водорода. Примерно такая же, в основном углекислая, атмосфера уже давно предполагалась для первичной атмосферы Земли, о чем свидетельствуют анализы газовых включений в метеоритах и состав паров и газов, выделяющихся при извержении вулканов. Относительно паров и газов вулканов С.И. Набоко и В.Г. Сильниченко (1960, с. 139) отмечают, что „газы группы углерода в вулканических экогалиях, после паров воды, по содержанию стоят на первом месте. В высокотемпературных фумаролах обычно преобладает окись углерода, в низкотемпературных – углекислый газ“. В другой работе тех же авторов отмечается, что в гидротермах около современных вулканов Камчатки и Курил основная масса воды вторичная, взятая из осадочной оболочки земной коры. Только малая часть воды, выделяющаяся в связи с извержениями вулканов, имеет магматическое происхождение.

В начальный этап существования Земли осадочной оболочки на ней не было, поэтому вся вода, в конечном счете, произошла из недр Земли. Так как температура поверхности Земли тогда, вероятно, была выше 100° , то вся магматическая вода могла находиться лишь в виде пара в атмосфере Земли. В этой первичной атмосфере, кроме паров воды, были газообразные соединения углерода (CO_2 , CO , CH_4) и, в подчиненном количестве, соединения азота (NH_3 и др.), серы (H_2S , SO_2) и хлора (HCl), а также свободный водород. Свободного кислорода в атмосфере тогда не было, весь имеющийся в настоящее время в атмосфере и водной оболочке свободный кислород является продуктом длительной жизнедеятельности растительных организмов.

Первая жизнь на Земле могла быть лишь автотрофной (организмы были способны питаться минеральными веществами) и анаэробной (существование организмов при отсутствии кислорода). Но если жизнь могла существовать без свободного кислорода, то совершенно обязательным условием для ее существования является жидкая вода. Это уже давно было подчеркнуто В.И. Вернадским (1933, с. 64), который писал: „В течение всего или почти всего геологического времени, по крайней мере с середины архейской эры, мы всегда наблюдаем одновременно и воду и живое вещество и всегда видим их неизменную связь и взаимное огромное влияние. Их история в земной коре неразделима“. Он писал также, что в современную эпоху в немногие сотни лет, может быть даже меньше, через живое вещество (под которым он понимал всю совокупность жизни на Земле) проходят массы воды, превышающие объем вод всемирного океана.

В раннем архее существовали море и суша, следовательно, в это время температура земной поверхности была ниже 100° , а по-

тому не было физической причины, исключающей возможность существования жизни на Земле. Как и по какой причине появилась первая жизнь, мы пока не знаем. Гипотезы, связывающие появление жизни на Земле с переносом примитивных одноклеточных организмов в анабиотическом состоянии из космоса на метеоритах, подкрепляемые тем, что зародыши примитивных организмов способны выдерживать очень низкую космическую температуру, должны быть отвергнуты по тем соображениям, что никакие организмы не способны выдержать высокую температуру, образующуюся при прохождении метеоритов через атмосферу, не говоря уже о том, что „перенос“ жизни на Землю из других миров, не решает вопроса о том, как из космической материи появилось живое вещество, а лишь отсылает от одного неизвестного к другому. Поэтому наиболее правильно исходить из того положения, что жизнь не пришла извне, а зародилась на нашей Земле.

Очень древние органические остатки были обнаружены впервые еще в 1890 г. финляндским геологом И. Седерхольмом в филлитах ботния (поздний архей). Это скопления графитисто-углистого вещества, позднее трактуемые им как водорослевые образования, названные *Corycium enigmaticum*. Их чрезвычайная древность вызывала сомнение в их органическом происхождении и им были склонны приписывать неорганический генезис за счет углерода, выделяющегося из земных недр. В наше время финляндский исследователь К. Ранкама (1957), произведя изотопный анализ углерода *Corycium enigmaticum*, убедительно показал, что соотношение C^{12} к C^{13} в этих углистых и графитистых образованиях характерно для углерода большинства растений, а потому нет оснований сомневаться в растительном происхождении этих образований.

В последние годы были обнаружены еще более древние органические остатки. В 1966 г. Баргхорн и Шопф в журнале „Сайнс“ опубликовали статью „Микроорганизмы из докембрия Южной Африки, имеющие возраст три миллиарда лет“, в которой описаны микроорганизмы, встреченные в темных богатых органикой сланцах из серии Фиг-Три (Восточный Трансвааль). По форме и размерам они напоминают современных бактерий, представляя собой одноклеточные изолированные палочки длиной 0.45–0.70 мк, диаметром 0.18–0.32 мк, с двуслойной оболочкой толщиной 0.015 мк. Наружная поверхность их часто зернистая. В следующем (1967) году теми же авторами, в том же журнале „Сайнс“ описаны водорослеподобные органические остатки из кремнистых сланцев той же серии Фиг-Три, абсолютный возраст которых рубидий-стронциевым методом определяется в 3100 млн лет (ранний архей). Это очень мелкие образования сферической и эллипсоидальной формы, имеющие в диаметре от 15 до 24 мк, окруженные тонкой сетчатой оболочкой. По мнению авторов, это остатки одноклеточных водорослевых организмов, названные ими *Archaeospheroides barbertonensis*,

похожие на подобные образования, описанные ранее ими из гуронских отложений Канады. В этих же отложениях встречены бактериеподобные образования, а также строматолитовые и концентрически слоистые оолитоподобные желвачки, возможно, водорослевого происхождения.

Изотопный состав углерода из органического вещества пород серии Фиг-Три свидетельствует о вероятном его растительном происхождении. Это очень существенные данные, указывающие на то, что уже в раннем архее могли образовываться значительные скопления углеводов биогенного происхождения. На это приходится обращать внимание потому, что за последнее десятилетие в литературе, особенно в отечественной, все более и более настойчиво утверждается образование нефтяных и газовых месторождений абиогенным путем, за счет поступления углеводов из недр Земли. При этом сторонники абиогенного происхождения нефти почему-то считают, что биогенным путем битуминозное вещество могло образовываться лишь начиная с кембрия, когда появились скелетные организмы, поэтому всякую находку следов нефти в докембрийских толщах преподносят как непреложное доказательство ее абиогенного происхождения.

Известно, что чем проще устроен организм, тем быстрее он может размножаться. Вернадский (1967, с. 152) отмечал, что еще в первой половине XIX столетия Эренберг „дал картину поразительной силы воспроизведения диатомовых, ежегодно закономерно на огромных пространствах нацело составляющих морской планктон... Эренберг доказал, что одна диатомея, разделяясь на части, может, если не встретит к тому препятствий, в восемь дней дать массу материи, равную объему нашей планеты, а в течение следующего часа может удвоить эту массу... Мир микробов, неведомых К. Эренбергу, являет еще более разительные примеры. Одна единственная бактерия в благоприятной ее росту питательной среде может в один день дать количество неделимых, превышающее 10^{25} , т.е. септильоны особей.”

Поскольку у бактерии и одноклеточные водоросли существовали в раннем архее, уже тогда имелись предпосылки для накопления в поверхностной части земной коры углеводов биогенного происхождения.

Несмотря на то, что непреодолимый, как когда-то казалось, барьер между косной и живой материей был разрушен еще 140 лет назад, когда в 1828 г. Вёлер синтезировал, что называется, в пробирке, из бесспорных неорганических веществ – изоцианата калия и сульфата аммония столь же бесспорный продукт жизнедеятельности – мочевины, вопрос о том, как впервые возникла жизнь на Земле, пока еще не может считаться решенным. Очевидно этот вопрос разрешится лишь тогда, когда „в пробирке” удастся создать не только органическое вещество, но и живое существо – примитив-

ную живую клетку. По-видимому, мы уже близки к этому. В середине декабря минувшего 1967 г. в газетах можно было прочитать о том, что биохимики Стэнфордского университета в Калифорнии, работающие под руководством профессора Артура Корнберга, еще в 1959 г. удостоенного Нобелевской премии за успешную работу в области синтеза дезоксирибонуклеиновой кислоты, сообщили о том, что им впервые удалось искусственно получить такую молекулу, которая в полной мере способна на биологическую деятельность в живом организме. По словам ученых „они ближе всего подошли к созданию жизни в лаборатории, искусственно получив „живое“ генетическое вещество вируса – дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК)“.

Это, бесспорно, огромное достижение нашего времени, по своему значению не уступающее синтезу мочевины, произведенному 140 лет назад, но полностью вопроса о возникновении жизни на Земле это открытие еще не решает. Первоначальное живое вещество вряд ли сразу получило столь сложное строение, каким отличается дезоксирибонуклеиновая кислота. У природы было достаточно времени – 3 млрд лет для того, чтобы усовершенствовать первичную, вероятно в начале гораздо более простую, живую молекулу. Кроме того, вирус, по своим особенностям как бы представляющий промежуточное звено между живым и неживым, не может явиться истоком жизни по той простой причине, что он становится жизнедеятельным лишь внедрившись в живую клетку, т.е. по своей природе вирус паразит, а паразиты не могут существовать без хозяев, которые должны были появиться раньше.

Согласно гипотезе появления первичной жизни на Земле, предложенной А.И. Опариним, на безжизненной, но уже имевшей водную оболочку Земле, лишенной свободного кислорода, абиогенным путем происходили сложные химические превращения углеводородов, выделявшихся из недр Земли, которые под воздействием других выделявшихся из недр Земли веществ, таких, как вода, аммиак, сероводород и другие, образовывали из простых углеводородов (типа метана) более сложные соединения. Экспериментально доказано, что в среде, лишенной свободного кислорода, какой была первичная атмосфера и гидросфера Земли, при этом могут образоваться аминокислоты, являющиеся главной составной частью белков; могли также образоваться путем неорганического синтеза сахара и жироподобные вещества, т.е. те составные элементы, которые слагают живой организм. Постепенно усложняясь и сочетаясь между собой эти вещества могли послужить материалом для формирования первичных молекул, по составу сходных с органическими молекулами. Эти молекулы при соответствующих условиях могли объединяться в молекулярные объединения – так называемые коацерватные капли.

Подобные коацерватные капли удается воспроизвести в лабораторных условиях. Они могут, поглощая избирательно вещества из

окружающего раствора, увеличиваться в объеме и в весе. А.И. Опайн полагает, что из таких коацерватных капель, существовавших весьма длительное время (сотни миллионов лет), и возникли первые, наиболее примитивные, формы биологического обмена веществ, и на этой основе сформировались первичные организмы.

Может возникнуть вопрос, если когда-то в далеком прошлом из косной материи могла образоваться живая материя, то почему этого не происходит в настоящее время. Как уже сказано ранее, в лабораторных условиях мы, вооруженные современной наукой и техникой, вплотную подошли к положительному разрешению этого вопроса, но в природных условиях, такая возможность возникновения живого из неживого теперь маловероятна по ряду очень существенных причин. Условия теперь совершенно иные по сравнению с бывшими 3 млрд лет назад. Тогда свободного кислорода ни в воздушной ни в водной оболочке не было, а теперь он насыщает и ту и другую. А кислород, являясь мощным окислителем, способен разрушить углеводы — первоисточник синтеза органического вещества и стимуляторы синтеза: аммиак, сероводород и др. Вместе с тем теперь не действует такой фактор, как мощное ультрафиолетовое излучение, под влиянием облучения которого, как это было установлено еще в прошлом столетии, растворенная в воде углекислота вступает в реакцию, образуя углеводы. Озоновый экран на границе тропосферы и стратосферы надежно задерживает ультрафиолетовое излучение. И, наконец, если бы, вопреки таким неопределимым преградам, в силу каких-либо особых причин и образовались коацерваты, то прежде чем в них, фигурально выражаясь, „забилась бы жизнь“, они были бы уничтожены бесчисленным множеством низших современных организмов, населяющих биосферу.

Первыми живыми организмами на Земле были растительные организмы (водоросли и бактерии), так как только они могут существовать автотрофно, за счет усвоения неорганических веществ. Поэтому прежде чем появился первый, самый примитивный животный организм, растительное царство должно было заселить Землю, чтобы обеспечить кормовую базу для животного мира. Кроме того, жизнь животного мира была невозможна до тех пор, пока растения не приготовили для этого в процессе жизнедеятельности свободный кислород в атмосфере и в водной среде.

Мнения о времени появления первых животных организмов расходятся. Одни исследователи полагают, что это произошло примерно два миллиарда лет назад, другие — около миллиарда. Последний вариант подкрепляется тем, что в верхнем протерозое встречены бесспорные отпечатки медуз, между тем как ссылки на следы более ранней животной жизни далеко не столь бесспорны (Шиндewolf, 1961).

Животное царство при своем появлении имело уже живые корни, так как вряд ли можно сомневаться в том, что первичные жи-

вотные организмы произошли из растительных путем эволюционного перехода от усвоения минерального вещества к питанию уже готовыми органическими продуктами. Подобное явление среди растений наблюдается и в наше время; есть растения, которые питаются готовыми соками других. В наших широтах это, например, омела, паразитирующая на различных деревьях и погибающая с их гибелью. Но омела еще сохранила хлорофилл и способна к фотосинтезу, а в тропиках и субтропиках есть цветковые раффлезиевые, которые уже полностью утратили хлорофилл и целиком, так сказать, живут за чужой счет. Наконец, есть даже насекомоядные растения — росянки. Эти факты позволяют допустить, что в весьма отдаленном прошлом, когда растения еще не вышли из стадии водорослевых, среди них эволюционным путем обособилась ветвь, питавшаяся готовыми соками других растений и выработавшая способность переселяться с одного „хозяина“ на другого.

Первые представители животного царства были бесскелетными и планктонными; таково мнение многих ученых. Оно убедительно подытожено в одной из последних работ Н.Н. Яковлева (1960), названной „Планктон — основа развития морской фауны“. Достаточно убедительным доказательством правильности этого положения служит факт, что в личиночной стадии большинство бентосных морских беспозвоночных планктонные.

За сотни миллионов лет, протекавших со времени появления первых простейших бесскелетных животных организмов до приобретения значительной частью их твердого скелета в начале кембрия, ветвь животного царства сильно дифференцировалась. В ней обособились довольно многочисленные группы организмов, о чем дает наглядное представление обилие и разнообразие отпечатков разных организмов в верхах протерозоя Эдиакары (Австралия). Скелетных форм там не обнаружено. Бесспорные твердые (фосфатные и карбонатные) скелеты у беспозвоночных животных известны начиная с кембрия. Для объяснения, почему скелетные остатки животных организмов встречаются только начиная с кембрия, предложено множество разнообразных гипотез. Наиболее ранние из них сводились к тому, что в докембрийских отложениях такие остатки были, но они уничтожены последующим метаморфизмом. Позднее, когда были найдены неметаморфизованные протерозойские отложения и в них были обнаружены отпечатки медуз, такие гипотезы были оставлены. Отвергнуты в настоящее время и предположения, что первичные животные организмы развивались на суше в мелких пресноводных водоемах, а только с кембрия переселились в морские бассейны, где и приобрели твердые скелеты. Это предположение не выдерживает критики потому, что в докембрии на суше еще не было растительной жизни, а, следовательно, не было кормовой базы для животных организмов.

Малобудительно и объяснение отсутствия скелетных форм в докембрии, предложенное в 1958 г. Аксельродом, который, резонно отвергая гипотезы предшественников как необоснованные, высказывает предположение, что в докембрии могли существовать скелетные формы, но они обитали лишь в самой мелководной прибрежной зоне и только начиная с кембрия опустились в неритовую зону и ниже, поэтому их скелетные остатки и не сохранились. В кембрийских отложениях Сибирской платформы сохранились даже отпечатки кристаллов каменной соли, образовавшихся на отмелях и затем захороненных осадками. В отложениях мелководной прибрежной зоны („пляжа“) известны отпечатки дождевых капель, не говоря уже о широко распространенных волноприбойных знаках. Поэтому бесследное исчезновение скелетных остатков в такой зоне очень мало вероятно.

Гипотезы другого направления базируются на вероятных отличиях химизма водной и воздушной среды докембрия, по сравнению с палеозоем и более поздними временами, что могло препятствовать формированию известкового скелета: одни авторы предполагали при этом, что в докембрийских морях вода имела кислый состав (сейчас он слабо щелочной); другие объясняли отсутствие растворенной извести в морской воде наличием аммиака; третьи — высоким содержанием углекислоты.

В 1960 г. Дуров объяснил отсутствие скелетов у докембрийских беспозвоночных неблагоприятным соотношением магния к кальцию в водах докембрийских океанов. Это положение обосновано Дуровым наблюдением над образованием накипи в паровых котлах. Твердая накипь образуется лишь в тех случаях когда $Mg : Ca$ менее единицы, при более высоком соотношении (когда магния больше чем кальция) твердая накипь не образуется, а получается лишь илистый осадок — шлам.

Конечно, нельзя проводить полную аналогию между работой парового котла и гораздо более сложной жизнедеятельностью организма, хотя законы химии непреложны и для последней, но соображения Дурова заслуживают внимания. Им приводятся данные, соответствующие фактическим геологическим материалам, о том, что в докембрийских карбонатных породах содержание магния, по отношению к кальцию, было значительно выше, чем в кембрийских, и неуклонно уменьшалось в последующей истории Земли. О последнем убедительно свидетельствуют исследования карбонатных пород Русской платформы, произведенные Виноградовым и др. (1952).

Разнообразные гипотезы, пытающиеся объяснить появление скелетных форм лишь с кембрия, были обстоятельно критически рассмотрены в 1962 г. Шевыревым. Им упомянута и статья Дурова, на которой он подробно не останавливается, по-видимому, не придавая ей существенного значения. В заключении им сказано: „В вопросе о древнейших скелетных организмах существуют до сих пор

еще неясные и просто непонятные моменты, здесь много гипотез и еще очень мало фактов" (с. 53).

После сводки Шевырева в зарубежной печати опубликовано еще несколько статей, посвященных этому вопросу. Чилингер и Бисселл (Chilingar, Bissel, 1963) присоединяются к гипотезе Дурова, соглашаясь, что основной причиной отсутствия скелетных форм животных в докембрии является высокое соотношение магния к кальцию в водах докембрийских морей. Бронниман (Bronnimann, 1966) ссылается на гипотезу, предложенную Беркнером и Маршаллом, которые, для объяснения крупной эволюции в развитии органического мира на рубеже кембрия с докембрием, привлекают внимание к появлению к этому времени ощутимого количества кислорода в атмосфере. По подсчетам указанных исследователей, в начале кембрия количество кислорода достигло 1% от его современного содержания в атмосфере. Эта величина, именуемая точкой Пастера, дает возможность перехода от брожения к окислению, что открыло для организмов огромные возможности развития. Можно полагать, что это способствовало в дальнейшем гораздо более быстрому нарастанию содержания кислорода в атмосфере, достигшего, по подсчету указанных ученых, к началу ордовика уже 10% от современного содержания.

О том, что на рубеже докембрия и кембрия имело место существенное изменение состава водной и воздушной оболочек Земли, в известной мере свидетельствует и такой бесспорный факт, как появление только начиная с кембрия в составе осадочной оболочки земной коры галогенных отложений, в докембрии не установленных (Шатский, 1960; Страхов, 1962).

В связи с появлением в кембрии животных организмов, имеющих твердые скелеты, способные сохраняться в ископаемом состоянии, палеонтология становится наиболее надежной и точной опорой стратиграфии. Примитивные одноклеточные водорослевые и бактериальные организмы, известные с архея, хотя и образовывали в докембрии крупные строматолитовые сооружения и огромные залежи железных руд, но на протяжении сотен миллионов лет они, по-видимому, очень мало изменились, а потому не могут быть использованы в стратиграфии даже для выделения таких крупных единиц, как системы. Поэтому для докембрия основным является метод определения абсолютного возраста, основанный на радиоактивном распаде. Совершенно иное положение начинается с кембрия. Здесь палеонтологический метод вне конкуренции, так как определение абсолютно го возраста, по сравнению с ним, еще очень неточное.

Детальная стратиграфия кембрия в основном опирается на две группы: на археоциат (для раннего кембрия) и на трилобитов; роль других групп в известной мере лишь вспомогательная. В ордовике разнообразие беспозвоночной фауны резко возрастает; в это время достигают расцвета граптолиты, иглокожие, брахиоподы и наутилоид-

деи; впервые появляются и достигают расцвета кораллы (табуляты и ругозы) и мшанки. С палеобиологической точки зрения для ордовика весьма существенно появление первых позвоночных, еще очень редких, бесчелюстных, и начало заселения суши многоклеточными организмами. Ранее при очень низком содержании свободного кислорода (а тем более при его отсутствии) ультрафиолетовое излучение, губительное для многоклеточных организмов, свободно достигало поверхности Земли, а начиная с ордовика, когда содержание кислорода резко повысилось, на границе тропосферы и стратосферы образовался озоновый экран, задерживающий ультрафиолетовое излучение.

В силурийский период, наиболее короткий из всех периодов фанерозоя (продолжительность его оценивается в 30 млн лет, тогда как длительность соседних с ним ордовика и девона около 50–60 млн лет), крупных эволюционных изменений не произошло. В начале силура появились первые рыбы, но по-настоящему они оформились и достигли расцвета позднее – в девоне. Фауна беспозвоночных раннего силура имеет общие черты с ордовикской, а в позднем силуре появляются представители, достигшие расцвета позднее – в девоне.

Для девонского периода характерно начало заселения суши растительностью (псилофитовой), предшественницей пышного расцвета древесной растительности в карбоне, а также появление кистеперых рыб, способных выползать на сушу. Кистеперые известны со среднего девона и считаются предками земноводных позвоночных – амфибий, редкие остатки наиболее древних представителей которых известны с верхов девона, а отдельные немногие формы этой группы существуют и поныне. Любопытна дальнейшая судьба кистеперых. Остатки их известны в карбоне, перми и в мезозое. Но в кайнозое, до недавнего времени, их не встречали, и считалось, что они вымерли. Поэтому полной неожиданностью явилось вылавливание на значительных глубинах Атлантики ныне живущих кистеперых – латимерий. Прогрессивная ветвь кистеперых, выползая на сушу и приспосабливаясь к особенностям условий обитания, стала основоположницей наземных позвоночных, а консервативная ветвь, наоборот, погрузилась в пучины океана, где и нашла себе благоприятную для существования экологическую нишу.

Беспозвоночная морская фауна в девонское время представлена обильными и разнообразными формами. В раннедевонское время встречается еще порядочно „силурийских“ представителей, а в позднем девоне появляются формы, достигающие расцвета в карбоне.

Каменноугольный период – один из наиболее длительных (75 млн лет). На суше он ознаменовался развитием пышного растительного покрова, обусловившего вспышку развития насекомых и крупных позвоночных – стегоцефалов. В середине карбона возникла новая группа позвоночных – рептилий, по-видимому, происшедших от примитивных амфибий – эмболомерных лабиринтодонтов. В карбоне и перми рептилии еще не играют существенной роли; расцвет их

приходится на мезозой, где они сменяют амфибий, являясь ведущей группой позвоночных.

Морская фауна каменноугольных беспозвоночных обильна и разнообразна. Для брахиопод карбона характерны спирифериды и особенно продуктиды, появившиеся значительно раньше, но в это время достигшие наибольшего расцвета. Трилобиты и табуляты в карбоне уже не играют существенной роли. В целом к концу карбона намечается начало вымирания палеозойских родов разных групп беспозвоночных. Вместе с тем в карбоне достигает значительного расцвета впервые появившаяся еще в девоне, очень ценная для стратиграфии ветвь головоногих – гониатиты и аммоны, значение которых еще больше возрастает в перми, а в мезозое прямые наследники этой группы – аммониты являются наиболее ценной группой зональных руководящих окаменелостей.

В пермский период – на суше наибольший расцвет наземной палеозойской флоры при ясном обособлении двух флористических областей: Гондваны в южном полушарии и Ангариды в северном. Среди наземных животных – господство стегоцефалов. Среди морских беспозвоночных, особенно среди брахиопод, крайняя узкая специализация отдельных форм и вымирание в конце перми палеозойских родов.

Граница палеозоя и мезозоя по фауне выявляется отчетливо, хотя абсолютно резкой границы нет даже и в этом случае; единичные роды палеозойских беспозвоночных переходят эту границу, полностью вымирая уже в триасе. Что касается позвоночных, то там тоже нет „абсолютно резкой“ границы. Стегоцефалы еще широко распространены в триасе, хотя в это время их уже начинают вытеснять рептилии, достигающие пышного расцвета в юре и раннем мелу, когда господствовало царство динозавров. Динозавры заняли в мезозое разнообразные экологические ниши на суше, в воде и в воздухе. Отдельные специализированные ветви рептилий стали исходными для млекопитающих и птиц, вытеснивших в кайнозое рептилий из основных экологических ниш.

Древнейшие остатки первых примитивных однопроходных млекопитающих известны начиная с рэта. Их сближает с рептилиями уже то, что они еще не были живородящими, а откладывали яйца, но в отличие от рептилий они кормили вылупившихся из яиц детенышей молоком, выделявшимся еще не через соски, а из многочисленных мелких отверстий в участках „млечных полей“. Представитель таких примитивных млекопитающих – ехидна – существует и поныне в Австралии и в Новой Гвинее.

Птицы обособились, возможно, несколько позднее – их достоверные представители известны лишь с юры. У них еще сохранились некоторые признаки, связывающие их с динозавровыми, в виде наличия челюстей с зубами, коротких подвижных пальцев с ногтями по краю крыла и длинного „динозаврового“, не свойственного ныне

живущим птицам хвоста со многими позвонками, усаженного перьями. Наличие бесспорных перьев на великолепно сохранившихся отпечатках из Золингофена не оставляет сомнений в том, что это не рептилии, которым перья чужды, а птицы.

Последние представители динозавров вымерли в конце мела. Тогда же из морских беспозвоночных вымерли аммониты, что делает границу мезозоя с кайнозоем достаточно четкой.

Примерно на границе мезозоя и кайнозоя (около 60 млн лет назад) уже существовали наши еще весьма отдаленные предки — приматы (типа лемурув). Высшие приматы известны с конца палеогена (30–34 млн лет назад). Первые признаки очеловечения обезьян по находкам весьма примитивных каменных орудий, вернее почти необработанных камней на стоянках датируются 1.75 млн лет назад, а древние люди каменного века — неандертальцы — 300–400 тыс. лет назад.

Какие факторы оказывали главное влияние на эволюцию растительного и животного мира? Основным фактором является время, причем темпы эволюции животного вещества, как называл В.И. Вернадский всю совокупность растительного и животного мира, все время нарастают. Путь от первых простейших одноклеточных водорослевых и бактериеподобных организмов до первых скелетных форм — археоциат, трилобитов и беззамковых брахиопод, растянулся на 2.5 млрд лет, а в дальнейшем — в фанерозое — потребовалось всего около 600 млн лет для того, чтобы через многочисленные этапы эволюции сформировались сложнейшие растительные и животные организмы, в том числе оформившийся в последнюю геологическую минуту (около 20 тыс. лет назад) *Homo sapiens*, начавший в последнее столетие заметно перестраивать поверхность суши по своему усмотрению, к сожалению, не всегда разумно.

Весьма существенным фактором в отношении расселения и эволюции является климатический фактор, обусловивший поясное распределение растительного и животного мира на поверхности Земли, сказывающийся и на особенностях распределения обитателей моря. Но в море картина значительно сложнее; там поясное температурное распределение фауны и флоры мелкоморья сильно искажено теплыми и холодными течениями, захватывающими первые сотни метров, а на абиссальных глубинах температурной разницы между полярными и тропическими бассейнами фактически почти не существует.

В современных морях (и можно полагать, так было всегда) наиболее оживленной ареной жизни является мелкоморье (до глубины 200 м). По данным Л.А. Зенкевича, на абиссальных глубинах в центральных частях дна океана количество планктона и особенно бентоса ничтожное — плотность донной фауны на 1 кв м падает до нескольких миллиграммов, тогда как в мелкоморье у побережий она составляет килограммы, и даже десятки килограммов. Резко различаются и темпы осадконакопления. У побережий за 1000 лет неред-

ко накапливаются десятки сантиметров осадков, а вдали от побережий миллиметры, или даже доли миллиметра. Интересны данные, приведенные Зенкевичем (1961, с. 10) о влиянии климатической зональности на фауну мелкоморья: „В тропической зоне резко преобладает количество видов, а в холодной и умеренной – биомасса. В арктических морях количество видов животных и растений составляет несколько сот или тысяч, а в тропических определяется десятками тысяч. Сравнительно малая биомасса в теплых морях в какой-то мере компенсируется быстротой роста и скоростью размножения”.

Мелкоморье существует в пределах подвижных шельфов формирующихся геосинклинальных областей и в эпиконтинентальных морях, расположенных на устойчивых платформенных участках. Вопрос о том, в каком из этих двух случаев наиболее активно появляются эволюционные изменения организмов, не имеет единого мнения, но, думается, что должен решиться в пользу геосинклинального мелкоморья, где более быстрые темпы физико-географических изменений должны стимулировать более быструю приспособляемость к изменяющейся обстановке условий обитания. Естественно, не следует думать, что быстрота погружений и соответственно темпы осадконакопления, в геосинклинальном мелкоморье почти в десять раз превышающие платформенные, могут оказывать непосредственное влияние на живущие организмы. Темпы эти невелики по сравнению с коротким временем жизни бентосных организмов, но через ряды поколений они могут оказывать свое влияние. Кроме того, у геосинклинальных бассейнов имеется еще одно крупное преимущество по сравнению с эпиконтинентальными – гораздо более прямая связь с удаленными территориями по сравнению с эпиконтинентальными морями, более изолированными. При этом в смысле проникновения иммигрантов существенную роль могут играть омывающие побережья мощные океанические течения, такие как Гольфстрим, Куро-Сиво и другие, способные переселять организмы бентосной фауны, имеющей продолжительную личиночную стадию, на огромные расстояния (вплоть до пересечения, например, Атлантического океана). Появление новых пришельцев, если они окажутся более жизнестойкими в данной обстановке, может привести к смене фауны, а при равных условиях жизнестойкости – стимулировать у прежних обитателей вспышку эволюционного развития, обусловленную усилившейся борьбой за существование.

Есть основание признать, что геосинклинальные бассейны более благоприятны для быстрого темпа эволюции мелководных морских организмов. Этим подчеркивается влияние тектоники на темпы эволюции. Конечно, к этому вопросу не следует подходить с точки зрения катастрофизма. Ни всемирных потопов, ни всесветного осушения континентов в истории Земли никогда не было, и это понятно; так не может на какой-то границе, начиная от границы систем и

кончая границами ярусов и зон, вдруг резко измениться объем водной оболочки Земли. При погружении одних частей суши и захвате их морем, если это достаточно обширные территории, неизбежно произойдет общее понижение уровня мирового океана и осушение других частей мелкоморья, если такое погружение не будет компенсировано одновременным поднятием других континентов, чего отнюдь нельзя исключить.

Такие погружения и поднятия происходят не мгновенно. На суше при самых интенсивных землетрясениях перемещения по разрывам редко превышают 1 м. На морском дне амплитуда более значительная. Например, во время Токийского катастрофического землетрясения в 1924 г. дно соседнего залива погрузилось на десятки метров. Это уже могло обусловить изменение состава донной фауны погрузившегося участка, но сам такой участок слишком невелик, чтобы оказать влияние на донную фауну соседней, не погрузившейся прибрежной зоны.

Несмотря на то, что амплитуда одноразовых перемещений на суше значительно меньше, чем на морском дне, длительно повторяющиеся перемещения могут в сравнительно короткий в геологическом смысле срок вызвать весьма существенные изменения. Высочайшие горные хребты Центральной Азии (Гималаи, Каракорум, Кунь-Лунь, Тянь-Шань), созданные как таковые на протяжении последних миллионов лет, стали непреодолимой преградой для теплых воздушных течений с Индийского океана, что обусловило резкую континентальность и суровость климата даже в умеренных широтах Сибири и повлекло за собой оформление изменившегося растительного и животного населения.

В рассмотренном случае тектоника произвела далеко не полную климатическую изоляцию, так как сохранилось свободное сообщение Сибири с европейской частью СССР, в фауне и флоре которых много сходного и даже общего. Такая изоляция привела, однако, к вымиранию на территории Сибири широколиственных древесных растений, существовавших там в неогене (липа, дуб и др.), и, хотя они живут буквально рядом — на Урале, вновь проникнуть в Сибирь они уже не смогли.

Гораздо большее воздействие на растительный и животный мир оказывает полная географическая изоляция, которая ведет к появлению эндемичных форм, в целом замедляя темп эволюционного развития. Очень ярким примером такого рода может явиться животный мир Австралии, отделенной от остальной суши донеогеновым погружением ниже уровня океана обширного пространства к юго-востоку от современных границ Азии. В результате этого, не получая притока эволюционно развивающихся на огромных пространствах Старого Света млекопитающих, животный мир Австралии оказался законсервированным, что называется, на уровне миоцена. (Конечно, современные кенгуру отличаются от сумчатых миоцена, но все же они

остались, как и те, сумчатыми). Когда в конце XIX столетия европейцы завезли в Австралию кроликов – безобидных и беззащитных животных, но лучше приспособленных к жизни, чем сумчатые, то кролики, пользуясь отсутствием там регулирующих их прирост хищников, в короткий срок невероятно расплодились и буквально стали стихийным бедствием, уничтожая огороды и посевы, а также кормовые угодья сумчатых, что грозит привести к вымиранию последних, если человек, нарушивший существовавшее там равновесие, не вмешается в это.

Изоляция Южной Америки от Северной (в миоцене Панамского перешейка не существовало) обусловила сохранение там до наших дней значительного количества древних примитивных млекопитающих, в Северном полушарии давно вытесненных более высоко организованными и более приспособленными к борьбе за существование млекопитающими.

Еще более осязаемый и быстрый эффект дает изоляция морских бассейнов. В миоцене Панамского перешейка еще не существовало, поэтому воды Карибского моря имели прямое соединение с Тихим океаном. Это позволяет полагать, что тогда в шельфовой зоне Карибского моря и Тихоокеанского побережья имелось достаточное количество общих форм беспозвоночных. Затем возник Панамский перешеек и, очевидно, типичная для Тихоокеанского шельфа мигрирующая донная фауна очень быстро вытеснила там „карибские“ формы, так как в настоящее время при достаточном обилии и разнообразии имеющих скелет беспозвоночных по обе стороны Панамского перешейка (на Карибском шельфе 517 видов, на Тихоокеанском – 805) общих форм между ними ничтожно мало – всего 24 вида.

Из сказанного ясно, что тектоника косвенно способна оказывать иногда очень существенное влияние на особенность расселения жизни на Земле. Отсюда, однако, не следует делать вывода, что крупная тектоническая фаза обязательно влечет за собой существенное изменение в жизни на Земле. Приходится повторить, что всемирных катастроф никогда в геологической истории Земли не было. Ныне вулканические проявления и землетрясения локализованы в ограниченных зонах, вне которых их проявления фиксируются лишь чувствительнейшими сейсмографами; так, вероятно, было всегда; такие активные зоны перемещались в пространстве, но повсеместно одновременно никогда не существовали. Следовательно, у растительного и животного мира в фанерозое, когда жизнь на Земле стала интенсивно развиваться и эволюционировать, за исключением ничтожного процента „катастрофических зон“, всегда имелись огромные пространства для нормального существования и эволюционного развития организмов, скелетные остатки которых, погребенные в различных слоях земли, являются наиболее надежной основой относительной геохронологии.

- В е р н а д с к и й В.И. История минералов земной коры, т. 2. - В кн.: История природных вод, ч. 1, вып. 1. М., 1933.
- В е р н а д с к и й В.И. Биосфера. Избранные труды по биохимии. М., 1967.
- В и н о г р а д о в А.П., Р о н о в А.Б., Р а т ы н с к и й В.М. Изменение химического состава карбонатных пород Русской платформы. - Изв. АН СССР, сер. геол., № 1, 1952.
- Д у р о в С.А. О возможной причине отсутствия известковой функции организмов в докембрии. - Тр. Новочеркас. политехн. ин-та, т. 98, 1960.
- З е н к е в и ч Л.А. Исследования мирового океана („Знание“, сер. XII) - „Геол. и геогр.“, 1961, № 11.
- Н а б о к о С.И. и С и л ь н и ч е н к о В.Г. К вопросу о метаморфизме гидротермальных растворов и вулканогенных пород при их взаимодействии. - Тр. лабор. вулканол. АН СССР, 1960а.
- Н а б о к о С.И. и С и л ь н и ч е н к о В.Г. К вопросу о роли углекислого газа в поствулканическом процессе. Там же, 1960б.
- О п а р и н А.И. Вселенная и жизнь. - „Природа“, 1961; № 7.
- Р а н к а м а К. Геологические данные о химическом составе докембрийской атмосферы. - В кн.: Земная кора (перевод). М., 1957.
- С т р а х о в Н.М. Этапы развития внешней геосферы и осадочного породообразования в истории Земли. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1962, № 12.
- Ш а т с к и й Н.С. Парагенезы осадочных и вулканогенных пород и формаций. - Изв. АН СССР, 1960, № 5.
- Ш е в ы р е в А.А. Проблема происхождения раннекембрийской фауны. - Палеонт. журн., 1962, № 4.
- Ш и н д е в о л ь ф О.Г. О докембрийских окаменелостях. - „Новости зарубежной геологии (Изд. ВСЕГЕИ)“, 1961, № 1/121.
- Я к о в л е в Н.Н. Планктон-основа развития морской фауны. - „Природа“, 1960, № 1.
- A x e l r o d D.L. Early Cambrian marine fauna. - Science, 1958, vol. 128, No 3314.
- B a r g h o o r n E l s o S., S c h o p f I. W i l l i a m. Microorganisms three billion years old from the Precambrian of South Africa. - Science, 1966, vol. 152, No 3723.
- B r o n n i m a n n P a u l. Palaeontologische Überlieferung und Faunenschnitte. - Arch. Sci., 1966, t. 19, No 1.

Chilingar G.V., Bissel H.I. Note on possible reason for scarcity of calcareous skeletons of invertebrates in Praecambrian formations. - J. Paleont., 1963, vol. 37, No 4.

А.И. Толмачёв, И.А. Ильинская, В.А. Самылина

ДОСТИЖЕНИЯ СОВЕТСКОЙ ПАЛЕОБОТАНИКИ ЗА 50 ЛЕТ (1917-1967)

История отечественной палеоботаники почти целиком укладывается в рамки советской эпохи. До революции первые шаги в познании ископаемых растений нашей страны были сделаны рядом крупных исследователей, занимавшихся изучением растительных остатков наряду с другими работами, - И.Ф. Шмальгаузен, К.Э. Мерклин, А.Н. Красновым, М.Э. Янишевским. Значительные палеоботанические материалы из различных, отчасти трудно доступных районов России, собиравшиеся по ходу геологических исследований, вынужденно направлялись для обработки за границу и изучение их нередко затягивалось на длительное время. Только уже в текущем столетии начались планомерные палеоботанические исследования трех корифеев отечественной палеоботаники - М.Д. Залесского, И.В. Палибина и А.Н. Криштофовича. С именем первого из них связано и создание старейшей в нашей стране палеоботанической лаборатории в составе Геологического комитета.

Начиная примерно с 1920 года, с развертыванием геологических исследований и охватом ими более широких, чем прежде, пространств, перед палеоботаникой выдвигаются большие задачи, связанные в частности с уточнением стратиграфии угленосных отложений различных частей страны. Ответом на это и становится постепенное, но в сравнении с прошлым быстрое развитие советской палеоботаники. Развитие это протекало в обстановке, исключавшей возможность привлечения к участию в работе иностранных ученых. Вначале оно осуществлялось усилиями очень ограниченного круга исследователей, затем наступил период более быстрого приумножения сил. Но - это надо подчеркнуть - диспропорция между потребностями в производстве палеоботанических исследований и человеческими силами, обеспечивающими их выполнение, сказывалась и на протяжении последующих десятилетий, да ощущается и в настоящее время.

Из деятелей отечественной палеоботаники мы должны, прежде всего, с благодарностью отметить имена М.Д. Залесского, И.В. Палибина, А.Н. Криштофовича, М.Ф. Нейбург, В.Д. Принаду, М.И. Брик, В.И. Баранова, Л.М. Кречетовича, П.А. Никитина, А.В. Ярмоленко, К.К. Шапаренко, Е.Н. Кара-Мурза, Н.В. Пименову, Н.А. Шведова,

внесших много в познание прошлого растительного мира нашей страны. Велик вклад в развитие палеоботаники и ныне здравствующих советских ученых, дать даже беглое перечисление которых мы не имеем возможности: в этом яркое отражение роста наших сил.

Что касается до возможной периодизации истории советской палеоботаники, то она довольно легко поддается разделению на два периода: время с 1918 (1920) по 1940 (1941) гг. и время от 1945 г. до наших дней, разделенные периодом Великой Отечественной войны, с которым связана определенная заторможенность работы и тяжелые человеческие потери и на нашем участке фронта науки. Новейший, послевоенный период характеризуется широким разворотом палеоботанических исследований, созданием ряда новых палеоботанических лабораторий, значительным усилением кадров палеоботаников. Но задача приумножения наших сил, преодоления продолжающегося существовать разрыва между накоплением и научным освоением палеоботанических материалов сохраняет остроту и в настоящее время.

Развитие палеоботанических работ в послеоктябрьский период характеризуется широким внедрением в исследовательскую практику новых приемов изучения палеоботанического материала. Среди них надо в первую очередь отметить применение палинологического метода, занявшего особенно прочное положение в комплексе работ по биостратиграфии. Пионерами внедрения палинологии в изучение истории растительного мира нашей страны сначала в приложении к четвертичным отложениям были В.Н. Сукачев и В.С. Доктуровский. Развитие палинологических исследований значительно расширило представления о растительном мире прошедших эпох путем вовлечения в сферу поддающихся изучению данных о растениях, произраставших в условиях, не обеспечивающих сохранения их макроскопических остатков, а особенно путем изучения спор и пыльцы из отложений, рассматривавшихся раньше как „палеонтологически немые“, а ныне получающих иногда достаточно подробную ботаническую (палинологическую) характеристику. В тех случаях, когда палинологические исследования и изучение ископаемых растений по другим их остаткам сочетаются друг с другом, мы получаем особенно интересные результаты.

Большие перспективы имеет применение к ископаемому материалу эпидермально-кутикулярных исследований, позволяющих, с одной стороны, разграничивать внешне сходные объекты (например, отличать листья саговников от листьев беннеттитовых), а с другой — очерчивать реальные границы видов внутри групп растений, характеризующихся большой вариабельностью листьев. Соответствующая методика, впервые примененная у нас В.Д. Принадой еще в конце 20-х годов, получила широкое применение только начиная с 50-х

годов, преимущественно при работах с мезозойскими и палеозойскими растительными остатками.

Для изучения водных флор и решения вопросов биостратиграфии, в частности, кайнозойских отложений, выдающуюся роль сыграла разработка В.С. Порецким и его сотрудниками методов диатомового анализа.

Большое значение для углубленного познания кайнозойских флор, повышения надежности определений их систематического состава имело развитие палеокарпологических исследований, начатых у нас П.А. Никитиным и продолжаемых его последователями. Внедрение палеокарпологического метода способствовало значительно повышению точности определений ряда растений прошлого и существенно пополнило наши знания о составе ископаемых флор.

Определенные шаги сделаны и в анатомическом изучении ископаемых древесин, хотя перспективы соответствующих исследований, бесспорно, значительно более широки, чем то, чего нам пока удалось достигнуть.

Работы, направленные на углубленное освещение отдельных систематических групп растений, занимают в деятельности советских палеоботаников подчиненное положение по сравнению с палеофлористическими исследованиями. Из того, что сделано за рассматриваемый период, надо в первую очередь отметить результаты исследования М.Ф. Нейбург остатков листостебельных мхов из пермских отложений Ангариды. Мхи пермского времени оказываются достаточно близко родственными современным *Bryales* и *Sphagnales* и могут быть отнесены к этим порядкам. Вместе с тем устанавливаются черты сходства *Protosphagnum* и пермских *Bryales*, чем по-новому освещается вопрос о филогенетических связях между важнейшими группами мхов. Мхи, как установила Нейбург, играли существенную роль в образовании растительного покрова позднепалеозойской Ангариды. В связи с этим отсутствие отражения их роли в большинстве докайнозойских осадков должно быть объясняемо не тем, что мхи лишь недавно заняли видное место в растительности определенных областей земного шара, а какими-то иными, скорее всего тафономическими причинами. Можно надеяться, что целенаправленные поиски остатков мхов приведут к преодолению многих пробелов в наших знаниях о них и к надлежащему освещению истории этой группы растений. Достоинно внимания описание остатков печеночников из каменноугольных отложений Карагандинского бассейна.

Видное положение, занимаемое в растительном покрове далекого прошлого представителями различных групп папоротникообразных (в широком смысле), обуславливает большое внимание, уделявшееся им исследователями палеозойских растительных остатков.

Но большая часть посвященных им работ, внеся много нового в освещение палеозойских флор нашей страны в чисто таксономическом и флористическом плане, не затрагивала более общих, принципиальных вопросов систематики. В этом плане можно, пожалуй, выделить новое освещение морфологии рода *Pleuromeia* (Нейбург), анатомические исследования некоторых членистостебельных (Н.С. Снигиревская), восстановление облика некоторых каламитов (Е.О. Новик), ранее известных по разрозненным остаткам различных органов. Большое значение для позднейших работ по изучению спор имеет извлечение спор некоторых папоротникообразных непосредственно из спорангиев определенных растений.

В ряде работ по древним голосеменным вносится немало нового в познание родового и видового состава соответствующих групп. Как открытие принципиального значения следует отметить описание систематически обособленного и, по-видимому, очень самобытного рода *Vojnovskya* из пермских отложений Печорского бассейна. Заслуживают внимания предложения об ограничении объема группы гинкговых путем исключения из нее родов *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*.

В отношении покрытосеменных наибольший интерес представляет, пожалуй, описание многочисленных остатков их, имеющих раннемеловой возраст, т.е. отражающих этапы истории этой группы растений во времена, предшествовавшие ее расцвету и занятию ею преобладающего положения во флорах земного шара. Описание многих десятков раннемеловых покрытосеменных, отражая значительную дифференциацию этой группы уже до середины мелового периода, подкрепляет убеждение ряда ботаников-неонтологов в большой древности ее и окончательно снимает самую надобность в поисках объяснения так называемого „внезапного появления“ покрытосеменных в середине мела. Можно спорить о том — чем обусловлена и как осуществлялась та перестройка растительного покрова, которая привела в основном в позднемеловое время к коренному изменению соотношений между главнейшими группами наземных растений. Но при этом должно не забывать, что перестройка эта, знаменующая начало кайнофита и становление покрытосеменных как систематической группы — явления сугубо одновременные, отделенные друг от друга интервалом во многие десятки миллионов лет.

Существенным моментом в изучении древних покрытосеменных становится отказ от попыток „втискивания“ в рамки современных родов всех описываемых форм, т.е. признание большего своеобразия ранних этапов развития этой группы растений, — вывод, который не могут не приветствовать ботаники-филогенетики.

Для изучения семенных растений большое принципиальное значение имеет опыт создания ряда систематических монографий, охватывающих как палеоботанические материалы, так и современный

видовой состав соответствующих родов. Пионером этого типа исследований явился у нас покойный К.К. Шапаренко.

За истекший период опубликованы два фундаментальных справочных издания, подведших итоги изучения ископаемых растений СССР. В „Каталоге растений ископаемой флоры СССР“ А.Н. Криштофовича были собраны все названия ископаемых растений, опубликованные по 1932-1934 гг. В 14-м и 15-м томах „Основ палеонтологии“, созданных коллективом примерно семидесяти специалистов под редакцией В.А. Вахрамеева и А.Л. Тахтаджяна, дана характеристика всех видов и вышестоящих систематических групп, обнаруженных на территории СССР в ископаемом состоянии, опубликованных до 1959 г.

Исследования палеофлористические занимали и занимают ведущее положение в работе советских палеоботаников. Они издавна служили опорой стратиграфии континентальных отложений, и их усиленное развитие в немалой мере связано с возросшими требованиями практики. Вместе с тем, развитие геологических и связанных с ними палеофлористических исследований в различных районах нашей страны сопровождается раскрытием закономерностей пространственной дифференциации флор, выяснением различий в ритме и темпе их развития. С этим неразрывно связана характерная для советской палеоботаники тенденция к широким палеофитогеографическим обобщениям, развиваемым в непосредственной связи с изучением ископаемых флористических комплексов.

Результаты палеофлористических работ, проделанных в советский период, весьма значительны, и попытка дать в краткой форме даже беглый обзор того, что сделано за 50 лет, превратила бы его в механическое перечисление авторов и объектов их работ. Мы остановимся, поэтому, лишь на некоторых главнейших достижениях в этой области.

Флоры девонских отложений изучались в пределах Русской платформы, в Казахстане, на юге Сибири. Повышенный интерес представляют исследования А.Р. Ананьева, посвященные псилофитам сибирского девона.

Флоры позднего палеозоя (карбон и пермь) служили объектами многочисленных разносторонних исследований. Наряду с продолжением работ по карбону Донецкого бассейна, надо выделить изучение флор угленосных отложений Караганды, Кузнецкого и Печорского бассейнов. Исследованиями Г.П. Радченко выявлено большее, чем еще недавно считалось, своеобразие систематического состава ряда каменноугольных флор СССР. Были выделены новые роды раннекаменноугольных лепидофитов, членистостебельных. Существенные

данные получены в отношении кордаитов, в частности на территории древней Ангариды. Все эти данные легли в основу дифференцированной характеристики ряда флористических комплексов, развития представлений о неоднородности как общего характера растительного покрова, так и систематического состава флор карбона обширных пространств территории СССР. Не вызывает сомнений, что в пространственной дифференциации растительного покрова северной Евразии проявляются основные закономерности зонального распределения растительности. Неясен пока вопрос о проявлении этих закономерностей в девоне. Подчеркнем — речь идет именно о том, как, в какой форме и с какой отчетливостью проявлялись они в распределении растений и растительности девона, ибо вопрос о приложимости закона зональности к любому периоду геологической истории в общей форме едва ли нуждается в обсуждении.

В этой связи, однако, напомним о более ранних реконструкциях условий позднего палеозоя. Если построения, исходившие из убеждения о связи процессов угленакопления с тропическими условиями, включавшие поиски на этой основе позиции экватора в различные эпохи, можно считать просто неудачными, то реконструкции А.Н. Криштофовича, включавшие представления о зональной дифференциации позднепалеозойских флор Евразии, к настоящему времени уже заметно устаревшие, были для своего времени весьма прогрессивными.

Много нового было внесено в последние десятилетия в познание пермских флор Ангариды, в частности Печорского и Кузнецкого бассейнов. Зональная и региональная дифференциация пермских флор прослеживается теперь с достаточной ясностью. Дискуссионным остается вопрос о связях ангарских флор с флорами Гондваны. С одной стороны, старые определения ряда палеоботанических находок как остатков растений, относящихся к гондванским родам *Glossopteris* и *Gangamopteris*, опровергаются позднейшим переисследованием материала; с другой, констатируется принадлежность к *Glossopteris* части образцов, определявшихся как *Pursongia*; устанавливается наличие в пермских отложениях Печорского и Кузнецкого бассейна, считавшегося специфически гондванским, рода *Varakaria*. Похоже на то, что и не разделяя взглядов М.Д. Залеского, в какой-то степени преувеличивавшего значение „гондванских“ черт в пермских флорах северной суши, мы не должны скидывать со счета свидетельства наличия флорогенетических связей между Ангаридой и Гондваной.

Большие достижения имеются в области изучения мезозойских флор Советского Союза, в частности Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии. Наши представления о растительном мире мезозоя теперь неизмеримо полнее, чем они были лет тридцать назад, когда

подводились итоги их изучения за первые десятилетия существования Советской власти. Для иллюстрации этого сопоставим две итоговые работы по нашему мезозою – монографии А.Н. Криштофовича „Ангарская свита, Байкальский отдел“ (1938) и В.А. Вахрамеева „Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции того времени“ (1964). Сводка Криштофовича, исчерпывающая для своего времени, включала данные примерно о двух сотнях видов растений, остатки которых были описаны из триасовых, юрских и меловых отложений Сибири (включая Дальний Восток) и Средней Азии. Сводка Вахрамеева охватывает большее пространство – Евразию в целом, но не включает данных о растениях триаса. В ней приводятся данные уже о двух тысячах видов растений!

Естественно, что опорой для подобных сводных работ служат более узко-региональные исследования. Из них можно отметить работы различных авторов по мезозою Средней Азии, Казахстана, Чулымо-Енисейского района, Прибайкалья, Якутии, Приамурья, Сахалина и др. В своей совокупности они дали много нового для познания мезозойских растений и тех пространственно дифференцированных флористических комплексов, существование которых отражается палеофлористическим районированием. Намеченное в некоторых основных чертах в трудах Криштофовича и Принады, оно было на новой фактической основе развито Вахрамеевым, установившим для времени от позднего триаса до раннего мела включительно существование в пределах Евразии двух основных флористических областей – Индо-Европейской и Сибирской, в рамках которых продолжалось развитие флор, соответственно Евразийской и Ангарской областей раннего мезозоя.

Оглядываясь на еще более отдаленное прошлое, мы замечаем определенные черты сходства в подразделении на палеофлористические области мезозойской и позднепалеозойской суши. В этом, конечно, находит отражение обусловленность пространственной дифференциации растительного покрова разных времен одними и теми же общими законами, а также и такие региональные феномены, как устойчивость существования Ангарского континента как обширной и целостной внутропической суши, с неизбежной для нее сезонной дифференциацией климатов, способствовавшей проявлению некоторых „северных“ его черт даже и в теплые периоды истории Земли.

Большой интерес представляет констатация Вахрамеевым существования в поздней юре и раннем мелу обширного и в общем целостного аридного пояса, охватывавшего юг Европы, Кавказ, Среднюю Азию, т.е. лежавшего в тех пределах, где аридность климата проявляется на обширных пространствах и ныне. В этом мы вправе видеть важное свидетельство в пользу признания устойчивости соотношений между природными зонами, существующими теперь начиная по меньшей мере с мезозоя. (Оговоримся, речь идет, разумеется, не о современных зонах как таковых, а об основных ли-

ниях зональной дифференциации ландшафтов, подчиненной соляной зональности климатов, и о тех соотношениях между зонами, которые непосредственно определяются широтным положением различных частей суши).

Сравнительное изучение позднемезозойских флор северной Евразии создает в ряде случаев впечатление, что развитие их в высокоширотных частях суши в некоторых отношениях отставало от развития флор более южных пространств, где, в частности, раньше намечилось выдвижение на первый план покрытосеменных растений. Вместе с тем, длительное сохранение реликтов мезофита определенно констатируется в позднемеловых флорах тихоокеанского побережья, где оно может объясняться, с одной стороны, океаническим характером климатических условий, а с другой, возможно, и географической изоляцией (хотя бы временной) отдельных частей суши (например, на Сахалине).

В исследовании третичных флор СССР весь довоенный период характеризуется интенсивным накоплением фактических материалов. Исследования в таких районах, как Средняя Азия, Восточный Казахстан, Западная Сибирь, Камчатка проливают новый свет на вопросы истории растительного мира. Ориентировка в этом материале приводит А.Н. Криштофовича к выводу о своеобразии хода развития флор северной Азии и к имеющему более широкое значение выводу о гетерохронии гомотаксальных флор. Ряд авторов выступает с монографиями, посвященными третичным флорам отдельных районов.

Существенное значение имеет развитие работ старейшей палеоботанической ячейки – в бывшем Геологическом комитете – и создание новой ячейки, с более выраженным биологическим направлением в Ботаническом институте Академии наук СССР. Организованная до Отечественной войны под руководством И.В. Палибина, она в военные годы перестала существовать, но затем была воссоздана в 50-х годах под руководством А.Н. Криштофовича, а после его смерти – А.Л. Тахтаджяна. Сейчас она является наиболее многогранным палеоботаническим коллективом в СССР. Новая палеоботаническая лаборатория создана и в Геологическом институте Академии наук СССР. Налаживаются, хотя и в меньшем объеме, палеоботанические исследования в научных учреждениях так называемой периферии. Большое значение для познания третичных флор приобретает распространение на них палинологических исследований, вскрывающих как особенности флор ранее не освещенных в этом отношении районов, так и определенные черты изучавшихся другими методами флористических комплексов, не отраженные сохранившимися макроскопическими остатками растений. Данные палинологии расширяют познание древних флор за счет материалов по растительности водораздельных пространств, а применительно к гористым

районам — растительных поясов, занимающих положение выше основных мест накопления осадков.

Существенной негативной чертой довоенного периода развития палеоботаники (и это относится не только к третичным флорам!) является отставание полного научного освоения и особенно публикаций палеоботанических материалов, от их накопления. Поэтому в послевоенные годы усилия были направлены не только на восстановление и расширение палеоботанических исследований вообще, но и специально на преодоление указанного отставания. В этом плане большое значение имеет организация специальной палеоботанической серии трудов Ботанического института, в которой публикуются крупные труды советских палеоботаников. Как пример крупной монографии назовем обобщающую работу по олигоценовой флоре горы Ашутас, дающую наиболее полное представление о флоре определенной эпохи. Кроме того, в этой работе последовательно осуществлен важный для всякой систематики принцип типизации видов, позволяющий преодолевать анархию в наименовании (а тем самым и в познании) ископаемых растений. Из монографических палеофлористических работ новейшего времени можно отметить «Плиоценовую флору Кодора» А.А. Колаковского, «Сарматскую флору Крынки» А.Н. Криштофовича и Т.Н. Байковской, описания полтавских флор Павлодарского Прииртышья, Бадхыза, гренландских флор Тастаха, Рарыткина, Пенжины, тургайских флор Приаралья, Башкирии и Прикарпатья, близких к ним флор различных районов Дальнего Востока и т.д. Внимания заслуживают вообще многие тщательно выполненные палеофлористические исследования, в своей совокупности неизмеримо повышающие уровень наших знаний о растительном мире относительно недалекого прошлого территории нашей страны.

Обилие специальных работ порождает необходимость сведения воедино и научного обобщения их результатов. В этой связи следует упомянуть труд В.И. Баранова «Этапы развития третичной флоры СССР», палеоботаническую часть «Основ палеонтологии».

С изучением третичных флор СССР по преимуществу связан ряд обобщающих работ палеофитогеографического характера. Из них следует, прежде всего, назвать прекрасную работу И.В. Палибина по истории развития растительного покрова Арало-Каспийской области. Далее следует ряд работ А.Н. Криштофовича, освещающих ход развития флор всей внетропической Евразии на протяжении палеогена (собственно, частично и позднего мела) и неогена. Их основные выводы принадлежат к числу положений, нашедших наиболее широкий отклик в трудах как палеоботаников, так и фитогеографов. Представление о флорах гренландских и гелинденских, тургайских и полтавских, равно как и о соответствующих флористических областях (применявшееся к ним первоначально обозначение «флористические провинции» преуменьшало их значение как единиц ботанико-географического районирования) прочно вошло в литературу и часто служит

исходной базой для рассмотрения вопросов истории флоры той или иной части нашей страны. Естественно, что эти построения подвергаются и критике, острине которой, однако, чаще бывает направлено не против их основных линий, а против попыток упрощенного понимания, в частности, взаимоотношений между синхронными флористическими комплексами в ходе флорогенеза на том или ином конкретном пространстве.

Существенно, что в ходе разработки вопросов истории развития третичных флор Евразии последовательно усиливалось собственно палеоботаническое обоснование палеофитогеографических построений. В связи с этим, например, отпадает ориентация на палеогеографические схемы, связанные с принятием теории перемещения полюсов, и закрепляется убеждение в подчиненности зональной дифференциации растительного покрова в палеогене и неогене ориентированной так же, как на современной градусной сетке. А это неизбежно приводит к выводу, что глубокие изменения состава и общего характера растительного покрова внетропических пространств северного полушария обусловлены не механическим перемещением зон, подчиненным перемещению полюсов, а более глубокой перестройкой условий его развития, определяемых в конечном счете взаимодействием земных и соляных факторов.

Естественно, что принятие определенных основ палеофитогеографического районирования для минувших времен не только допускает введение в него тех или иных коррективов, но предполагает и работу по его детализации. В частности, палеофитогеографические построения И.М. Покровской и ее сотрудников, опирающиеся на палинологические данные, дают более детальную картину расчленения северо-евразийской суши на флористические провинции. Отметим для примера, как весьма существенную черту этих построений, установление своеобразного хода развития флор Дальнего Востока, выделяющихся уже с отдаленных времен повышенной сложностью своего систематического состава. Вовлечение в орбиту изучаемого данных о флоре различных высотных поясов, отражаемой нередко только палинологической документацией, приводит к более дифференцированным представлениям о растительности гористых областей, отчасти выясняя как бы предысторию растительных комплексов, получающих в дальнейшем более широкое распространение.

Принципиальное значение имеет стремление ряда палеоботаников проследить не только региональную (или зональную) дифференциацию флор прошлого, но вскрыть и формационные связи между отдельными компонентами ископаемых флористических комплексов. Толчком для проведения формационного их анализа послужили и теоретические соображения, и разработка некоторых вопросов ботанической тафономии (пока еще очень недостаточная), и расхождение между флористическими списками, составленными по макроскопическим растительным остаткам и по палинологическим данным,

и признаки разной дальности переноса совместно захороненных остатков, и другие данные. Прошло время, когда на основании списка многочисленных и очевидно разнообразных по своей экологии древесных пород, существование которых нашло отражение в составе той или иной ископаемой „флоры“, делались попытки представить себе сверх-сложные по составу древостои минувших эпох. И мы склоняемся постепенно к известному приближению представлений о лесах прошлого к сопоставимой с современностью картине чередования различных (как сложных, так и более однородных по видовому составу) фитоценозов, приуроченных к различным типам местообитаний, отражающего различия в экологии компонентов разных растительных сообществ.

С большей долей уверенности в верности результатов подобных реконструкций они делаются в отношении третичных флор. Однако и применительно к флорам палеозоя попытки реконструкции вероятного распределения разных по экологии растений по различным типам местообитаний и образования ими разных по составу и структуре растительных сообществ выглядят весьма многообещающими.

Говоря о научно-теоретических достижениях советской палеоботаники, нельзя не упомянуть о представлениях Криштофовича о полихронных флорах (лучше, пожалуй, говорить о полихронных типах флор), дающих освещение некоторых основных вопросов ритма развития растительного покрова Земли и эволюции растений. В этой области, как нам кажется, перед палеоботаниками открываются заманчивые перспективы новых обобщений и открытий.

В целом, за годы советской власти палеоботанические исследования развернулись в СССР настолько широко, что советская палеоботаника, получившая от дореволюционной России весьма скромное наследство, ныне занимает почетное место в мировой палеоботанической науке как в отношении накопления фактических материалов, так и в методическом и научно-теоретическом отношении.

Мы не пытаемся охватить в нашем обзоре данные о достижениях в области изучения новейших этапов истории растительного мира нашей планеты — флор и растительности четвертичного периода. Материалы, накопленные в этой области, и соответствующие обобщения заслуживали бы особого рассмотрения.

В обзоре, посвященном достижениям советской палеоботаники, мы не имеем возможности подробно проанализировать недостатки нашей работы. Некоторые из них следует, однако, отметить, имея в виду, что от их устранения должно в значительной мере зависеть приумножение дальнейших успехов.

Прежде всего, это — довольно частое еще отставание научно-го освоения палеоботанических материалов от их накопления в ходе геологических исследований. Задерживается и опубликование законченных палеоботанических трудов. Между тем в сегодняшних условиях, когда круг лиц, занимающихся изучением палеоботанических материалов, достаточно широк, своевременное опубликование результатов исследований и ликвидация накопившейся в этой области задолженности приобретают важное значение. Особенного внимания заслуживает высококачественная публикация иллюстративного материала. Вызывает тревогу получившее широкое распространение пренебрежительное отношение к хранению палеоботанических коллекций. Они заслуживают не меньшего внимания, чем гербарии современных растений. Однако мы в этом отношении отстаем от других стран. Между тем ценность палеоботанических материалов особенно высока ввиду их невозможности в случае утраты. Отрицательные последствия имеет в определенных случаях разобщенность усилий палеоботаников, работающих различными методами. Для создания правильных представлений о растительном покрове прошлого и лучшего решения биостратиграфических задач критическое обобщение материалов исследований различных как по характеру самих объектов, так и по приемам их изучения может иметь очень большое значение. Здесь, как и в других случаях, повышение ботанического уровня исследований является необходимой предпосылкой лучшего выполнения палеоботаникой и ее „обслуживающих“ функций по отношению к геологии.

Наконец, значительные успехи, достигнутые в отношении усиления палеоботанических кадров, не должны заслонять недостатков в постановке дела их подготовки. Вопрос этот заслуживает особого рассмотрения, но важность скорейшего решения его должна быть подчеркнута.

В.В. Друщин

ПОЛВЕКА СОВЕТСКОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В первые годы после Октябрьской революции в молодой Советской республике большое внимание было уделено развертыванию геологопоисковых и геологоразведочных работ, поискам и открытию новых месторождений полезных ископаемых. Научной базой для постановки и решения этих проблем служило геологическое картирование, основанное на комплексных геологических исследованиях. Поэтому одновременно с развитием наук геологического цикла большое внимание было уделено палеонтологии.

Палеонтология в дореволюционной России развивалась под влиянием передовых идей Ч. Дарвина, основоположника эволюционной биологии и палеонтологии. Ею занимались геологи (около 50 человек), работавшие в Геологическом комитете, в Академии наук и на кафедрах высших учебных заведений - в Ленинградском Горном институте и Московском, Ленинградском, Харьковском, Казанском, Томском и Новороссийском (Одесском) университетах.

В 1916 г. по инициативе Н.Н. Яковлева, М.Д. Залесского, А.А. Борисяка, А.Н. Рябинина, М.Э. Янишевского было создано Русское палеонтологическое общество, проект устава которого подписали 51 палеонтолог, зоолог, ботаник и геолог. На торжественном открытии палеонтологического общества, состоявшемся 22 апреля 1916 г. Н.Н. Яковлев изложил современные задачи палеонтологии и палеонтологического общества, подчеркнув, что палеонтология относится к циклу биологических наук, но теснейшим образом связана с геологией, поскольку от геологии она получает фактический материал и хронологию. Геология, в свою очередь, использует данные палеонтологии для разработки стратиграфии. Поэтому в геологии в первую очередь развивается стратиграфическая палеонтология. Между тем перед палеонтологией стоят свои специфические палеобиологические задачи и она является вполне самостоятельной наукой.

После Октябрьской революции в развитии палеонтологии наступил качественно новый период, который можно разделить на три этапа: до 1930 г., от 1930 г. до конца Великой Отечественной войны, от 1945 г. до наших дней.

Первые шаги советской палеонтологии (первый этап)

Преодолевая все трудности, отбивая атаки внешних и внутренних врагов, молодое советское государство под руководством В.И. Ленина начало строительство нового общества. В марте 1918 г. советское правительство предложило Академии наук начать исследования естественных богатств страны, и уже в апреле на заседании Совета народных комиссаров было принято решение о финансировании соответствующих работ Академии.

Геологическому комитету были поручены все геологические и геологоразведочные работы общегосударственного значения, для чего были организованы региональные отделения и была создана палеонтологическая секция, которую до 1930 г. возглавлял А.А. Борисяк.

В Московском и Петроградском университетах в 1919 г. были созданы кафедры палеонтологии, на заведование которыми в Москве была приглашена М.В. Павлова, а в Петрограде - М.Э. Янишевский, возглавлявший кафедру до последних дней своей жизни (1950). К концу 20-х годов в палеонтологической секции Геолко-

ма работало от 70 до 90 палеонтологов, специализировавшихся по отдельным группам древних животных различного геологического возраста. Палеонтологические исследования в значительном объеме проводились и на кафедрах высших учебных заведений. Старшее поколение геологов-универсалов – корифеев русской науки (А.П. Карпинский, А.П. Павлов, Н.И. Андрусов, А.А. Борисяк, Н.Н. Яковлев, В.И. Яворский, М.Э. Янишевский) работало рука об руку с новым поколением, впервые вступившим на палеонтологический путь.

В первое десятилетие Советской власти вышло из печати несколько номеров Ежегодника палеонтологического общества и было опубликовано несколько крупных палеонтологических монографий. Н.Н. Яковлев (1923, 1925) и М.В. Павлова (1927) выпустили учебники палеонтологии, в которых подчеркивали, что перед палеонтологией стоит задача не только описывать ископаемые формы, но и выяснять их отношения с ныне живущими и с окружающей их средой, они указывали, что палеонтология дает прямые доказательства развития органического мира.

В первый этап основное внимание уделялось описанию ископаемых остатков организмов, выяснению их систематического положения и установлению по ним геологического возраста, в связи с этим возникла мысль о создании атласов „руководящих ископаемых“, призванных облегчить работу стратиграфов. Их составление было начато в Московском нефтяном институте, а позднее во ВСЕГЕИ. Теоретическим проблемам палеонтологии уделялось меньше внимания, тем не менее А.П. Павлов рассматривал в своих работах вопросы родственных связей между родами и видами, стремился создать естественную классификацию, выявить палеогеографическое значение изученных групп; он не раз обращался к истории развития эволюционной идеи, к вопросу о вымирании древних организмов.

Разрабатывал теоретические вопросы палеонтологии в своих статьях и учебниках и А.А. Борисяк. Кроме того, он широко популяризировал достижения русской и советской палеонтологии в нашей стране и за рубежом. Читая курс исторической геологии в Ленинградском Горном институте, А.А. Борисяк в начале 20-х годов выделил из него курсы „Палеофаунистика“ и „Учение о фациях“. Первый курс рассматривался как особая часть палеонтологии, связующая ее с исторической геологией, чтение его (с 1922 г.) было поручено Ю.А. Жемчужникову. Второй курс создал другой ученик А.А. Борисяка – Д.В. Наливкин (1922 г.); позднее Р.Ф. Геккер впервые прочитал в Горном институте новый курс „Палеоэкология“. Палеобиологическое направление в палеонтологии развивал также Н.Н. Яковлев.

В 1930 г., когда наша страна вступила на путь индустриализации, большой размах геологических и геологопоисковых работ потребовал реорганизации геологической службы. Филиалы Геолкома были преобразованы в территориальные геологические управления, на базе Геолкома были созданы восемь специализированных институтов, в том числе Институт геологической карты с отделом палеонтологии и стратиграфии (в дальнейшем ЦНИГРИ, а с 1938 г. Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт (ВСЕГЕИ) и нефтяной институт (НГРИ), выросший в один из крупнейших геологических институтов страны — ВНИГРИ. Была также осуществлена реорганизация высшего геологического и геологоразведочного образования.

Для разработки палеонтологии как эволюционной биологической дисциплины в Академии наук СССР в 1930 г. по инициативе акад. А.А. Борисяка был создан Палеозоологический (ныне Палеонтологический) институт, первым директором которого он и был избран. Палеозоология, говорил А.А. Борисяк, решает одну из коренных задач естествознания — проблему эволюции и тем самым совместно с двумя другими науками — сравнительной анатомией и эмбриологией — закладывает основы эволюционного учения. А.А. Борисяк и его ученики приложили много усилий для развития палеонтологии как биологической дисциплины, выделяя в ней три основные проблемы: проблему формы и ее изменений (морфологию), проблему вида (систематику) и проблему взаимоотношения организма и среды (экологию). По инициативе А.А. Борисяка начали выходить „Труды палеозоологического (позднее палеонтологического) института“ (с 1932 г.).

Одновременно с развитием палеонтологии в ПИНе, который в 1935–1936 гг. был переведен из Ленинграда в Москву, палеонтологические исследования велись в ЦНИГРИ (ВСЕГЕИ). Палеонтологическую секцию этого всесоюзного института возглавлял В.Ф. Пчелинцев. Палеонтологи ЦНИГРИ (ВСЕГЕИ) и Ленинградского университета за короткий срок подготовили к печати ряд монографий, изданных в трудах Всесоюзного геологоразведочного управления (позднее объединения) и получивших широкую известность не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Палеонтологи ЦНИГРИ (ВСЕГЕИ) выполняли большие определительские работы, обрабатывали многочисленные коллекции, поступающие из территориальных геологических управлений. Наряду с определением палеонтологического материала шла его концентрация и углубленная проработка. Выросли крупные специалисты по разным группам, что позволило начать подготовку к изданию серии Атласов руководящих фаун СССР, выпуск которых был начат в 1939 г. и завершен после Великой Отечественной войны.

Большой коллектив палеонтологов (преимущественно сотрудники ВСЕГЕИ) коренным образом переработали справочник К. Циттеля „Основы палеонтологии“. Новый справочник был издан в 1934 г. под редакцией профессора А.Н. Рябина. Вводную часть к справочнику написали П.В. Серебровский и Н.Н. Яковлев. В разделе „Пути и этапы палеонтологии“ П.В. Серебровский подчеркнул, что фундаментом палеонтологии должны быть законы общей биологии, а методом познания — законы материалистической диалектики.

В рассматриваемый этап развития отечественной палеонтологии в ней четко обозначились три направления: биостратиграфическое, биологическое и специфически палеонтологическое (разработка методики изучения окаменелостей и др.).

Поиски нефти, широко развернувшиеся в годы первых пятилеток, бурение нефтяных скважин на больших территориях СССР послужили толчком к развитию новой отрасли палеонтологии — микропалеонтологии, в которой объектами исследований стали фораминиферы, остракоды, позднее — радиолярии. Ведущая роль в развитии микропалеонтологии принадлежит Нефтяному геологоразведочному институту (НГРИ), позднее преобразованному во Всесоюзный (ВНИГРИ). Здесь с 1929 г. Г.А. Дуткевич впервые приступил к изучению верхнепалеозойских фузулинид, а в 1930 г. была создана первая в Советском Союзе лаборатория микрофауны, коллектив которой во главе с А.В. Фурсенко начал изучение мезозойских и кайнозойских фораминифер (А.К. Богданович, Н.А. Волошинова, Л.Г. Даин, Н.Н. Субботина и др.); наибольшая группа палеонтологов под руководством А.В. Швейера приступила к изучению остракод. Лаборатория НГРИ наладила выпуск сборников „Микрофауна СССР“ и явилась родоначальницей большинства возникших позднее микропалеонтологических ячеек.

В 1932 г. была организована лаборатория макрофауны, возглавлявшаяся А.Г. Эберзиным и объединившая ряд видных специалистов по беспозвоночным палеозоя, мезозоя, и кайнозоя. В развитии палеонтологии во ВНИГРИ важную роль сыграл его директор С.И. Миронов, по инициативе которого при созданном в 1932 г. Московском филиале института был организован палеонтологический кабинет. В дальнейшем, после реорганизации филиала, большая группа его сотрудников палеонтологов-макрофаунистов вошла в состав Палеонтологического института АН СССР. Другая группа составила ядро Отдела стратиграфии и палеонтологии Геологического института АН СССР. Здесь под руководством Д.М. Раузер-Черноусовой была создана Микропалеонтологическая лаборатория, ставшая главным центром изучения палеозойских фораминифер.

К этому периоду относится деятельность А.В. Хабакова (ВСЕГЕИ), положившего начало изучению в СССР ископаемых радиолярий.

Во многих союзных республиках в этот период созданы палеонтологические ячейки, выросли национальные кадры палеонтологов, в подготовке которых принимали участие специалисты Москвы и Ленинграда. Большую роль в подготовке кадров геологов и палеонтологов для геологической службы Сибири сыграл Томский университет. В 1933 г. в Западно-Сибирском геологическом управлении был создан палеонтологический кабинет, превращенный позднее в палеонтологическую лабораторию. На Украине палеонтологические исследования велись в Харьковском и Киевском университетах и в Геологическом институте Академии наук УССР.

В 1935 г. при Московском университете была организована палеонтологическая лаборатория, во главе которой стала А.П. Гартман-Вейнберг – специалист в области палеонтологии позвоночных. В 1940 г. эта лаборатория была переведена в Ленинград и в настоящее время находится в составе Института Земной коры при Ленинградском университете. Лабораторией выпускаются сборники „Проблемы палеонтологии“.

Осенью 1939 г. на геолого-почвенном факультете МГУ была вновь создана кафедра палеонтологии, к заведыванию которой был приглашен А.А. Борисяк. Организация кафедры и преподавание палеонтологии было поручено Ю.А. Орлову. Были выпущены учебники по палеонтологии (Н.Н. Яковлев (новое издание), Л.Ш. Давиташвили). Накануне Великой Отечественной войны, в феврале 1941 г., состоялось совещание о подготовке молодых специалистов-палеонтологов и о преподавании палеонтологии в вузах и втузах.

В 30-е годы начались палеоэкологические исследования Р.Ф. Геккера, предпринявшего с группой сотрудников комплексное изучение отложений, фауны и флоры Главного девонского поля. Эти работы положили начало палеоэкологическим исследованиям в СССР, причем развитие морских фаун рассматривалось одновременно с конкретными изменениями среды в течение геологической истории бассейна. Палеоэкологические исследования помогают выяснять палеогеографические особенности древних бассейнов, восстанавливать условия накопления осадков и связанных с ними полезных ископаемых.

В январе 1940 г. в составе Московского общества испытателей природы была организована палеонтологическая секция, председателем которой был избран академик А.А. Борисяк.

В рассматриваемый период, как уже указывалось, возникла новая отрасль палеонтологии – микропалеонтология, проводилось изучение новых и малоизвестных ранее групп древних организмов; были открыты и описаны новые местонахождения фаун, разрабатывалась новая методика их изучения. Предметом специальных исследований стали археоциаты, ругозы, табуляты, строматопороидеи, большое внимание было уделено палеозойским брахиоподам, мшанкам, остракодам, трилобитам, иглокожим. Большой вклад в палеон-

тологию в это время сделали советские палеоэнтомологи во главе с А.В. Мартыновым. Палеонтологи Советского Союза принимали участие в организации и проведении Международного геологического конгресса, XVII сессия которого состоялась в 1937 г. в Москве.

Вопросы теоретической палеонтологии развивали А.А. Борисяк, Л.Ш. Давиташвили и ряд других советских палеонтологов. Борисяк неоднократно подчеркивал, что палеонтология неотделима от эволюционного учения, от дарвинизма; он указывал на самостоятельность эволюционной палеонтологии, которая определяется своеобразием материала и методов. Одной из главных задач палеонтологии является палеобиологический анализ, на основании которого восстанавливается экологическая характеристика древнего животного, выявляется его биологический тип, как результат координированных внешними условиями изменений определенных органов, изменений, закрепляемых естественным отбором (адаптация) и ведущих к изменениям других органов и перестройке всей организации животного. Палеобиологический анализ позволяет выявить признаки, унаследованные от предков и проходящие через всех представителей группы, и признаки, иллюстрирующие нарастание специализации в процессе приспособления в той нише, которую занимает данная группа. Создавая историю развития органического мира, палеонтолог использует в первую очередь палеонтологические факты для построения конкретных филогенезов, а последние в свою очередь строятся на изучении онтогенеза отдельных видов. Поскольку вид является основным и элементарным звеном филогенеза, палеонтолог должен начинать свои исследования с изучения изменчивости видов, одновременно выявляя возрастные и приспособительные изменения.

Проблемам и задачам палеонтологии как биологической науки посвятил ряд статей и книг Л.Ш. Давиташвили. В этих трудах освещаются пути развития русской и советской палеонтологии, подвергаются критике антидарвиновские идеалистические концепции и воззрения зарубежных палеонтологов и отдельных советских биологов и палеонтологов. Большое место в его работах занимают вопросы связи онтогенеза с филогенезом, организмов со средой, экологии органического мира, исследования неогеновых моллюсков.

Расцвет палеонтологии (третий этап)

Сразу после окончания Великой Отечественной войны (1945 г.) во многих геологических организациях стали возникать новые палеонтологические ячейки—кабинеты, лаборатории. После смерти А.А. Борисяка (1944 г.) директором Палеонтологического института был избран Ю.А. Орлов. Он же был избран заведующим кафедрой палеонтологии МГУ, получившей задание выпускать специалистов—палеонтологов. Такую же задачу получили кафедры палеонтологии

Ленинградского и Саратовского университетов. После Великой Отечественной войны развернули свои исследования палеонтологи прибалтийских республик - Латвии, Литвы, Эстонии и палеонтологи Молдавии и Западной Украины (Львов).

В Палеонтологическом институте были проведены пять научных сессий (1945-1949 гг.), посвященных памяти А.А. Борисьяка. В декабре 1944 г. возобновила свои заседания Палеонтологическая сессия МОИП. Палеонтологи ВСЕГЕИ закончили выпуск многотомного издания «Атлас руководящих ископаемых форм СССР». Во время войны и сразу же после ее окончания отдел палеонтологии и стратиграфии во ВСЕГЕИ возглавлял Г.Я. Крымгольц, а позднее Д.Ф. Масленников, Н.К. Овечкин и с 1962 г. - А.И. Жамойда.

Во ВНИГРИ до 1949 г. Лабораторию макропалеонтологии возглавлял Д.Л. Степанов, после него - Б.С. Соколов и с 1961 вновь Д.Л. Степанов. Микропалеонтологической лабораторией после отъезда А.В. Фурсенко из Ленинграда руководит Н.Н. Субботина.

В 1951 г. при Президиуме Грузинской Академии наук был создан сектор палеобиологии, позднее (1957 г.) превращенный в Институт палеобиологии, руководителем которого является Л.Ш. Давиташвили. Начиная с 1954 г. в этом научном палеонтологическом центре Закавказья ежегодно проводятся научные конференции, посвященные теоретическим вопросам палеонтологии. Л.Ш. Давиташвили опубликовал в рассматриваемый период несколько монографий, посвященных проблемам эволюции и палеобиологии.

После войны начались интенсивные палеонтологические и палеонтолого-биостратиграфические исследования в Азербайджане, Армении, Украине (Киев, Львов, Харьков), в среднеазиатских республиках - Казахстане, Киргизии, Туркмении, Таджикистане и Узбекистане. В геологических управлениях Министерства геологии стали создаваться палеонтологические кабинеты и лаборатории, в задачу которых входит обработка большого палеонтологического материала, собираемого во время геологосъемочных и геологопоисковых работ.

В августе 1948 г. состоялась августовская сессия ВАСХНИЛ, после которой на страницах отечественных журналов развернулась дискуссия о путях развития биологических наук. Эта волна дискуссий захватила и палеонтологов. В истории науки еще не было столь широкого обсуждения в периодической печати положения палеонтологии, ее задач и перспектив дальнейшего развития. Дискуссия привлекла внимание широких кругов советской научной общественности и ученых зарубежных стран и завершилась Всесоюзным палеонтологическим совещанием (1954 г.), созванным Отделением биологических наук АН СССР и Палеонтологическим институтом, на котором с докладами о путях развития палеонтологии выступили Ю.А. Орлов, Л.Ш. Давиташвили и многие другие палеонтологи. В принятой резолюции было подчеркнуто, что в настоящее время па-

леонтологические работы ведутся на всей обширной территории Советского Союза и охватывают самые разнообразные группы ископаемых организмов всех геологических возрастов от докембрия до четвертичного периода. В качестве одной из главнейших задач палеонтологии была подчеркнута необходимость создания научной базы геологического картирования и разведки полезных ископаемых в СССР и в первую очередь разработка детальных биостратиграфических и палеогеографических схем для всех важных в геолого-экономическом отношении районов страны путем всемерного расширения палеонтологических исследований на высоком теоретическом уровне.

Совещание рекомендовало организовать при Президиуме АН СССР межведомственную постоянную центральную комиссию для координации и планирования работ по палеонтологии, отметило необходимость начать подготовку издания многотомного справочного руководства по палеонтологии и выпуск инструкций, наставлений по сбору, обработке и описанию палеонтологических объектов, издание палеонтологического журнала. Это совещание сыграло большую роль в развитии отечественной палеонтологии. Вскоре большой коллектив советских палеонтологов приступил к подготовке многотомного издания „Основы палеонтологии“, главным редактором которого был назначен Ю.А. Орлов, его заместителями – Б.П. Марковский, В.Е. Руженцев и Б.С. Соколов.

В январе 1955 г. ВСЕГЕИ провело Всесоюзное совещание по общим вопросам стратиграфической классификации, на котором была принята единая стратиграфическая шкала, разработанная комиссией ВСЕГЕИ. Учитывая ведущее значение палеонтологии для разработки вопросов стратиграфии, совещание признало необходимым резко увеличить палеонтологические кадры, возобновить подготовку молодых специалистов-палеонтологов в университетах, издавать „Палеонтологический журнал“, увеличить издание монографических работ по палеонтологии. В этом же году решением Президиума АН СССР и соответствующих министерств был создан Межведомственный Стратиграфический комитет (МСК), председателем которого был избран академик Д.В. Наливкин, его заместителем – Н.К. Овечкин. Создание МСК и в его составе постоянных стратиграфических комиссий по всем геологическим системам с включением в них специалистов-палеонтологов сыграло большую роль в развитии соответствующих разделов палеонтологии, привело к более углубленному изучению различных групп древних организмов, к выявлению их стратиграфического значения.

Большую роль в развитии советской палеонтологии играло и постоянно играет Всесоюзное палеонтологическое общество (ВПО). Начиная с 1955 г. оно ежегодно созывает научные сессии, на которые съезжаются палеонтологи всего Советского Союза. Эти сессии давно уже переросли рамки обычных сессий и фактически пре-

вратились в съезды палеонтологов СССР. Для участия в сессиях ВПО приглашаются зоологи, ботаники, геологи и палеонтологи зарубежных стран. Все сессии тематические — на них обсуждаются насущные проблемы палеонтологии, имеющие как теоретическое, так и практическое значение. С 1955 по 1968 г. было проведено 14 сессий. В резолюции четырнадцатой сессии было подчеркнуто наличие в руках палеонтологов огромного фактического материала, обеспечивающего стратиграфическую основу для геологических съемок, поисков и освоения месторождений полезных ископаемых экзогенного происхождения. Одновременно было отмечено отставание разработки теоретических основ палеонтологии, биостратиграфии и палеогеографии от скорости накопления фактического материала. Было рекомендовано обратить внимание на изучение вопросов теоретической палеонтологии (проблему вида, филогении и онтогении, морфо-функционального анализа, выявления причин появления скелетных элементов в раннем кембрии), комплексировать палеонтологические исследования с литологическими, фашиальными и геохимическими, шире внедрять в палеонтологию различные математические методы.

С 1959 г. начал выходить „Палеонтологический журнал“, главным редактором его был утвержден Ю.А. Орлов (с 1965 г. главным редактором является В.Е. Руженцев). Основная направленность „Палеонтологического журнала“ — публикация статей, объединяемых основной задачей эволюционной палеонтологии — выяснять общие закономерности исторического развития организмов, освещать функциональную морфологию древних организмов, их филогению и систематику, знакомить с новыми группами организмов, и т.д. Кроме того, „Палеонтологический журнал“ уделяет значительное место описанию новых методик исследований, а также хронике и рецензиям.

Статьи по палеонтологии печатаются также в геологической серии бюллетеня МОИП, в Известиях АН СССР и во многих изданиях, выпускаемых научно-исследовательскими институтами и высшими учебными заведениями. В последние годы было опубликовано большое число разнообразных палеонтологических атласов, издано несколько учебников по палеонтологии и методические справочники.

В послевоенный период значительно усилился выпуск трудов Палеонтологического института (к концу 1967 г. было выпущено 116 томов), среди которых можно выделить несколько типов работ. К первому типу можно отнести монографии, где подробно рассматриваются вопросы систематики, филогении, геологической истории и описываются роды и виды. В последнее время началась подготовка к печати крупных сводок, охватывающих всю группу целиком, распространенную на всей планете. Ко второму типу относятся монографии, в которых рассматриваются теоретические вопросы палеонтологии или выделяются и обосновываются новые разделы науки. К третьему типу работ можно отнести монографии, в которых рас-

считаются истории развития бассейнов геологического прошлого, их население и осадки. Это, как правило, коллективные работы. В четвертом типе объединяются различные определители. В настоящее время подготавливается библиография палеонтологических работ, опубликованных за советский период, в которой будут учтены по возможности все работы.

В рассматриваемый период, благодаря работам Р.Ф. Геккера и его школы, дальнейшее развитие получила палеоэкология. Вопросы палеоэкологии были объектами обсуждения на специальной сессии по ВСЕГЕИ (в 1952 г.), на сессиях ВПО (в 1956, 1959 гг.) и на специальных палеоэколого-литологических сессиях, начало которым в 1962 г. было положено Р.Ф. Геккером. Проблемы и задачи, стоящие перед палеоэкологией, были сформулированы Р.Ф. Геккером в его книге „Введение в палеоэкологию“ (1957) и в многочисленных выступлениях и статьях, опубликованных в печати.

В последние годы выработалась новая форма общения палеонтологов - созыв коллоквиумов, семинаров или симпозиумов по отдельным группам. На этих совещаниях собираются социалысты, изучающие определенную группу, и обсуждают насущные вопросы: терминологию, систематику, филогению, стратиграфическое значение, методику исследования, таксономическое значение отдельных признаков.

Начало таким коллоквиумам положили микропалеонтологи, которые в январе 1955 г. провели первое координационное совещание и создали при Отделении геолого-географических наук АН СССР постоянную координационную комиссию по проблемам микропалеонтологии. С 1956 г. стали выходить „Вопросы микропалеонтологии“. Исключительно важная роль в изучении фораминифер, в первую очередь палеозойских, принадлежит Д.М. Раузер-Черноусовой, работы которой в 1965 г. были удостоены Ленинской премии. Регулярные микропалеонтологические семинары проводятся Микропалеонтологической лабораторией ВНИГРИ. Два семинара провели специалисты по радиоляриям. Два коллоквиума провели кораллисты и специалисты по строматопорам. Одно совещание организовали в 1966 г. в Москве специалисты по наутилоидам.

В связи с подготовкой видовой палеонтологической картотеки СССР во ВСЕГЕИ было проведено два совещания по терминологии, применяемой при изучении аммонитов и белемнитов (1965, 1967 гг.). Постоянно действующая при Зоологическом институте АН СССР комиссия по моллюскам (малакологическая) провела два симпозиума (1962, 1965 гг.), в работе которых принимали участие и палеонтологи. В 1965 г. в ПИНе состоялся координационный коллоквиум „Ископаемые и современные двустворчатые и брюхоногие моллюски как показатели среды обитания“, подтвердивший большую общность интересов и возможность плодотворной совместной работы специалистов по современным и ископаемым моллюскам.

В Москве был проведен коллоквиум по мшанкам (1967 г.). Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия был проведен в 1965 г. в Новосибирске и привлек большое число участников (около 160 человек), в том числе и иностранных гостей. Были подведены итоги изучения всех форм органической жизни на протяжении протерозоя и раннего кембрия, рассмотрены основные биологические и историко-биологические аспекты появления скелетообразующих организмов, обсуждены методы изучения органического мира докембрия. Во Львове по инициативе О.С. Вялова было проведено совещание по следам жизнедеятельности — палеоихнологии и иероглифам (1967 г.).

Большое число совещаний и научных конференций проводится ежегодно в высших учебных заведениях, на которые выносятся для обсуждения различные вопросы палеонтологии.

В 1954 г. при отделении общей биологии Академии наук СССР был создан научный совет по проблеме „Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов“; призванный определять основные направления палеонтологических исследований и координировать эти исследования. На Всесоюзном палеонтологическом совещании, созванном отделением биологических наук и ПИНОм в мае 1959 г., были заслушаны и обсуждены 44 доклада, посвященных общим вопросам палеозоологической систематики, вопросу вида в палеонтологии, филогении и системе крупных групп фауны. В принятой резолюции была отмечена необходимость поднятия уровня исследований в области систематики, принято решение организовать при ПИНе Номенклатурный комитет.

Следующее совещание научный совет созвал в 1964 г. На нем были заслушаны и обсуждены доклад Ю.А. Орлова о программе и координации работ по проблеме „Пути и закономерности исторического развития организмов“ и направлению „Органический мир как индикатор палеогеографии и относительного времени“ (из комплексной проблемы „Строение и развитие Земли“) и ряд других. В решениях была подчеркнута желательность создания единого межведомственного консультативного совета по палеонтологии по образцу МСК.

В 1958–1959 гг. в Новосибирске был создан институт геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР (СОАН), в котором развернулись большие палеонтологические исследования Сибири. В институте геологии и геофизики имеются лаборатории палеонтологии и стратиграфии палеозоя и позднего докембрия (руководитель Б.С. Соколов), палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя (руководитель В.Н. Сакс) и микропалеонтологии (руководитель А.В. Фурсенко). Палеонтологические работы также ведутся в палеонтологических лабораториях Дальневосточного геологического института (Владивосток), института геологии Якутского филиа-

ла СОАН (Якутск), Северо-Восточного НИИ СОАН (Магадан), Института вулканологии (Петропавловск-Камчатский), Сахалинского НИИ (Ново-Александровск), Института земной коры (Иркутск). Все палеонтологические и биостратиграфические работы этих лабораторий координируются единым тематическим планом СОАНа.

За последние годы значительно усилились международные связи советских палеонтологов. Советские палеонтологи принимали участие в работах сессий Международного геологического конгресса, Международного зоологического конгресса и в целом ряде международных совещаний и симпозиумов. Вицепредседателем бюро Международного Палеонтологического Союза в 1964 г. был избран К.М. Султанов (Баку), вице-председателем бюро филиала Европы - О.С. Вялов (Львов), вице-председателем бюро филиала Азии - Б.С. Соколов (Новосибирск). В Международный комитет по Зоологической номенклатуре при Зоологическом конгрессе от палеонтологов был избран Д.В. Обручев.

Успешным завершением полувековой деятельности советских палеонтологов явился выпуск в свет 15-томного справочника „Основы палеонтологии (1958-1964 гг.)”, из которых 10 томов посвящено беспозвоночным. Этот капитальный труд составлен за сравнительно короткий срок большим коллективом советских палеонтологов; главный редактор Ю.А. Орлов, и три его заместителя Б.П. Марковский, В.Е. Руженцев и Б.С. Соколов были удостоены Ленинской премии за 1967 г. В их лице была высоко оценена работа большого авторского коллектива.

В заключение следует отметить, что перед палеонтологами Советского Союза стоят большие задачи: продолжение изучения истории развития органического мира, разработка теоретических проблем палеонтологии; развитие новых разделов палеонтологии - тафономии, палеоэкологии, палеоихнологии, палеофизиологии, палеоневрологии, палеопатологии и других, разработка новых методик извлечения органических остатков из пород; применение новых методик изучения (электронный микроскоп); исследование вещественного состава скелетных образований для выяснения условий среды обитания и абсолютного возраста; продолжение инвентаризации фактического материала, анализ популяций; разработка вопросов формы- и видообразования; дальнейшее расширение и совершенствование работы научного совета по проблеме „Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов”, организация семинаров, совещаний, симпозиумов и коллоквиумов по разным группам и, наконец, увеличение международных связей, активная работа в Международном Палеонтологическом Союзе. Решение этих задач позволит палеонтологам внести свой посильный вклад в развитие отечественной науки.

ЭТАПНАЯ СИНХРОННОСТЬ
И АСИНХРОННОСТЬ РАЗВИТИЯ
РАЗНЫХ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ГРУПП
ОРГАНИЗМОВ СЕВЕРНОЙ ЭМБЫ

За последние годы на территории Северной Эмбы были проведены детальные геологические исследования, потребовавшие дальнейшей разработки стратиграфии, для чего были послойно собраны остатки фораминифер, моллюсков и брахиопод, встречающихся вместе и в обнажениях, и в скважинах. Их изучение позволило выявить эволюцию этих групп во времени и проследить связь с меняющейся внешней средой. В результате намечились циклы крупных эволюционных изменений, охватывающие одну или несколько зон, и более мелкие фазы изменений, отвечающие слоям. Изменениям одновременно подвергались как бентосные формы, так и планктонные.

Разные фауны исследовались разными специалистами: белемниты – под руководством Д.П. Найдина, иноцерамы – М.М. Павловой, брахиоподы – Н.И. Нехриковой, двустворки – В.А. Собециким. Подробнейшим образом изучались нами и Ю.П. Никитиной фораминиферы. Результатом всех этих работ явилась биостратиграфическая схема расчленения верхнемеловых отложений, основа которой была заложена еще предыдущими исследователями (Василенко, 1947, 1961; Колтыпин, 1957).

В обнажениях и скважинах встречаются такие виды, как *Inoceramus lamarki* Park., *I. wandereri* And., *I. cardisoides* Goldf., *Belemnitella langei* Schatsky, *Belemnella arkhangeliskii* Najdin и др. Произведено сравнение этих зональных верхнемеловых видов с комплексами фораминифер, которые встречаются вместе с ними. В основу понимания «фораминиферовых» зон были положены зональные комплексы, установленные Василенко (1961) для Мангышлака. Более северное положение района, иное структурно-тектоническое строение его, по сравнению с Мангышлаком, влияние в определенные отрезки геологического времени холодных вод boreального северного бассейна – все это обусловило некоторые отличия в фораминиферовых комплексах этих двух регионов. Кроме того, обильнейший материал и послойное его изучение позволили выделить не только зональные комплексы, но и более мелкие, характерные для слоев.

Изменения в составе фораминиферовых и макрофаунистических ассоциаций связаны с изменением внешней среды: гидродинамической обстановки, солености, газового режима и др. В геологической истории Северо-Эмбенского региона мы выделяем три цикла осадконакопления. Каждый цикл охватывает несколько микро- и макрофаунистических зон и соответствует крупнейшим изменениям

фауны. Менее крупные изменения внешней обстановки – этапы соответствуют зонам, охватывающим подъярусы или их части, а еще более мелкие изменения среды – фазы соответствуют слоям с определенной фауной.

На фоне этих геологических изменений происходили одновременные и неодновременные смены ассоциаций фораминифер и моллюсков.

Первый цикл охватывает период с раннего турона по ранний сантон. За это время произошли крупные изменения среды фораминифер и моллюсков. С раннетуронским временем связано начало трансгрессии; море, по-видимому, захватило лишь наиболее прогнутые участки суши. Поэтому комплекс фораминифер беден, мало типичных позднеуронских форм, а среди макрофауны существует комплекс раннетуронских брахиопод, быстро сменяющийся позднеуронским. Отложения маломощны и представлены глинами, глинистыми мергелями с фосфоритами. Со второй половины турона трансгрессия развивается и, естественно, меняются комплексы фораминифер и макрофауны. Сначала существует фаза, соответствующая слоям с обедненной фауной позднеуронских фораминифер, представленная фосфоритизированными мергелями и известковистыми глинами. Затем в последующую фазу, представленную слоями с *Globotruncana lapparenti*, море захватило большие пространства, покрыло купола и межкупольные области. Появились многочисленные планктонные фораминиферы из родов *Globotruncana* и *Rugoglobigerina*, синхронно сменился комплекс брахиопод и иноцерамов. Большинство видов, совместно развивавшихся в данном комплексе, – иммигранты.

С регрессивной стадией этого цикла связано два зональных комплекса. Древний комплекс зоны *Gavelinella praeinfrantonica*, заключающий две фазы изменения фораминифер и моллюсков – нижний, соответствующий подзоне *Cibicidoides praeeriksdalensis*, когда трансгрессия была в застойной стадии и существовал переходный комплекс иноцерамов: *Inoceramus dachlochoensis* And., *I. inocostans* Woods, *I. websteri* Mant. и другие и среди фораминифер много еще туронских форм, таких как *Spiroplectammina praelonga* (Reuss), *Gavelinella moniliformis* (Reuss), *Heterolepa ammonoides* (Reuss).

Такой переходный характер комплекса фораминифер и иноцерамов показывает, что эволюционная смена организмов шла постепенно, виды, начавшие жить в позднеуронское время, продолжают существовать и в раннеконьякское. Отложения турона и коньяка очень сходны. Это – белые, серые, мелоподобные мергели. Коньякские отложения содержат больше фосфоритов, нежели туронские, в них меньше фауны, комплекс постепенно обедняется в видовом отношении, количество планктона резко сокращается. Коньякские отложения присутствуют в очень немногих местах. Все это говорит о том,

что наступила эпоха регрессии. В конце раннего коньяка и в начале позднего, очевидно, наступил максимум регрессии. В это время намечается смена комплексов, произошло резкое обеднение фауны: исчезли туронские виды, вымерли раннеконьякские иноцерамы. В эту регрессивную фазу, которой соответствует подзона *Spiroplectammina embaensis*, появляется второй комплекс фораминифер с редкими единичными представителями более молодой фауны, среди которых такие виды, как *Gavelinella infrasantonica* (Balakh.), *Stensioina praeexsculpta* (Keller), *Spiroplectammina embaensis* Mjatl. и др. В эту фазу отступление моря вызывает ускорение хода эволюции у всех групп организмов, а также вымирание тех видов, которые оказались узко специализированными. Эврифациальные, более пластичные, фораминиферы *Gaudryina laevigata* Franke, *Arenobulimina presli* (Reuss) и другие пережили этот период и продолжали существовать в раннесантонское время.

В это время начинается новый цикл осадконакопления, окончившийся в начале позднего кампана и вызвавший несколько этапов эволюционной смены комплексов макро- и микрофауны. В этом цикле резко наметились четыре этапа: начальный этап трансгрессии, этап широкого развития трансгрессии, застойный и регрессивный. Этим этапам соответствуют четыре микрофаунистические зоны, где разные группы фауны менялись синхронно и асинхронно.

Первый этап охватывает зону *Gavelinella infrasantonica*. В это время существовал специфический комплекс фораминифер, среди которых пышно расцвели появившиеся в позднеконьякское время *Gavelinella infrasantonica* (Balakh.), *G. thapmanni* Brot., *Spiroplectammina embaensis* Mjatl., *Stensioina praeexsculpta* (Keller) и др. Очевидно, между ранне- и позднесантонским временем существовала кратковременная остановка в трансгрессии и наступил очень небольшой регрессивный период, поскольку в низах верхнего сантона имеется обильный фосфоритовый горизонт, свидетельствующий о мелководной обстановке. В этот период происходит зарождение новой фауны белемнитов: появляются предки рода *Belemnitella*, господствующего в позднесантонское и кампанское время. Наряду с этим в нижнесантонском комплексе фораминифер зоны *Gavelinella infrasantonica* наблюдаются такие виды, как *Arenobulimina obesa* (Reuss), *Ataxopragmium compactum* Brot., *Valvulineria laevis* Brot., т.е. широко распространенные сенонские формы. Намечается переход к комплексу, который начнет развиваться в позднем сантоне и в кампане.

В начале следующего этапа, отвечающего зоне *Gavelinella stelligera*, наметилась резкая смена как среди фораминифер, так и среди белемнитов. Это связано, очевидно, с мощной трансгрессией, начавшейся во время, соответствующее зоне *Gavelinella*

infrasantonica, и достигшей наибольшей мощности во время, соответствующее зоне *Gavelinella stelligera* и нижней половине зоны *Cibicidoides temirensis*. Отложения этого этапа представлены белыми мелоподобными мергелями. Среди фораминифер в изобилии встречаются агглютинированные формы родов *Spiroplectamina*, *Heterostromella*, *Gaudryina*, *Arenobulimina*, *Eggere-lina*, *Ataxophragmium*, развивается группа сенонских аномалин *Gavelinella stelligera* Marie, *G. clementiana clementiana* (Orb.), *G. umbelicutula* Mjatl., *G. costulata* Marie. В комплексе до 55% планктонных фораминифер. В появившейся в конце раннего сантона группе белемнителл происходит быстрая эволюционная смена форм, когда *Belemnitella praecursor praecursor* Najd. сменяется *B. praecursor praecursor* Jel., которая в свою очередь сменяется *B. praecursor media* Jel. и *B. praecursor mucronatiformis* Jel.

Граница нижнего кампана и верхнего сантона очень постепенная, условия существования фауны не менялись, трансгрессия развивалась. В это время появляются среди позднесантонского комплекса фораминифер зоны *Gavelinella stelligera* такие формы, как *Cibicidoides temirensis* Vass., *Cib. montanus* Dol., *Ataxophragmium orbignyanaeformis* Mjatl., являющиеся типичными для начала раннего кампана, и переходные формы между группами белемнитов *Belemnitella praecursor* Stoll. и *Belemnitella mucronata* Arkh. Застойный этап сменился в конце раннекампанского времени регрессивной стадией, обусловившей смену комплексов фораминифер. Начинают развиваться такие виды, как *Cibicidoides aktulagayensis* Vass., *Brotzenella monterelensis* Marie, различные виды рода *Orbignyna* и др. Отложения становятся более терригенными: мергели сменяются глинами, которые в верхах нижнего кампана и особенно в низах верхнего все более и более опесчаниваются, появляются мощные прослойки алевритов и сильно алевритистых глин. Очевидно, появление новых элементов в фауне фораминифер связано с регрессивной стадией. Процент планктона резко уменьшается: в слоях с *Gavelinella da-inae* планктонные фораминиферы встречаются значительно реже, нежели в слоях с *Ataxophragmium orbignyanaeformis*, а в зоне *Cibicidoides aktulagayensis* планктон почти исчезает, комплексы фораминифер очень бедны, количество форм резко уменьшается. Все это свидетельствует о регрессивной обстановке и обмелении бассейна. Начинают появляться комплексы иноцерамов, представленных большой группой, среди которых обычны *Inoceramus balticus* Boehm., *I. barabini* Mort., *I. sagensis* Owen.

Появление новых видов фораминифер в зоне *Cibicidoides aktulagayensis* и целого ряда иноцерамов свидетельствуют о смене условий обитания. Однако среди белемнитов резкой смены

не произошло. Как в нижнекампанских слоях с *Gavelinella dai-nae*, так и в зоне *Cibicidoides aktulagayensis*, отвечающей низам верхнего кампана, существует одна и та же белемнитовая фауна, представленная видами из группы *Belemnitella mucronata*, *B. mucronata senior* Now., *B. mucronata* Arkh.

Итак, во втором цикле осадконакопления, на рубеже раннего и позднего сантона, произошло мощное и одновременное изменение в комплексах белемнитов и фораминифер, объясняющееся отчасти развитием трансгрессии, начавшейся в раннесантонское время. Установить нижнюю границу верхнего сантона можно одинаково легко как по белемнитам, так и по фораминиферам. В противоположность этому, в начале позднекампанского времени продолжает существовать тот же белемнитовый комплекс, который характерен для раннего кампана. Поэтому, если по смене фораминифер можно четко отбить границу между нижним и верхним кампаном, то по белемнитам этого сделать нельзя.

Третий цикл осадконакопления, начавшийся в конце позднего кампана и закончившийся к датскому времени, распадается на три крупных этапа эволюционной изменчивости фауны, в которой проявились синхронность и асинхронность. Эти этапы разбиваются, в свою очередь, на более мелкие фазы эволюционного развития Северо-Эмбенского бассейна и его фауны.

Первый древний этап, отвечающий микрофаунистическим зонам *Cibicidoides veltzianus* и *Heterolepa orcina* и белемнитовой зоне *Belemnitella langei*, охватывает вторую половину позднего кампана, когда началось новое наступление моря. Этому этапу отвечают глинистые мергели, чередующиеся с глинами и белыми мелоподобными мергелями. Такая неоднородность литологического состава обусловлена, очевидно, менявшейся внешней обстановкой, вызывавшей и более интенсивное видообразование, и смену комплексов во времени.

Действительно, среди фораминифер в этот период появляются три комплекса, отвечающие различным фазам эволюционного развития фауны. Среди них в слоях с *Grammostomum kalinini* (средняя часть зоны *Cibicidoides veltzianus*) и в зоне *Heterolepa orcina* появляется целый ряд видов, развитие которых связано с раннемаастрихтским временем: *Plectina ruthenica* (Reuss), *Stensioina gracilis stellaris* Vass., *Eponides frankei* Brotzen, *Brotzenella taylorensis* (Carsey), *Anomalina complanata* (Reuss), *Grammostomum incrassatum incrassatum* (Reuss) (единично) и др. В этих же слоях появляются в изобилии виды, составляющие ядро маастрихтского комплекса фораминифер. Поэтому позднекампанский комплекс фораминифер генетически стоит ближе к маастрихтскому, нежели к комплексу зоны *Cibicidoides aktulagayensis*. Происходят эволюционные изменения и среди белемнитов: появляется ряд *Belemnitella langei*, пред-

ставленный сменяющими друг друга *Belemnitella langei* subminor Najd., *B. langei* Schatsky, *B. langei najdini* Kong. Это отчетливо наблюдается в обнажениях плато Ак-Тулагай, где совместно послойно собраны белемниты и фораминиферы и где фораминиферовые комплексы зон *Cibicidoides voltzianus* и *Heterolepa orcina* сочетаются с разными видами белемнитов группы *Belemnitella langei* Schatsky.

Итак, на этом этапе опять сталкиваемся с моментом разномасштабности эволюционных изменений в разных группах беспозвоночных: среди фораминифер в средней и верхней части зон *Belemnitella langei* произошло зарождение ядра маастрихтского комплекса, в то время как у белемнитов крупная смена (род *Belemnitella* сменяется родом *Belemnella*) произойдет позже — на рубеже позднего кампана и раннего маастрихта. Во втором этапе этого цикла, охватывающем большую часть нижнего маастрихта, соответствующем максимуму трансгрессии, среди фораминиферового комплекса также происходят некоторые изменения: вымирают последние виды из обильно существовавших в сеноне *Globorotalites embaensis* Vass., *Gavelinella clementiana* (Orb.). В раннем маастрихте продолжает развиваться фораминиферовый комплекс, начавший формироваться в позднекампанских зонах. Появляются в большом количестве брахиоподы родов *Carneithyris*, *Chlidonophora*, *Chatwinothyris*, *Gemarcula* и других, а среди белемнитов громадной численности достигает *Belemnella lanceolata* (Schlot.).

В течение третьего этапа, охватившего конец раннемаастрихтского и позднемаастрихтское время, наступила застойная стадия, которая в конце позднего маастрихта сменилась регрессией моря, а к датскому времени море покинуло почти всю территорию Северной Эмбы. Среди белемнитов в конце раннего маастрихта — начале позднего развивается группа *Belemnella sumensis* Jel., в которой происходит постепенный переход к *Belemnella arkhangel-skii* Najd. Одновременно и среди фораминифер наблюдается постепенный переход к тому комплексу, который отличается от раннемаастрихтского. Появляются в слоях с *Anomalina danica* аномалиниды *Anomalina welleri* Plum., *A. danica* Brot., *Cibicidoides commatus* Morozova, *Heterolepa ex gr. hemicompressus* Morozova, *Karrerria fallax* Rzehak и другие «молодые» компоненты фауны, предвестники нового потока эволюционно меняющихся видов. Эта постепенность смены фауны на рубеже раннего и позднего маастрихта обуславливается консервативностью условий обитания: отложения нижнего и верхнего маастрихта представлены единой толщей белого пясчого мела, местами замещающегося белыми мелоподобными мергелями. В конце позднемаастрихтского времени происходит грандиозное вымирание целого ряда успешно развивавшихся в позднемеловое время групп форами-

нифер: исчезают многие песчаные фораминиферы, граммостомумы, боливиноидесы, булиминеллы, глоботрунканы. В позднемаастрихтское время громадные пространства захватила *Belemnella arkhangelskii* Najd., а в самом конце маастрихта эта форма исчезает и типичное поздне меловое семейство *Belemnitellidae* Pavlow перестает существовать. К датскому времени произошло вымирание брахиоподовой фауны – исчезли широко распространенные роды *Carneithyris* и *Chlidonophora*.

По-видимому, такое синхронное вымирание поздне меловой фауны в конце позднего маастрихта связано с повсеместной регрессией моря. Резкое сокращение морского бассейна вызвало интенсивное видообразование, но и привело к массовой гибели фауны.

Биостратиграфические единицы – зоны, подзоны, слои, горизонты – отражают эволюционное развитие, смену групп фауны, которые находятся в тесной связи с геологическими явлениями, происходившими на территории того или иного региона, а именно – с моментами трансгрессий и регрессий моря. Этапность смены фауны является отражением эволюционных изменений, которые происходят постоянно в органическом мире. Ритмичность, а в некоторых случаях цикличность изменений фаунистического сообщества проявляется либо одновременно (в большинстве случаев), либо неодновременно или разномасштабно (как на рубеже раннего и позднего кампана и позднего кампана и раннего маастрихта у фораминифер и белемнитов). Поэтому при разработке дробных биостратиграфических шкал, а также при стратиграфической корреляции разных районов нужно учитывать явление асинхронности изменений в разных группах животных.

Л и т е р а т у р а

- В а с и л е н к о В.П. Фораминиферы и стратиграфия верхнего мела Южно-Эмбенского района. – В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии, Л., 1947.
- В а с и л е н к о В.П. Фораминиферы верхнего мела полуострова Мангышлака. Л., 1961 (Тр. ВНИГРИ, вып. 171).
- К о л т ы п и н С.Н. Верхнемеловые отложения Урало-Эмбенской солянокупольной области, юго-западного Приуралья и Примугоджарья. – Тр. ВНИГРИ, 1957, вып. 109.

О ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ВОЗМОЖНОСТИ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ
МОРСКИХ ОСАДКОВ НА ОСНОВЕ
ПАЛЕОГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В изучении геологического прошлого даже при самом осторожном пользовании актуалистической методикой нередко возникают непреодолимые трудности.

Диапазон вероятных экологических условий, признаки, достаточно приближающие современные виды к вымершим, критерии сравнительной оценки древних форм по морфологическим признакам и другие вопросы недостаточно еще изучены. Поэтому методические поиски в этой области знаний могут дополнить палеонтологический анализ.

Автором использованы некоторые связи современного и древнего рельефа поверхностей, ограничивающих понтический литофациальный комплекс. Непосредственное отношение к изучению экологии понтической фауны представила реконструкция рельефа дна и восстановление глубин одноименного моря. Для расчета глубин h_b в предложенном варианте разработана следующая зависимость:

$$h_b = H_{max}^T - H_L^T + M^P - \Delta M_{cp} \cdot H_p,$$

где H_{max}^T - предельная высота условного уровня моря; H_L^T - высота ложа моря в избранной точке; M^P - первоначальная мощность осадков; ΔM_{cp} - средняя мощность осадков, приходящаяся на единицу перемещения уровня моря в вертикальной плоскости; H_p - величина суммарного изменения положения уровня в связи с тектоникой и климатом периода регрессии моря.

Палеогеоморфологические построения, независимые от состава осадков древнего моря, кроме специального интереса в представлении палеорельефа соответствующей эпохи, имеют определенный интерес палеонтологического порядка.

При более или менее относительной стабильности в комплексе фауны моллюсков, характеризующих понтическое море в нынешних пределах юго-запада УССР, проявляются локально выраженные различия в пространстве и времени.

Причины этих различий, такие, к примеру, как изменение размеров и толщины стенок раковины, рельефности структуры, появление среди морских пресноводных моллюсков, локальные исчезновения тех или других, окатанность раковин, различия в сообществе моллюсков нашли определенное объяснение на основе картографического совмещения палеонтологических и палеогеоморфологических данных.

Знание глубин, вероятных мест впадения некогда существовавших рек, конфигураций береговой линии, островов, заливов, близлежащих водоемов, отнесенные к различным моментам геологической истории понтического моря, позволили, в итоге, детализировать экологический анализ.

В Одесской области у с. Николаевки (верховье р. Чилигидер) и с. Павловки (нижнее течение р. Чага) в верху разрезов понтических осадков встречается пресноводный известняк в тонких пропластках, состоящий исключительно из ядер *Planorbis* sp. Факт, казалось бы, парадоксальный, так как повсеместно понтический известняк представляет сообщество солоноватоводной фауны либо солоноватоводной и пресноводной. Однако по результатам реконструкций палеорельефа в конце эрозионно-тектонической фазы вышеназванный участок находился в пределах гидрографической сети, представленной речками небольшой протяженности.

В это же время восточнее близлежащего с. Павловки сформировался водоем, в который впадала река. Палеогидрографические условия, восстановленные на основе картографического моделирования, объясняют этот интересный факт находок пресноводных известняков. Полученная модель палеогидрографической сети, представленная на территории междуречья Днестр-Прут системой небольших речек проточных и бессточных озер, объясняет и другой, не менее интересный факт.

Вблизи с. Московской МССР в глинисто-известковых песчаниках пепельно-серого цвета найдена фауна моллюсков, резко отличающаяся видовым составом, размером форм и другими существенными признаками от нижнепонтической фауны, распространенной на юго-западе УССР. Кроме ранее известных форм обнаружены новые виды относительно крупных экземпляров.

В с. Верхние Андруши МССР в аналогичных песчаниках состав фауны моллюсков существенно иной. На этом же гипсометрическом уровне в пределах остальной территории встречаются глины с гипсом, мергели с нижнепонтической фауной относительно крупных размеров, фаунистически немые пески и другие формирования. Подобная литологическая и палеонтологическая пестрота также подтверждается моделью палеогидрографической сети.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРАПТОЛИТОВ В ПАЛЕОЗОЙСКИХ МОРЯХ И ТИПЫ ГРАПТОЛИТОСОДЕРЖАЩИХ ПОРОД

Граптолиты, известные палеонтологам уже без малого 250 лет, давно признаны одной из важнейших в стратиграфическом отношении групп организмов. Многие исследователи считают, что областями, наиболее благоприятными для их жизни, были районы распространения тонких детритсодержащих илов. Однако относительно приуроченности последних к тем или иным участкам палеобассейнов нет единого мнения. Одни авторы приводят многочисленные факты, свидетельствующие о прибрежно-мелководнодельтовом происхождении граптолитовых сланцев, другие указывают на приуроченность таких сланцев к глубоководным частям палеобассейнов. Имеются также мнения, согласно которым граптолитовые сланцы могли образоваться как в прибрежных, так и в удаленных от берега частях бассейна. Наиболее вероятным представляется последнее, однако это предположение пока еще не получило должного обоснования.

До сих пор выяснение образа жизни граптолитов основывалось на изучении особенностей тех отложений, в которых захоронены их остатки, и на изучении морфологии граптолитов. Между тем значение каждой из этих двух групп признаков неодинаково. Знание деталей морфологии дает возможность достаточно достоверно судить о некоторых особенностях образа жизни граптолитов. Так, например, обнаружение у представителей многих семейств плавательных приспособлений того или иного типа доказывает, что большинство граптолитов были планктонными или эпипланктонными формами. Литологический состав вмещающих пород не дает прямых указаний относительно условий жизни граптолитов, поскольку последние при жизни не были связаны с дном (Ross, 1961). Поэтому изучение условий жизни граптолитов и условий образования различных типов граптолитсодержащих пород требуют различного подхода. Для решения первого вопроса значительную помощь могут оказать сведения о современном планктоне, а для решения второго — особенности пород, заключающих остатки граптолитов, и некоторые данные о современном осадкообразовании.

Известно, что для любой группы организмов очень важным является тот период их существования, когда они проходят процесс становления в качестве самостоятельной ветви органического мира. В частности, именно в это время закладываются основы пищевых связей, являющихся составной частью самых важных отношений между организмами. С этой точки зрения весьма интересен вывод многих исследователей о том, что в кембрии и ордовике широкое развитие имели лишь водоросли, а наземные растения в это время

только начинали свое развитие (Криштофович, 1957; Комаров, 1961; Горский, 1964). Это означает, что значительного приноса детрита реками в то время не могло быть. Это тем более очевидно, если учесть следующее обстоятельство. Даже в настоящее время при наличии пышной наземной растительности и высокоразвитой речной сети ежегодное образование гумуса в Мировом океане (Скопинцев, 1961) составляет: а) планктонного происхождения — 4.5×10^9 т; б) принос реками терригенного гумуса — 3.6×10^8 т.

Страхов (1950) приводит очень близкие цифры для Каспийского моря, отмечая следующее: „Общая продуктивность Каспия — 143 млн т сухого органического вещества в год, а внос органического вещества Волгой всего 1,5–3 млн т в твердой фазе и 5,6–6,7 млн т в растворенной форме. Как видим, накопление органического вещества в водоеме происходит в подавляющей массе за счет организмов самого моря, а не за счет вноса реками“.

Таким образом, даже в современном Мировом океане, как и в морях закрытого типа, объем водного гумуса планктонного происхождения почти в 15 раз превосходит количество приносимого реками терригенного гумуса. В раннепалеозойских же морях эта разница, несомненно, была еще более значительной. Поэтому вероятнее всего, что главным источником питания граптолитов был не приносимый с суши детрит, а гумус планктонного происхождения — главным образом фитопланктон.

Теперь, исходя из того, что граптолиты в своей основной массе были зоопланктоном и источником питания для них служил морской фитопланктон, попытаемся определить возможные ареалы распространения их в палеозойских морях.

Как отмечает Зенкевич (1951), распространение плотности населения в море находится в зависимости от распределения пищи, что, по-видимому, справедливо и для морей далекого прошлого. Поэтому большой интерес представляют сведения о современном планктоне, и в частности, следующие.

Развитие фитопланктона зависит от двух основных факторов — освещенности и минеральных солей, необходимых для построения тела. Но свет в нужных для успешного развития растений количествах проникает только в самый верхний слой моря, а основная масса лимитирующих развитие фитопланктона питательных солей сосредоточена в глубже лежащих слоях. Поэтому наиболее оптимальные условия для развития фитопланктона наблюдаются вблизи побережий, где наряду с достаточной освещенностью очень интенсивна вертикальная циркуляция вод. Дальше от берега, в открытых океанических просторах, такие благоприятные условия встречаются лишь на отдельных участках, где имеются восходящие течения. Во всяком случае в береговой зоне фитопланктон богаче по крайней мере в 5 раз (Зенкевич, 1951; Харвей, 1938, 1948). Таким образом, в горизонтальном распространении фитопланктон образует как бы пояс,

протягивающийся вдоль побережий. Вертикальное же распространение фитопланктона ограничено приповерхностным слоем небольшой мощности (примерно 100 м), ниже которого количество его резко сокращается.

Что касается зоопланктона, то диапазон его вертикального распространения значительно более широк. Для него характерно постепенное перемещение, концентрация его в разные сезоны года и в разное время суток на разных глубинах, изменение глубины обитания одного и того же вида на разных стадиях развития и пр. (Богоров, 1948, 1959; Маштакова, 1962). Поэтому делать какие-либо предположения о глубине обитания граптолитов весьма затруднительно. Можно лишь по аналогии с современным зоопланктоном предполагать, что она как у отдельных видов, так и у одного и того же вида могла быть самой различной. В горизонтальном же распространении современного зоопланктона отчетливо устанавливается определенная закономерность.

Так, Беклемишев (1957) указывает, что наибольшее количество зоопланктона приходится на места со средним количеством фитопланктона. В пространственном распределении животного планктона это обстоятельство выражается в возникновении так называемого „краевого эффекта“, при котором наибольшая плотность населения образуется по краям зоны обильного цветения воды водорослями, убывая в числе как с падением, так и с увеличением концентрации последних. Поэтому вблизи берега количества зоопланктона значительно меньше, нежели на некотором удалении от него. Это хорошо иллюстрируется данными по зоо- и фитопланктону Берингова моря (Семина, 1955). Среднегодовая биомасса фитопланктона в глубоководной части Берингова моря равна $0,01 \text{ г/м}^3$, а в мелководной — 1 г/м^3 . Таким образом, в мелководной части моря биомасса фитопланктона в 100 раз больше, чем в глубоководной. Величина же продукции фитопланктона в обоих частях моря одного и того же порядка. Беклемишев отмечает, что малая биомасса фитопланктона в глубоководной части моря объясняется более сильным выеданием его зоопланктоном, т.е. большим количеством зоопланктона на этих участках моря. Зенкевич (1963) для Баренцева моря отмечает, что по мере продвижения из открытых его частей вглубь заливов средняя биомасса зоопланктона (мг/м^3) падает:

Открытые части Баренцева моря	140
Большие заливы, свободно сообщающиеся с морем....	49
Небольшие заливы, более или менее изолированные	
от моря	49

Как видим, в пространственном отношении зоопланктон образует второй пояс, протягивающийся вдоль побережий, причем ареалы распространения фито- и зоопланктона частично накладываются друг на друга.

По всей вероятности, в горизонтальном распространении граптолитов имелись примерно те же закономерности, которые установлены для современного зоопланктона: в общем поясное расположение вокруг участков суши, подводных поднятий и отмелей – на большем удалении от них, по сравнению с фитопланктоном.

Всеми без исключения исследователями отмечается прямая зависимость между содержанием остатков граптолитов и содержанием органического вещества в породе. Аналогичная закономерность установлена при изучении количественного соотношения содержания остатков планктона и органического вещества в осадках современных морских бассейнов. Это чрезвычайно важное обстоятельство, так как оно позволяет, пользуясь данными по современному осадкообразованию, делать интересные выводы, касающиеся бассейнов далекого прошлого.

Выше было сказано, что ареалы распространения граптолитов протягивались полосами вдоль побережий. Это были, так сказать, „поля жизни граптолитов“. Отмирая, колонии их опускались вниз, подхватывались течениями и перемешались до тех пор, пока не достигали затишной зоны, или, как выражаются гидрологи, „зоны гидродинамической тени“. Другими словами, „поля жизни“ граптолитов могли не совпадать и, видимо, чаще всего не совпадали с площадями их захоронения. В пользу такого предположения свидетельствуют данные о характере распределения остатков организмов и органического вещества в современных водоемах, приведенные в работах Страхова (1950, 1954).

Как установлено, содержание органического вещества в осадках контролируется распределением биомасс организмов в воде (и частью на дне). Но это контроль в самых общих чертах, так как места „сгущений жизни“ в планктонной пленке не проектируются прямо на дно бассейнов. Движениями воды трупы планктонных организмов переносятся на некоторое расстояние вглубь бассейна и только после этого они захороняются. Однако этот горизонтальный снос, указывает Страхов, в данном случае пространственно ограничен и не нарушает общей приуроченности органического вещества к прибрежной полосе тонких илистых грунтов, к зоне максимального развития планктона, он только расширяет эту зону. Таким образом, в океанах и крупных окраинных водоемах, таких как Японское море, максимальные значения органического углерода (в процентах) тяготеют к прибрежным глубинам континентального склона и началу глубоководной котловины; центральные же области последней обеднены органическим веществом. Страхов объясняет это тем, что благодаря большой ширине моря горизонтальный снос трупов планктона еще не в состоянии доставлять больших масс органического вещества к центру водоема. При дальнейшем же уменьшении размеров бассейнов – во внутриконтинентальных морях: Черном, Каспийском, Аральском, а тем более в озерах: Балхаш, Байкал и других –

картина резко меняется. Хотя и у этих водоемов максимум развития биомасс по-прежнему сосредоточен в прибрежных частях, максимум накопления органического вещества в осадках (в процентах) сосредоточивается уже в центральных частях бассейнов. Происходит это потому, отмечает далее Страхов, что в связи с сокращением размеров бассейнов горизонтальный снос трупов планктона и вымываемого органического вещества бентоса достигает уже центральных частей водоемов, где, суммируясь с органическим веществом пелагической пленки, и дает в результате максимальный процент органического углерода в осадке. Страхов подчеркивает, что как в океанических бассейнах, так и в бассейнах закрытого типа главным механизмом, контролирующим разнос трупов планктона и органического вещества, а также их локализацию в осадках, является механическая седиментация, т.е., иными словами, гидродинамический режим.

Если описанные закономерности имели место и в бассейнах далекого прошлого, то следует ожидать, что при палеогеографических исследованиях, касающихся ордовика и силура, могут встретиться два типа (по меньшей мере) граптолитовых сланцев: сланцы, происхождение которых связано с бассейнами открытыми, океанического типа, и сланцы, образовавшиеся в бассейнах полузамкнутых, закрытых, типа Черного моря. Действительно, среди известных к настоящему времени районов распространения граптолитовых сланцев отчетливо намечаются два типа: районы, где граптолитовые сланцы протягиваются полосами вдоль бывшей береговой линии палеобассейнов, и районы, в которых граптолитовые „фации“ приурочены к центральным частям палеобассейнов. Примером района первого типа является Арктическая часть СССР и Сибирская платформа (Мирошников, 1960) в ордовике и силуре. Палеобассейны второго типа известны в Северной Америке (Ruedemann, 1947), Англии (Lawson, 1960) и в Южной Скандинавии (Berry, 1962).

Как в первом, так и во втором случае граптолитовые сланцы залегают среди нормально морских отложений и более или менее значительно удалены от береговой линии палеобассейна. Обе эти разновидности граптолитовых сланцев являют собой в сущности один тип, хотя в одном случае они приурочены к бассейну платформенной области, а в другом — к бассейнам геосинклинальных областей. Этот тип условно можно выделить под названием „отдаленные граптолитовые сланцы“.

Кроме того, имеется еще один тип граптолитовых сланцев, которые залегают среди пород, изобилующих признаками прибрежно-мелководного или подводно-дельтового происхождения. В таких отложениях граптолиты нередко содержатся в массовом количестве, здесь же находят эмбрионы, личинки и остатки граптолитов других возрастных стадий. Последнее обстоятельство позволило Обуту (1953, 1957, 1964) высказать предположение, что участками

наиболее пышного развития граптолитов являлись широкие спокойные лагуны, в которые впадали крупные реки, текущие с пенеппенизированной суши, поскольку граптолиты здесь, вероятно, не только жили, но и размножались.

Мирошников также приводит целый ряд фактов, свидетельствующих о том, что такие сланцы, как и заключающие их породы, являются прибрежно-мелководными, чаще всего подводно-дельтовыми отложениями, образование которых происходило, как правило, в условиях пониженной солености воды. Находимая в таких толщах морская фауна примитивна, угнетена. Остатки же граптолитов встречаются здесь в большом количестве. На основании этих данных Мирошников (1956, 1957, 1958, 1963) делает вывод о том, что граптолитовые фации представляют собой типичные прибрежно-мелководные и подводно-дельтовые отложения и что граптолиты жили в условиях пониженной солености морских вод. Однако последнее положение не может считаться доказанным. Породы, заключающие остатки граптолитов, — черные глинистые сланцы — исключают предположение о внезапном и быстром захоронении: накопление таких тонких илов происходит достаточно медленно. С учетом этого выглядит маловероятной естественная смерть граптолитов, захороненных здесь, не успевших пройти все стадии развития. Планктон развивается в водной среде, а не в осадке, попасть в который для него равносильно гибели.

Массовое нахождение остатков граптолитов всех стадий развития, от эмбрионов до взрослых форм, в осадке может быть объяснено массовой их гибелью под воздействием какого-то общего губительного фактора. Этот фактор был, очевидно, тот же самый, который угнетающе действовал на остальные морские организмы, остатки которых захоронены вместе с граптолитами, — резкое понижение солености воды и, следовательно, резкое понижение ее плотности. Массовая гибель планктона, попадающего в опресненные участки, наблюдается и в современных океанах и морях.

Так, Оммани (1963), касаясь условий жизни планктона, пишет: „Большинство яиц и личинок имеют удельный вес, не слишком отличающийся от удельного веса морской воды, в которой они развиваются. Плотность морской воды, зависящая от ее температуры и солености, остается в узких пределах одинаковой на огромных пространствах океана. Только в тех случаях, когда в устьях рек и вблизи берегов с морской водой смешивается пресная, резкое изменение ее плотности серьезно нарушает условия жизни. Если плотность снижается слишком сильно, яйца и личинки оказываются тяжелее воды и опускаются на дно“. Очевидно, в таких именно условиях и образовались граптолитовые сланцы второго типа, и они, следовательно, характеризуют условия среды, которые были губительными для граптолитов, как и для других попавших в эту обстановку морских организмов. Этот тип граптолитовых сланцев можно назвать прибрежным.

Таким образом, среди граптолитовых сланцев следует различать два типа. Правда, сейчас трудно дать какие-либо литологические критерии, по которым можно было бы уверенно их различать. Пока что это удается делать лишь после изучения палеогеографии и характера распространения граптолитосодержащих пород в палеобассейнах. Осложнения вносит также то обстоятельство, что при наличии соответствующих условий образование черных детритосодержащих илов могло, по-видимому, происходить в любой части шельфа, от подножия континентального склона до литорали включительно. Все же можно надеяться, что после детального сравнительного изучения различных типов граптолитосодержащих пород удастся выявить их характерные черты, их сходство и различия. Однако уже сейчас, установив сам факт существования разных типов граптолитовых сланцев, можно сделать некоторые выводы. В частности, становится понятной причина давних разногласий в вопросе о происхождении граптолитовых сланцев. Такие крайние взгляды, как Марра о приуроченности их к наиболее удаленным, центральным участкам палеобассейнов, и Мирошниково о прибрежно-мелководном и подводно-дельтовом их происхождении, не являются взаимоисключающими — просто эти исследователи говорят о разных типах сланцев.

Имеется еще один тип граптолитосодержащих пород, которые в пространственном отношении располагались в палеобассейнах между отдаленными и прибрежными граптолитовыми сланцами, занимая большую часть шельфа и континентального склона. В этой части бассейна с приближением к берегу происходит постепенная смена чисто морских вод прибрежно-морскими и, наконец, опресненными, если имелись для этого условия. Данный тип граптолитосодержащих пород может быть назван промежуточным. Он представлен отложениями самого различного петрографического и гранулометрического состава, но содержание остатков граптолитов здесь относительно невелико и они встречаются совместно с остатками донных организмов. Ширина зоны распространения промежуточного типа осадков, а следовательно и сближенность отдаленных и прибрежных граптолитовых илов в палеобассейнах, зависела от ширины зоны взмучивания, которая обычно близко совпадает с шириной шельфа. Поэтому зона образования граптолитосодержащих илов могла располагаться ближе или дальше от берега в зависимости от глубины взмучивания, т.е. в зависимости от уклона дна.

В заключение несколько слов о термине „граптолитовая фация“. Это очень неопределенное понятие. Граптолитовые фации в собственном смысле — черные детритосодержащие сланцы с остатками граптолитов. Однако в литературе очень часто под этим названием описываются любые породы, содержащие остатки граптолитов. Реже встречаются более широкие по смыслу, но зато более точные названия таких пород, например „граптолитовые слои“ (Му

Энь-чжи, 1957). Использование термина „граптолитовая фация“ представляется нежелательным, и во избежание путаницы и недопонимания лучше говорить „граптолитовые слои“ или „граптолитосодержащие породы“.

Л и т е р а т у р а

- Б е к л е м и ш е в К.В. О пространственных взаимоотношениях морского зоо- и фитопланктона. - Тр. Инст. океанол. АН СССР, 1957, т. XX.
- Б о г о р о в В.Г. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное расчленение вод океана. - Тр. Инст. океанол., 1943, т. II, вып. 43.
- Б о г о р о в В.Г. Биологическая структура океана: - Докл. АН СССР, 1959, т. 128, № 4.
- Г о р с к и й И.И. О древнейших ископаемых остатках животных и растений. М., 1964 (т. VII сессии ВПО).
- З е н к е в и ч Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря, Т. 1. - „Мировой океан“, 1951.
- З е н к е в и ч Л.А. Биология морей СССР. М., 1963.
- К о м а р о в В.Л. Происхождение растений. М., 1961.
- К р и ш т о ф о в и ч А.Н. Палеоботаника. Л., 1957.
- Л и с и ц ы н А.П. Процессы современного осадконакопления в Беринговом море. - В кн.: Современные осадки морей и океанов. М., 1961.
- М а ш т а к о в а Г.П. Взаимоотношение фито- и зоопланктона в весенне-летний период в северо-западной части Черного моря. - „Океанология“, 1962, т. 11, вып. 6.
- М и р о ш н и к о в Л.Д. К вопросу о происхождении граптолитовых сланцев. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1956, № 7.
- М и р о ш н и к о в Л.Д. О находке остатков наземных растений в граптолитовых сланцах. - Ежегодн. ВПО, 1957, т. XV1.
- М и р о ш н и к о в Л.Д. О происхождении граптолитовых сланцев платформенных областей. - Вестн. ЛГУ, сер. геол. и геогр., 1958, № 18, вып. 3.
- М и р о ш н и к о в Л.Д. Палеогеография и история граптолитовых фаций Арктической части СССР. - Докл. сов. геол. на XX1 сессии МГК. Проблема 12. Региональная палеогеография. М., 1960.
- М и р о ш н и к о в Л.Д. Граптолитовые фации - мелководные терригенные отложения каледонского тектоно-фациального цикла осадконакопления. - В кн.: Дельтовые и мелководные морские отложения. М., 1963.
- М у Э н ь - ч ж и . Условия существования граптолитов. - „Дичжи-Чжиши“, 1957, № 6.

- Обут А.М. Граптолиты *Graptolithina* Bronn, 1846, emehd Lapworth, 1875. - Докл. АН СССР, 1953, т. 92, № 4.
- Обут А.М. Граптолитовые сланцы силура и связанные с ними нефтепроявления в Средней Азии. - В кн.: Геология и геохимия. Л., 1957.
- Обут А.М. Граптолиты. - В кн.: Основы палеонтологии СССР, т. 10, М., 1964.
- Оммани Ф.Д. Океан. Л., 1963.
- Семина Г.И. К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море. - Докл. АН СССР, 1955, т. 101, № 5.
- Скопичев Б.А. Некоторые результаты изучения органического вещества в морских водах применительно к познанию процессов осадкообразования. - В кн.: Современные осадки морей и океанов (Тр. совещ. 24-27 мая 1960 г.). М., 1961.
- Страхов Н.М. К познанию закономерностей и механизма морской седиментации. - Изв. АН СССР, сер. геол., 1950, № 1.
- Страхов Н.М. Общая схема осадкообразования в современных морях и озерах малой минерализации. - В кн.: Образование осадков в современных водоемах. М., 1954.
- Харвей Х.В. Биохимия и физика моря. М., 1938.
- Харвей Х.В. Современные успехи химии и биологии моря. М., 1948.
- Berry W.B.N. Ordovician Graptolithes and ecology. - *J. Paleont.*, 1962, vol. 36, No 2, March.
- Lawson J.D. The Succession of Shelli Faunas in the British Ludlovian, Report of the Twenty-session Norden, Part VII. Copenhagen, 1960.
- Ruedemann R. Graptolites of North America. - *Geol. Soc. Amer.*, 1947, mem. 19.

Г.А. Стукалина

ЗАВИСИМОСТЬ СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО ЗНАЧЕНИЯ СТЕБЛЕЙ КРИНОИДЕЙ ОТ РАЗЛИЧНЫХ ПРИНЦИПОВ ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

Стебли древних морских лилий играют большую роль при расчленении и корреляции региональных стратиграфических подразделений. Вместе с тем при переходе к межрегиональным корреляциям, к решению вопросов о возрасте пород и выяснению биогеографиче-

ских связей фауны приходится встречаться с рядом осложнений. Так, представляют большие трудности сопоставления комплексов раннедевонских криноидей Средней Азии, Кузбасса и Казахстана или комплексов ордовикских и раннесилурийских криноидей Казахстана и Средней Азии и т.п., которые обнаруживают значительно больше различий, чем сходства.

Несопоставимость комплексов в рассматриваемых случаях связана чаще всего с типологическим подходом определения члеников, что выражается в отнесении каждого нового морфологического типа члеников независимо от положения их в стебле к новому виду. Например, как следует из описания пестеревских известняков среднего эйфеля Кузбасса, членики *Pesticrinus cingulatus* (Quenst.) из одного местонахождения отнесены к шести различным видам (Дубатолова, 1964). В нижнем девоне Юго-Западного Тянь-Шаня также из одного местонахождения определено 14 видов рода *Melocrinites*, 6 видов рода *Zeravshanocrinus*, 4 вида рода *Kstutocrinus* (Шевченко, 1966). Обилие видов в выделяемых комплексах, создающее впечатление эндемичности и оригинальности систематического состава криноидей в каждом отдельном регионе, является следствием слабой разработки критериев таксономической оценки морфологических особенностей члеников криноидей. Это в значительной степени определяется методом их изучения и принципами классификации, на основе которых проводится их систематизация.

Основной принцип, который используется в подавляющем большинстве существующих классификаций стеблей криноидей, можно определить как морфографический, поскольку морфологические особенности стеблей в них описываются, но не выясняются их функциональное значение и происхождение. Выделение таксономических единиц при этом основывается на чисто морфологических критериях, что предполагает условность соподчинения таксономических категорий.

Среди классификационных схем члеников криноидей, в основе которых лежит морфографический принцип, можно было бы выделить два типа, отражающих определенные этапы изучения члеников стеблей морских лилий.

Отражением первого этапа можно считать классификационные схемы, в которых основной таксономической единицей является видовая категория. К ним относятся классификации Моора (Moore, 1938) и Елтышевой (1956, 1959). Почти вся совокупность морфологических признаков члеников стеблей в этих классификациях, за исключением двух — очертания члеников и очертания осевого канала, — рассматривается как видовые признаки. Естественно поэтому, что почти каждый новый морфологический тип члеников стеблей попадает в категорию „нового“ вида. Как следует из практики определительских работ, в один вид при этом часто объединяются чле-

ники близкой морфологии не только различного положения в стебле, но и относящиеся к разным стратиграфическим уровням. Таксономический объем таких видовых категорий может расширяться неограниченно, что влечет за собой постепенную утрату их стратиграфического значения.

В качестве родовой категории в рассматриваемых классификациях принимаются условные роды: *Cyclocyclopa*, *Cylopentagonopa*, *Pentagonocyclopa*, *Ellipsoellipsopa* (Moore, 1938) и их младшие синонимы: *Cyclocyclicus*, *Pentagonocyclicus*, *Cylopentagonalis*, *Ellipsoellipticus*, а также *Pentagonopentagonalis*, *Tetragonotetragonalis*, *Tetragonocyclicus*, *Trigonotrigonalis*, *Trigonocyclicus* (Елтышева, 1960, 1964; Елтышева, Стукалина, 1963; Дубатолова, 1964). Эти таксономические группы целесообразно рассматривать как сборные родовые группы (*collective group*) в трактовке статьи 42с Международного Кодекса зоологической номенклатуры, принятого XV Международным Зоологическим Конгрессом (1966). Выделение этих подразделений основывается на двух признаках, относящихся к очертанию члеников и очертанию осевого канала. Если же принять во внимание, что очертание члеников — признак неустойчивый даже в пределах стебля одной особи морской лилии и коррелятивно зависит от очертания осевого канала или лигаментного поля, то диагностическим признаком рассматриваемых родовых групп нужно считать лишь один признак, относящийся к очертанию осевого канала. Как самостоятельные систематические единицы такие группировки вряд ли могут представлять стратиграфическую ценность, поскольку вертикальный интервал их безграничен и распространяется не только на палеозой, но и на мезозой и кайнозой, вместе взятые (рис. 1).

Однако было бы несправедливым совершенно отрицать значение сборных родовых групп типа *Cyclocyclopa* (= *Cyclocyclicus*). Такие группы, определяемые Международным Кодексом зоологической номенклатуры „как совокупность опознаваемых видов, родовая принадлежность которых неясна“, могут играть роль временных, но необходимых коллекторов для малоизученных видов. Необходимость таких группировок совершенно очевидна, если учитывать, что проводимые в настоящее время исследования члеников морских лилий являются лишь введением в их изучение и что в ближайшие десятилетия следует ожидать описания десятков новых видов, для установления стабильного систематического положения которых потребуется еще много времени.

Ко второму типу классификаций относятся схемы, в основе которых лежит морфографический принцип (Вялов, 1958; Елтышева, 1957; Warren, 1962; Moore et Jeffords, 1968). В отличие от классификаций первого типа, где основной таксономической категорией является вид, в рассматриваемых классификационных схемах

		●	◐	◑	◒	◓	◔	◕	◖	◗	◘	◙
Kz												
	Mz											
Pz	P											
	C											
	D											
	S											
	O											
	Ст											
		<i>Cyclocyclopa Moore, 1938 (= Cyclocyclicus Yelt., 1955)</i>	<i>Cyclopentagonopa Moore, 1938 (= Pentagonocyclicus Yelt., 1955)</i>	<i>Pentagonocyclopa Moore, 1938 (= Cyclopentagonalis Yelt., 1955)</i>	<i>Ellipsoellipsopa Moore, 1938 (= Ellipsoellipticus Yelt., 1955)</i>	<i>Pentagonopentagonalis Yeltyschewa, 1955</i>	<i>Tetragonotetragonalis Yeltyschewa, 1963</i>	<i>Tetragonocyclicus J. Dubatolova, 1964</i>	<i>Trigonotrigonalis J. Dubatolova, 1959</i>	<i>Trigonocyclicus Yeltyschewa, 1963</i>		

Рис. 1. Стратиграфическое распространение родовых групп классификаций Р. Моора (Moore, 1938) и Р.С. Елтышевой (1956, 1959).

основной таксономической единицей является род или семейство. Диагностическими признаками таких родов или семейств являются произвольно выбранные морфологические особенности, относящиеся к строению сочленовой или боковой поверхностей члеников. Чаще всего в качестве таковых выступают оригинальные особенности строения члеников. Так, например, стебли с десятилопастным лигаментным полем выделяются в семейство *Decacrinidae* Yelt., 1957, с пятилопастным лигаментным полем – в роды *Zeravchanocrinus* Schewtchenko, 1964, *Petalerisma* Moore et Jeffords, 1968, *Floripilla* Moore et Jeffords и т.д., с пятилопастным осевым каналом – в роды *Bystrowicrinus* Yelt., 1963

и *Obuticrinus* Yelt., 1963, бочонкообразные членики объединяются в род *Kstutocrinus* Schewtschenko, 1964 и т.д.

Рассматриваемые группировки первоначально имеют вполне ясную таксономическую сущность. Однако по мере нахождения новых морфологически сходных форм из разных стратиграфических уровней, разделенных иногда крупными временными разрывами, равными нескольким эпохам или даже нескольким периодам, они превращаются в гетерогенные группировки широкого стратиграфического распространения. Так, в семейство *Decacrinidae* первоначально были объединены членики стеблей с десятилопастным лигаментным полем, происходящие из среднего и нижнего девона (Елтышева, 1957). Впоследствии стратиграфический интервал этой группы был значительно расширен, так как в нее были включены новые членики с десятилопастным лигаментным полем, происходящие из раннего ордовика (Елтышева, 1964).

Неудовлетворительное состояние вопросов, связанных с таксономической оценкой морфологических особенностей стеблей морских лилий (а отсюда оценки критериев видовой, родовой и семейственной принадлежности), сильно ограничивает применение их в стратиграфических целях и часто приводит к утрате первоначально достигнутых успехов в этой области. Сказанное, правда, в значительной мере определяется тем, что изучение стеблей древних криноидей проходит еще первый этап исследований, который характеризуется рассмотрением стеблей морских лилий вне связи с чашечками и без анализа их эволюционных изменений.

Слабая разработка основ систематики члеников стеблей морских лилий стимулирует поиски иных путей таксономической оценки их морфологических особенностей. Изучение стеблей палеозойских и мезозойских морских лилий показывает, что существуют все предпосылки для перехода ко второму этапу исследований, где основной задачей является выяснение эволюционных закономерностей морских лилий по стеблям и таксономической оценки стеблей с этих позиций.

Применение морфофункционального анализа к стеблям морских лилий позволяет выделить целый ряд генетически связанных морфофункциональных типов стеблей, объяснить их происхождение и наметить возможные направления развития. С этих позиций более объективной становится таксономическая оценка морфологических особенностей стеблей. Появляется возможность из всей суммы на первый взгляд равнозначных признаков выделять главные и второстепенные, определять их корреляцию и соподчиненность.

Так, например, довольно легко устанавливаются соотношения таких признаков, как размеры и очертания осевого канала с размерами и очертанием лигаментного поля, очертания члеников с очертанием осевого канала и очертанием лигаментного поля, высоты члеников с толщиной и высотой ребер и т.д. С выяснением корреля-

тивной связи морфологических особенностей члеников стеблей тесно связано обоснование их таксономического ранга, а следовательно и ранга систематических категорий, которые они определяют. Явления параллельного или конвергентного развития стеблей, естественно, могут привести к образованию одинаковых морфо-функциональных типов в различных генетических ветвях. Поэтому характеризующие их признаки целесообразнее относить к сравнительно невысоким таксономическим рангам, условно не выходящим за пределы рода и семейства. В зависимости от направления развития ими могут быть особенности строения осевого канала, лигаментного поля, характер ребристости, характер сегментации, соотношение диаметра и высоты члеников. При этом в общем случае признаками семейства являются признаки, отражающие направление развития стеблей, а признаками рода являются признаки, характеризующие уровень развития стеблей этого направления. В качестве видовых признаков можно рассматривать индифферентные, по терминологии Северцева (1949), признаки: детали строения боковой поверхности (орнаментация, степень выпуклости и т.д.), иногда детали строения сочленовой поверхности.

Появляющиеся более объективные критерии оценки диагностических признаков таксонов влекут за собой уточнение их систематического и стратиграфического положения. Становится возможным при этом различать морфологически сходные роды и семейства, развивающиеся параллельным путем, что значительно снижает возможность образования гетерогенных группировок широкого вертикального распространения.

Так, в приводимом выше примере с семейством *Decacrinidae* применение морфофункционального анализа и онтогенетических исследований существенно изменяет его объем, систематическое положение и диапазон вертикального распространения. Это семейство принадлежит к адаптивному направлению, связанному с развитием у монолитных члеников сложного десятилопастного лигаментного поля. Признак десятилопастного лигаментного поля является в данном случае основным диагностирующим признаком семейства, форма и размеры лопастей поля — диагностические признаки родов этого семейства. Анализ морфологических особенностей представителей семейства *Decacrinidae* убедительно говорит о том, что ордовикские представители декакринид (род *Plussacrinus* и *Decacrinus antiquus*) имеют лишь внешнее сходство с раннедевонскими представителями этого семейства (родами *Decacrinus*, *Kuzbassocrinus*, *Podolocrinus*). Они не имеют диагностических признаков семейства, значительно удалены от него во времени и резко отличны от рода *Pennatocrinus*, преемственные связи с которым у *Decacrinus* устанавливаются по данным индивидуального развития стеблей (Стукалина, 1968б).

Рассматриваемые направления исследований вызывают необходимость разработки классификационной схемы, которая могла бы отразить закономерности эволюционных изменений стеблей древних криноидей и возможные генетические взаимоотношения выделяемых таксонов. Такая схема была в свое время предложена автором (Стукалина, 1966, 1967, 1968а). Наиболее крупными таксономическими единицами в ней являются группы *Quadrilaterata*, *Pentamerata* и *Asegmentata*, диагностирующими признаками которых являются различные типы симметрии, в значительной мере определяющей общий план строения и морфологии стеблей морских лилий.

Группа *Pentamerata* по признакам, относящимся к различным типам сегментации стеблей и расположению лигаментных полей по отношению к осевому каналу, подразделяется на два отряда: *Angulata* и *Strialata*. К первому из них относятся стебли, у которых шовные линии сегментов проходят от угла осевого канала к углам члеников. Лигаментные поля таких стеблей развиваются в пределах сегментов в направлении от стенок осевого канала, внешняя грань члеников при этом приобретает очертание, повторяющее очертание лигаментного поля каждого сегмента; таким образом, осевой канал оказывается как бы перевернутым по отношению к лигаментному полю и очертанию членика, поскольку его углы не совпадают с их углами. У стеблей, утративших видимые следы сегментации, но сохранивших их во внутренней структуре члеников, закономерное развитие лигаментного поля позволяет легко распознать представителей этого направления развития. К отряду *Strialata* относятся стебли, швы сегментов у которых располагаются перпендикулярно сторонам осевого канала и сторонам члеников. Лигаментное поле этих стеблей развивается от углов осевого канала. Положение осевого канала у представителей этого отряда по отношению к очертанию лигаментного поля и очертанию члеников является „нормальным“, т.е. направление углов осевого канала совпадает с направлением углов лигаментного поля. Наиболее крупные этапы в развитии обоих отрядов определяют наличие или отсутствие признаков сегментации у стеблей.

Иллюстрация возможных генетических связей можно привести на примере отряда *Angulata*, объединяющего большую часть известных в раннем и среднем палеозое стеблей криноидей (рис. 2). Наиболее древней ветвью в отряде *Angulata* является семейство *Apertocrinidae* (col.), которое характеризуется наиболее простым строением и известной стабильностью широкой полости осевого канала, связанной с устойчивостью, и других черт наиболее примитивного строения стеблей: отсутствием лигаментных полей и низкими члениками.

Уменьшение внутренней полости стеблей определяет появление новых ветвей, примыкающих к *Apertocrinidae* (col.). При этом характер изменения полости осевого канала позволяет наметить два основных направления в ее развитии.

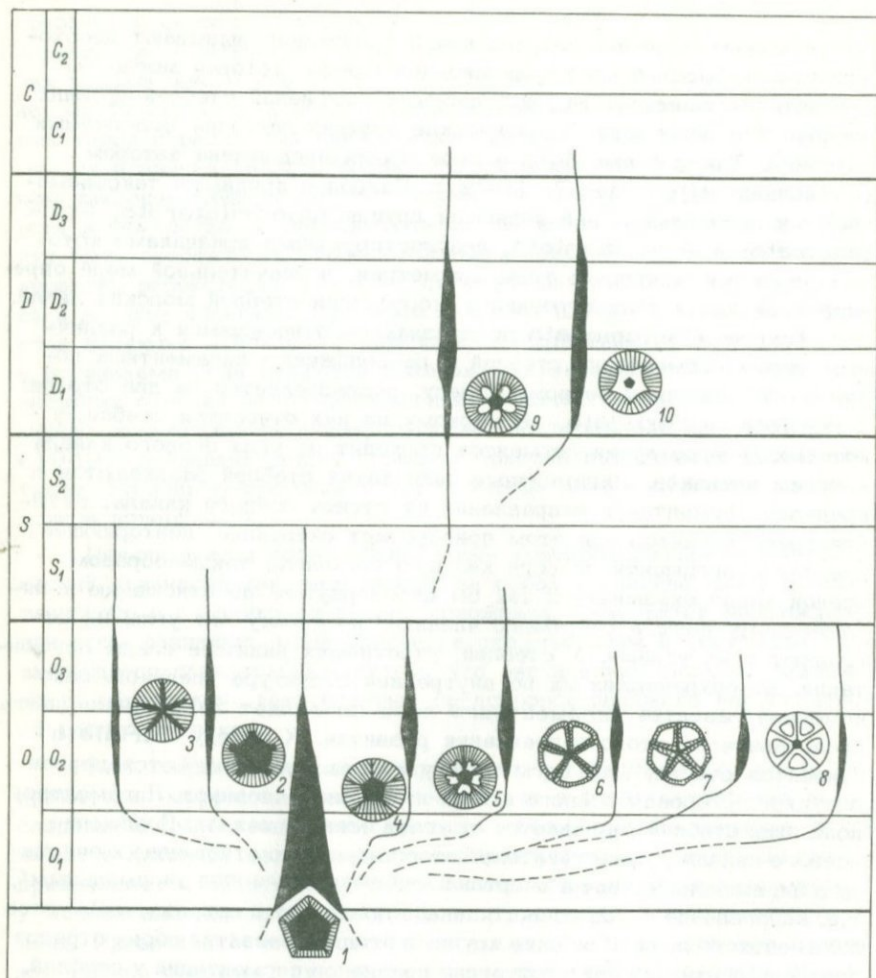


Рис. 2. Возможные генетические связи семейств отряда Angulata.

1 - Apertocrinidae (col.), 2 - Compositocrinidae (col.),
 3 - Bystrowicrinidae (col.), 4 - Malovicrinidae (col.),
 5 - Catagraphiocrinidae (col.), 6 - Particrinidae
 (col.), 7 - Baltocrinidae (col.), 8 - Babanicrinidae
 (col.), 9 - Anthinocrinidae (col.), 10 - Facetocrini-
 dae (col.).

Первое, наиболее прогрессивное, характеризуется простым уменьшением осевого канала при сохранении его основной формы. Ветви первого направления: *Malovicrinidae* (col.), *Catagraphiocrinidae* (col.) и *Particrinidae* (col.), *Baltocrinidae* (col.), *Babanicrinidae* (col.) образуют генетически тесно связанный комплекс. Наиболее древней ветвью в этом комплексе и наиболее мобильной в смысле формообразования является семейство *Malovicrinidae* (col.). Простое уменьшение внутренней полости у стеблей этого семейства сопровождается устойчивым сохранением неподвижного типа сочленения члеников, осуществлявшегося главным образом с помощью осевой связки. Представители *Malovicrinidae* (col.) являются весьма распространенными формами в среднем и позднем ордовике, в раннем силуре практически происходит полное угасание рассматриваемой ветви. Семейства *Catagraphiocrinidae* (col.), *Particrinidae* (col.) и *Babanicrinidae* (col.) в отличие от *Malovicrinidae* (col.) характеризуются хорошо развитой лигаментной связью члеников. Специализация стеблей в этом направлении связана с известной утратой мобильности в формообразовании, которое сводилось к развитию и совершенствованию различных типов лигаментного соединения члеников. Ветви *Catagraphiocrinidae* (col.), *Baltocrinidae* (col.) и *Babanicrinidae* (col.), являясь весьма характерными для среднего и позднего ордовика, практически заканчивают свое существование к началу силура, а семейство *Particrinidae* (col.), пышный расцвет которого наблюдается в среднем ордовике, прекращает свое существование уже в начале позднего ордовика.

Для второго направления весьма характерно изменение осевого канала у стеблей криноидей, проходившее по линии сужения его с образованием дифференцированных лопастей. Образование лопастей, направленных в углы члеников, при все возрастающем сужении основной центральной части канала как бы компенсирует это сужение, сохраняя общие крупные размеры канала. Не случайно при этом сохраняется и общий безлигаментный неподвижный тип сочленения члеников стеблей, свойственный ширококанальным сегментированным стеблям. Наиболее древней ветвью этого направления является семейство *Compositocrinidae* (col.), генетически тесно примыкающее к семейству *Apertocrinidae* (col.). Стебли *Compositocrinidae* (col.) характеризуются широкой внутренней полостью, в которой различается очень широкая центральная часть и короткие лопасти, направленные в углы члеников. История развития *Compositocrinidae* (col.) прослеживается от среднего ордовика до позднего силура. Сужение внутренней полости стеблей рассматриваемого направления выражается в постепенном уменьшении его центральной части и образовании длинных лопастей. Лопастей канала вначале имеют связь с центральной полостью, а впоследствии ее утрачивают, превращаясь в самостоятель-

ные каналы. Такими признаками характеризуется семейство *Bystrowicrinidae* (col.), тесно связанное по своему происхождению с семейством *Compositocrinidae* (col.). Представители этого семейства известны уже в конце раннего ордовика. Наибольшее же разнообразие его форм наблюдается в позднем ордовике и раннем силуре. Угасание ветви, к которой относится семейство *Bystrowicrinidae* (col.), происходит в конце позднего силура.

Дальнейшее развитие стеблей типа *Malovicrinidae* (col.) в направлении гибкости и подвижности при утрате сегментации приводит к развитию лигаментной связи, о чем в известной мере можно судить по строению лигаментного поля члеников стеблей. Сохранение во внутренней структуре шовных линий, определяющих тип сегментации, было определяющим в их развитии.

Характер и направленность развития лигаментной связи, развивающейся между швами сегментов, заложенных во внутренней структуре члеников, определяет направление других ветвей отряда *Angulata*. Одно из них характеризуется развитием пяти широких дифференцированных лопастей - *Anthinocrinidae* (col.). Другое - развитием лопастей, сливающихся друг с другом и образующих в плане пятиугольник - *Facetocrinidae* (col.). Обе ветви, по-видимому, генетически связаны между собой. Наиболее древней из них нужно считать *Facetocrinidae* (col.), первые представители которого известны уже в раннем силуре. Появление семейства *Anthinocrinidae* (col.) отмечается в конце позднего силура. В силуре оба семейства образуют еще малочисленные группы. В девоне оба семейства приобретают широкое распространение.

Рассмотренная классификационная схема является иллюстрацией возможных филогенетических связей древних морских лилий, определение которых основывается на изучении их стеблей. В основе генетических взаимоотношений выделяемых семейств лежит выяснение функционального значения морфологических особенностей стеблей на разных этапах их развития. Создание классификации стеблей морских лилий, основанной на филогенетических принципах, которая могла бы исключить подавляющее число полифилетических группировок, существенно повышает стратиграфическое значение этих ископаемых остатков. Таким образом, становится возможным использование стеблей древних криноидей не только в региональной стратиграфии, но и в межрегиональных корреляциях и при обосновании объемов и границ подразделений единой стратиграфической шкалы.

Л и т е р а т у р а

В я л о в О.С. О классификации стебельков морских лилий. - Тр. Львов. геол. об-ва при ун-те, 1953, палеонтол. сер., вып. 2.

- Дубатолова Ю.А. Морские лилии девона Кузбасса. М., 1964.
- Елтышева Р.С. Стебли морских лилий и их классификация. - Вестн. ЛГУ, 1956, сер. геол. и геогр., вып. 12.
- Елтышева Р.С. О новом семействе палеозойских морских лилий. - Ежегодник ВПО, 1957, т. ХУ1.
- Елтышева Р.С. Принципы классификации, методики изучения и стратиграфическое значение стеблей морских лилий. - Труды П сессии ВПО, 1959.
- Елтышева Р.С. Ордовикские и силурийские криноидеи Сибирской платформы. - Труды ВСЕГЕИ, 1960, нов. сер., т. 40, вып. 3.
- Елтышева Р.С. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (нижний ордовик). - В кн.: Вопросы палеонтологии, т. 1У. Л., 1964.
- Елтышева Р.С., Стукалина Г.А. Стебли ордовикских и нижнесилурийских криноидей Центрального Таймыра, Новой Земли и Вайгача. - Учен. записки палеонт. и био-стратиграф., 1963, вып. 2.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным Зоологическим Конгрессом. Л., 1966.
- Северцев Н.А. Морфологические закономерности эволюции, т. У. М.-Л., 1949.
- Стукалина Г.А. О принципах классификации стеблей древних морских лилий. - Палеонт. журн., 1966, № 3.
- Стукалина Г.А. О таксономических признаках сегментированных стеблей морских лилий. - В кн.: Биостратигр. сборник (Труды ВСЕГЕИ, 1967, нов. сер., т. 129, вып. 3).
- Стукалина Г.А. К систематике группы Pentamerata (Crinoidea). - Палеонт. журн., 1968а, № 1.
- Стукалина Г.А. К систематике семейства Decacrinidae. - Ежегодник ВПО, 1968б, т. XVIII.
- Шевченко Т.В. Морские лилии из верхнесилурийских и нижнедевонских отложений Юго-Западного Тянь-Шаня и их стратиграфическое значение. - Труды Упр. геологии Совета Министров Тадж.ССР, 1966, палеонтол. и стратиграф., вып. 2.
- Moore R. The use of fragmentary crinoidal remains in stratigraphic paleontology. - Bull. Sci. Lab. Denison, Univ., 1938, vol. 33.
- Moore R. et Jeffords R. Classification and Nomenclature of fossil Crinoides based on studies of dissociated parts of the ir columns. - The University of Kansas Publication, 1968, art. 9, ser. 46.
- Warren J.S. Form Classification of Crinoid Stems. - Geol. Soc. America Spec. Papers, 1962, N 68.

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ
В РАЗВИТИИ БЕЛЕМНИТИД

Белемнитиды испытали в своем историческом развитии длительный и сложный эволюционный прогресс, одним из показателей прогрессивности которого является усложнение строения белемнитов. Правда, очень трудно судить об усложнении строения мягкого их тела, так как эти животные являются полностью вымершей группой фауны, а ближайшие их родичи из ныне живущих двужаберных (отряд Decapoda) настолько отличны от них, что позволяют объяснить лишь некоторые стороны этого вопроса.

Ознакомление со строением ростров и фрагмоконов белемнитов от юрских до позднемиловых включительно показывает прежде всего, что общее развитие их шло главным образом по пути постепенного уменьшения размеров ростра и фрагмокона. При этом редукция фрагмокона (сокращение размеров) происходила значительно быстрее, что приводило ко все возрастающему превалированию относительных размеров ростра. Так, например, размеры ростров и фрагмоконов¹ юрских белемнитов варьируют в следующих пределах: ростры — от 35.0 до 350 мм и более, фрагмоконы — от 20.0 до 140.0 мм (соотношение — 0.40–0.50); у раннемиловых — от 35.0 до 130.0 мм и от 5.0 до 35.0 мм (соотношение — 0.23) и, наконец, у позднемиловых (без белемнителл и белемнелл) — от 25.0 до 125.0 мм и от 1.0 до 16.0 мм (соотношение — 0.05–0.16).

Однако на общем фоне сокращения размеров наблюдаются и некоторые отклонения от этого правила в отдельных эпохах. Так, если ростры меловых белемнитов значительно уступают по своим размерам юрским, то среди первых имеются барремские мезохиболиты и позднесенонские белемнителлы и белемнеллы, превосходящие по своим размерам соответственно более ранних валанжин-готеривских (*Pseudobelus* и *Conobelus*) и сенман-сантонских (*Actinocamax*, *Goniot euthis* и *Belemnelloamax*) белемнитов. Первое отклонение следует скорее всего связывать с локальным характером географического ареала самого рода *Mesohibolites*, свидетельствующим о специфических условиях его возникновения, развития и угасания. Этот род, по мнению автора, представлял собой боковое ответвление от основного, общего ствола развития белемнопсин.

¹ Во всех случаях отсутствия данных о фрагмоконах для сравнения были использованы размеры альвеолы.

Нельзя, по-видимому, сомневаться в определенном воздействии на рост раковин белемнителл и белемнелл сравнительно низкой температуры морей их обитания. Последнее находит свое подтверждение при сопоставлении средних данных изотопных температур по роствам белемнитов отдельных веков позднего мела, полученных различными авторами (Тейс и Чупахин, Найдин, 1957; Bowen, 1961; Engst, 1961 и др.). По этим данным устанавливается общая тенденция относительного уменьшения температур в кампан-маастрихте ($13-15^{\circ}$) по сравнению с турон-сантоном ($16-22^{\circ}$). Вполне допустимо, что при сравнительно низкой температуре среды обитания у этих организмов, так же, как и у многих других гидробионтов, живущих в холодных водах, размножение наступало несколько позднее. Следовательно, организм имел более долгий период для своего роста, ибо с наступлением размножения, как правило, рост или вовсе прекращается или заметно замедляется. Общая же закономерность постепенного сокращения размеров роства довольно хорошо прослеживается на примере развития ряда: *Hibolites* (верхний байос-апт) - *Mesohibolites* (баррем-апт) - *Neohibolites* (апт-нижний сеноман) и *Actinocamax* (сеноман-сантон).

Рассмотренное явление, связанное, с одной стороны, с облегчением веса скелета животного, а с другой - с упрочением его путем относительного роста роства, представляет собой один из примеров эволюционного прогресса в развитии белемнитид. Правда, исторически указанный эволюционный прогресс, т.е. процесс постепенной редукции фрагмокона и роства, происходил не совсем одинаково в разных ветвях развития. Так, например, у спирулид редукция роствого образования происходила значительно быстрее, чем редукция фрагмокона. У современных кальмаров, наоборот, роств присутствует, а фрагмокон претерпел полную редукцию. По сообщению Кабанова (1967), непосредственно исследовавшего роств кальмара *Moroteuthis robusta*, проостракум его, представляющий собой, по-видимому, некоторый рудимент жилой камеры предков белемнитов, сочленяется непосредственно с самим роством.

Как отмечают Зуев и Махлин (1965), „вес скелета некоторых кальмаров составляет менее 0,5% веса всего животного“. По мнению указанных авторов, „столь сильная редукция скелетных образований способствовала уменьшению веса тела; что является особенно важным при длительном быстром движении в толще воды“. Таким образом, указанное прогрессивное изменение довольно хорошо прослеживается исторически.

К числу проявлений прогрессивного развития у белемнитов следует относить также изменение положения осевой линии роства. Исследованиями многочисленных авторов установлено, что среди значительной части роствов юрских и некоторой части раннемеловых белемнитов часто встречаются формы, характеризующиеся в различной степени выраженным эксцентриситетом вершины альвео-

лы и апикальной линии. Причем характерно, что резким эксцентриситетом апикальной линии обладают ростры, которые в массе встречаются в мелководных осадках (Густомесов, 1961). Наличие на рострах белемнитов сильного эксцентриситета апикальной линии, по справедливому замечанию Густомесова, свидетельствует о приспособленности упомянутых белемнитов к придонному существованию. Вместе с тем этот же автор, правда с некоторой оговоркой, полагает, что эксцентриситет апикальной линии, возможно, был связан в определенной мере и с температурным фактором. В пользу этого он приводит данные изучения юрских белемнитов Русской платформы, по которым все без исключения южные формы (*Hibolites*, *Belemnopsis* и др.) имеют центральную или очень слабо смещенную от центра линию, а наиболее сильным эксцентриситетом эпикальной линии обладают, как правило, виды самых северных районов.

Интересно отметить, что примерно такая же картина наблюдается и в раннемеловую эпоху, когда представители бореальных родов *Cylindroteuthis* (*Arctoteuthis*) и *Lagonibelus* обладают значительно большим, по сравнению с южными хиболитами и их производными, отклонением апикальной линии.

Однако наряду с этим автор, так же как и Густомесов (1961), считает, что имеют место значительные отклонения от указанной закономерности как в юрское (*Megateuthis*), так и в раннемеловое (*Duvalia*) время, не позволяющие ставить положение апикальной линии в зависимость от температурного фактора. Автор согласен с мнением Густомесова о коррелятивной связи этого признака с образом жизни белемнитов и, в первую очередь, с их способностью к передвижению. Как показывает анализ, начиная примерно с середины раннемеловой эпохи ростры белемнитид (*Mesohibolites*-*Neohibolites*-*Parahibolites*-*Actinocamax*-*Goniotectis*-*Belemnitella*-*Fusiteuthis*) почти полностью утрачивают эксцентриситет апикальной линии (рис. 1). Следствием этого явилась потеря значительной уплощенности как брюшной (*Hibolites*, *Cylindroteuthis*, *Lagonibelus* и др.), так и боковых (*Duvalia*) сторон ростров. С этим, в свою очередь, были связаны изменения общих очертаний ростра в сторону сравнительно большей обтекаемости: все основные группы аптских и послепаптских белемнитов характеризуются хорошо заостренной обтекаемой формой ростра с центральным расположением апикальной линии.

Все это, вместе взятое, было, по-видимому, сопряжено с прогрессивными изменениями в органах движения самого животного. Правда, трудно разграничивать прогрессивный и приспособительный аспекты указанных изменений. Несомненно лишь одно - появление у белемнитид в процессе эволюционного развития нового свойства - приспособленности к относительно более высокой скорости движения, позволявшей животным с большей легкостью, чем это было возмож-

но для их предков, преследовать свою добычу и уходить от врага. Указанное, в свою очередь, должно было вызвать значительное улучшение питания и, следовательно, новый подъем жизнедеятельности организма.

Одним из важных прогрессивных признаков, повысивших в определенной мере морфо-функциональную организацию меловых белемнитов, по сравнению с их юрскими предками, является преобразование брюшной бороздки в брюшную щель (через спайку).

Сам факт постепенного изменения функции брюшной бороздки был уже ранее отмечен рядом исследователей (Крымголец, 1948 и др.). "...Постепенное и последовательное развитие щели, — пишет Крымголец (с. 100) — является прогрессивным признаком для ростров. У *Holcobelus* (аален) появляется плохо развитая спайка. У *Belemnopsis*, а затем *Hibolites* и его производных спайка выражена более отчетливо. С другой стороны, появляются формы, у которых помимо брюшной спайки имеется вторая — на спинной стороне (*Dicoelites*). Последняя одна лишь развивается у *Duvalia* и родственных с нею родов. Наконец, в мелу мы встречаем формы, у которых спайка преобразована в зияющую щель (*Belemnitella*)".

Как показывает анализ, брюшная бороздка у представителей родов *Belemnopsis*, *Hibolites*, *Mesohibolites* и *Neohibolites*, спинная и брюшная бороздки у *Dicoelites*, а также спинная бороздка у *Duvalia* проявляют значительное функциональное сходство друг с другом. Вероятнее всего предположить, что во всех указанных случаях они выполняли одну и ту же функцию. Характерная же для представителей родов *Belemnitella* и *Belemnella* зияющая брюшная щель мало сопоставима с брюшной бороздкой *Hibolites*, *Belemnopsis* и других родов. Примечательно, что у белемнителл брюшная щель проникает через всю стенку альвеолы и ограничена по своей длине только альвеолярной областью ростра. Возможно, что по аналогии с современными сепиями (Stevens, 1965) у белемнителл щель была связана с внутренней полостью животного посредством особой „сифонной поверхности“ фрагмокона.

Следует предполагать, что преобразование в процессе эволюции брюшной бороздки в щель связано, в первую очередь, с возникновением непосредственной тканевой связи между жизненно важными органами животного, расположенными в области альвеолы, и органами его брюшной полости. Оно, по-видимому, должно было обеспечить значительное улучшение кровоснабжения наружных органов и, в первую очередь, боковых плавников, которые у белемнителл представляются более развитыми морфологически и функционально, нежели таковые у *Belemnopsinae*, *Duvaliinae*, *Cylindroteuthinae*, *Nastitinae*, *Dimitobelinae* и других, лишенных щели (Густомесов, 1962). Подтверждается это наличием на брюшной стороне ростров *Belemnitellinae* густой сети отпечатков круп-

ных и мелких кровеносных сосудов, непосредственно связанных с глубоко вдавленными широкими спинно-боковыми бороздками и уплощениями. Интересно отметить, что ни у одного из допозднемеловых представителей белемнитов не наблюдается столь относительно сильного развития боковых борозд и кровеносных сосудов, как у белемнителлин.

Таким образом, в отличие от всех предковых форм у белемнителл и белемнелл наблюдается более специализированное и более усовершенствованное проявление шелевой связи с внешней поверхностью ростра. В связи с этим невольно напрашивается вывод о возможном существовании взаимосвязи между такими прогрессивными явлениями у белемнитов, как потеря в значительной степени эксцентриситета апикальной линии и преобразование брюшной бороздки в шель.

Как уже было отмечено выше, почти полная потеря в процессе эволюционного развития у ростров послеальбских белемнитов эксцентриситета апикальной линии способствовала выработке у них (*Goniot euthis*, *Belemnello camax*, *Belemnitella*, *Belemnella*) наиболее совершенной обтекаемой формы, что повлекло за собой значительное усовершенствование плавучих качеств этих белемнитов. С этим, вероятно, и было связано сравнительно более сильное развитие уже в позднемеловую эпоху у *Belemnitellinae* боковых плавников, потребовавшее, в свою очередь, значительного усиления их кровоснабжения. Последнее было достигнуто в процессе дальнейшей эволюции белемнитов посредством преобразования брюшной бороздки в зияющую шель и приобретения вследствие этого тканевой связи с внешней поверхностью ростра (*Belemnitellinae*).

Таким образом, явления прогрессивной эволюции отдельных элементов ростра у белемнитов представляют собой и результат и в то же время основу дальнейшей их эволюции.

Наиболее яркие примеры высоких темпов эволюции среди позднемеловых белемнитов показывают сантонские и кампанские белемнителлы и раннемаастрихтские белемнеллы. Характерно, что ускорение развития наблюдается также внутри отмеченной выше группы белемнитов. Так, если вид *Belemnitella praecursor* Stoll. (*B. praecursor praepraecursor*, *B. praecursor praecursor*, *B. praecursor media*, *B. praecursor submedia*, *B. praecursor murconatiformis*) эволюционирует в течение всего сантона и раннего кампана, а *Belemnitella mucronata* Link (*B. mucronata alpha*, *B. mucronata senior*, *B. mucronata mucronata*, *B. mucronata postrema*, *B. mucronata profunda*) в течение только кампанского века, то сменяемость форм в группах „*lanceolata*” и „*sumensis*” происходит уже в сравнительно еще более короткое раннемаастрихтское время.

Общий ход прогрессивной эволюции белемнитид сопровождался глубокими изменениями морфологии отдельных органов и их функций. Значительные изменения при этом претерпели также ростры белемнитов. Возникнув первоначально, на наш взгляд, как внутренний скелет – остов для поддержания мягкого тела животного, ростры белемнитов в процессе исторического развития приобрели прекрасно обтекаемую „торпедовидную” форму. Благодаря этому они получили значительно более широкие перспективы совершенствования активного плавания. Последнее, в свою очередь, сыграло, по-видимому, далеко не последнюю роль в выживании белемнитов.

Л и т е р а т у р а

- Г у с т о м е с о в В.А. К экологии верхнеюрских белемнитов (климатическая зональность в распространении, образ жизни, массовые прижизненные повреждения). – Тр. МГРИ, 1961, т. 37.
- Г у с т о м е с о в В.А. О значении боковых борозд ростра для разработки систематики белемнитов. – Палеонт. журнал, 1962, № 1.
- З у е в Г.В. и М а х л и н В.З. О функциональном значении ростра у антинокамаксов. – Палеонт. журнал, 1965, № 1.
- К а б а н о в Г.К. Скелет белемнитид. М., 1967.
- К р ы м г о л ь ц Г.Я. Генетические связи родов в семействе *Belemnoidae* d'Orbigny. – Материалы ВСЕГЕИ, общ. сер., вып. 8, 1948.
- Т е й с Р.В., Ч у п а х и н М.С., Н а й д и н Д.П. Определение палеотемператур по изотопному составу кислорода в кальците раковин некоторых меловых ископаемых Крыма. – „Геохимия”, 1957, № 4.
- B o w e n R. Paleotemperature Analyses of Mesozoic Belemnoides from Australia and New Guinea. – Bull. geol. Soc. Amer., 1961.
- S t e v e n s G.R. The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a Review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific Region. – New Zealand Geol. survey, Pal. bull., 1965, N 36.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
СТРАТИГРАФИЧЕСКОГО И ГЕОГРАФИЧЕСКОГО
РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПАЛЕОЦЕНОЗОВ
КЕЛЛОВЕЙСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ
НА ТЕРРИТОРИИ КУРСКИХ МАГНИТНЫХ АНОМАЛИЙ

Келловейские отложения на территории КМА представлены платформенной песчано-глинистой формацией, в составе которой выделяются нижне- и среднекелловейские подъярусы в объеме зон *Kepplerites calloviensis* и *Kosmoceras jason*.

По литофациальным особенностям нижнекелловейские отложения (зона *Kepplerites calloviensis*) разделяются на два поля (северное и южное), граница между которыми проходит по широте г. Обояни.

К югу от г. Обояни они представлены толщей песков и глин. В подошве толщи повсеместно прослеживается горизонт гравия, мелкой кварцевой гальки и очень редких полуокатанных ростров белемнитов *Cylindroteuthis okensis* (Nik.). Выше залегают пески коричневато-серые, глинистые, тонкозернистые, с большим количеством обуглившегося растительного детрита и редкой фауной двустворчатых, гастропод и аммонитов. Пески крайне не выдержаны по простираанию и мощности (колеблющейся от 0 до 5.0 м) и вверх по разрезу постепенно переходят в глины (до 7.0 м) коричневато-серые, песчаные тонкослоистые или неяснослоистые с большим количеством обуглившегося растительного детрита. В более песчаных разностях изредка встречается фауна двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков.

К северу от г. Обояни нижнекелловейские отложения представлены глинами (мощностью 0.3–15.5 м) коричневато-серыми, песчаными, неяснослоистыми, слабоизвестковистыми, с пятнами и стяжениями пирита по органическим остаткам. В подошве встречается кварцевый гравий и галька. В глинах широко распространены двустворчатые, реже аммониты, единично – брахиоподы и гастроподы.

Среди двустворчатых, определенных из нижнего келловея, большинство имеет широкое вертикальное распространение (см. табл. 1).

Значительно более узкое распространение имеют аммониты, белемниты и фораминиферы (Преображенская, 1966): *Kepplerites calloviensis* (Sow.), *K. gowerianus* (Sow.), *Cadoceras elatmae* (Nik.), *Lenticulina tatarsiensis* Mjatl., *L. hybridata* (Terq.), *Pseudoglandulina pupoides* Mitjanina, *Discorbis tjeplovkaensis* Dain, *Haplophragmoides infracal-loviensis* Dain, *H. subtilis* Mitjanina, *Ammobaculites coprolithiformis* (Schw.).

Т а б л и ц а 1

Стратиграфическое распространение двустворчатых моллюсков,
встреченных в келловее территории КМА

Наименование видов	Территория КМА						Центральные районы Русской платформы					
	Батский ярус	Нижний келловей	Средний келловей	Нижний оксфорд	Верхний оксфорд	Волжский ярус	Нижний келловей	Средний келловей	Верхний келловей	Нижний оксфорд	Оксфорд	Волжский ярус
<i>Nucula caecilia</i> Orb. ¹	—	—	х	—	—	—	—	х	х	—	—	—
<i>N. nina</i> Boriss. ¹	—	—	х	—	—	—	—	—	—	—	х	—
<i>N. calliope</i> Orb. ¹	—	—	х	х	х	—	х	х	х	х	—	—
<i>Macrodon keyserlingii</i> (Orb.) ²	—	—	х	—	—	—	—	х	—	—	х	—
<i>M. pictum</i> Mil. ¹	—	—	х	х	х	—	—	—	—	—	х	—
<i>Oxytoma inaequalis</i> (Sow.) ²	—	—	х	—	—	—	х	х	х	—	—	—
<i>Oxytoma inaequalis borealis</i> Boriss. ¹	—	—	х	—	—	—	х	х	х	—	—	—
<i>Pinna lanceolata</i> Sow. ²	—	—	х	—	—	—	—	х	—	—	—	—
<i>Posidonia buchi</i> Roem. ²	—	—	х	—	—	—	х	х	—	—	—	—
<i>Aequipecten laurae</i> (Et.) ¹	—	—	х	—	—	—	—	х	—	—	—	—
<i>A. fibrosus</i> (Sow.) ¹	—	—	х	—	—	—	—	х	х	—	—	—

<i>Camptonectes lens</i> (Sow.) ²	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-
<i>Ctenostreon proboscideum</i> (Sow.) ²	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gryphaea dilatata</i> (Sow.) ²	-	-	x	x	-	-	-	x	-	x	x	-
<i>Modiolus tulipaea</i> (Lam.) ²	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trigonia pcelincevae</i> Savel. ³	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. cf. popelaevii</i> Strem. ³	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. aff. elongata</i> Sow. ¹	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Astarte sauvagei</i> Lor. ¹	-	-	x	x	-	-	-	x	x	x	x	-
<i>A. trembiazensis</i> Lor. ¹	-	-	x	-	-	-	-	x	x	x	x	-
<i>A. gibba</i> Geras ¹	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Mactromya laevigata</i> (Lah.) ¹	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-	-	-
<i>Protocardia concinna</i> (Büch.) ²	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pholadomya crassa</i> Ag. ²	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ph. hemicardia</i> Roem. ²	-	-	x	x	x	-	-	x	x	x	x	-
<i>Ph. murchisoni</i> Sow. ²	-	-	x	-	-	-	-	x	x	x	x	-
<i>Goniomya dubois</i> Ag. ²	-	x	x	x	x	-	x	x	-	-	-	x
<i>Gresslya alduini</i> (Fischer) ²	-	-	x	x	-	-	-	x	x	x	x	x
<i>Pleuromya alduini</i> (Brong.) ²	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: 1 - виды, характерные для центральных районов Европейской части СССР (35.3%); 2 - западноевропейские виды (44.17%); 3 - средневропейские виды (5.9%).

Среднекелловейские отложения (зона *Kosmoceras jason*), как и отложения нижнего келловея, по литофаціальным особенностям разделяются по широте г. Обояни на северное и южное поля. К югу от г. Обояни среднекелловейские отложения представлены песками зеленовато-серыми, серыми и светло-серыми, мелкозернистыми, с линзами и прослоями глинисто-оолитовых известняков и песчаников в верхней части разреза, с остатками двустворчатых, головоногих и брюхоногих моллюсков. В подошве обычно прослеживается кварцевый гравий и галька. Мощность песков от 0,15 до 17,0 м.

К северу от г. Обояни одновозрастные отложения (мощностью от 9,5 до 50,0 м) представлены глинами светло-серыми, местами с оливковым оттенком, в разной степени алевритистыми, известковистыми, с пиритизированными растительными остатками, с обильной фауной двустворчатых и аммонитов. В подошве — песок и гравий.

В юго-западной части Брянской области (бассейны рек Навля и Свапа) фаунистически охарактеризованные отложения среднего келловея постепенно переходят в глины коричневатые-серые, плотные, заметно тонкослоистые, алевритистые, неизвестковистые, с линзами и желваками светло-бурых сидеритов. В этих глинах не встречено органических остатков, мощность их от 1,6 до 5,0 м. Фаунистически охарактеризованные отложения нижнего оксфорда с размывом перекрывают вышеописанные глины, что дает основание, с известной долей условности, отнести их к среднему келловью.

Подавляющее число видов двустворчатых из среднекелловейских отложений территории КМА (см. табл. 1) имеет узкое вертикальное распространение. Среднекелловейский возраст отложений подтверждается аммонитами, фораминиферами и остракодами (Преображенская, 1966): *Kosmoceras jason* Rein., *Perisphinctes submutatus* Nik., *Kepplerites enodatum* (Mil.), *Lenticulina catascopium* Mitjanina, *L. cultriformis* Mjatl., *L. erucaeformis* (Wisn.), *Epistomina mosquensis* Uhlig., *Progonocythere schebekinoensis* Preobr., *Schulleridea translucida* Lub., *Protocythere scabra* Triebel, *Pleurocythere* ex. gr. *richteri* Triebel.

Из отложений келловея нами определено 34 вида двустворчатых. Из них характерных для центральных районов европейской части СССР — 12 видов, западноевропейских — 15, среднеазиатских — 2 (табл. 1). Кроме того, устанавливается 2 новых вида и 3 формы, не получившие точного видового определения (*Macrodon* sp. 1, *M.* sp. 2, *Modiolus* sp.).

Начало раннекелловейского времени ознаменовалось трансгрессией моря на территорию КМА со стороны Польши (Герасимов и др., 1952).

Песчано-глинисто-карбонатные литофации этого возраста (мелководная часть шельфа) характеризуются наиболее богатым палео-

ценозом *Camptonectes-Oxytoma-Macrodon*. Все преобладающие (*Camptonectes lens*, *Oxytoma inaequalis*, *Pinna lanceolata*, *Macrodon keyserlingi*) и сопутствующие (*Modiolus*, *Camptonectes*, *Macrodon*, *Pinna*, *Nucula*, *Gonomya*, *Trigonia*) представители палеоценоза относятся к эпифауне. Представители инфауны встречаются в виде единичных экземпляров *Pleuromya alduini* (Brong.). Равномерность распределения фауны в толще описываемых осадков дает основание сделать предположение о стабильности палеогеографических условий бассейна. О степени солености придонного слоя вод можно судить по присутствию стеногалинных форм — *Nucula*, *Pinna*, *Oxytoma*, *Terebratula*. Хорошая аэрация вод и насыщенность их кислородом выявляются по преобладанию стенооксибионных представителей. Наличие в составе фауны только мелководных ассоциаций, а также песчано-глинисто-карбонатный состав литофаций свидетельствуют об относительно небольшой глубине бассейна, сохранявшейся на всем протяжении раннекембрийского времени. Во второй его половине зона мелководной части шельфа (песчано-глинисто-карбонатные литофации) охватила почти всю территорию КМА, но в юго-восточной части этой территории, ввиду ее сравнительно большей мелководности, комплекс фауны был более бедным в видовом отношении.

Бассейн имел связь с северными морями (современная территория от Подмосковья до Поволжья и Печоры), на что указывают и находки на территории КМА характерных для этих морей аммонитов *Cadoceras elatmae* Nik. (Камышева-Елпатьевская, 1953).

Прибрежная зона моря (песчаные литофации) характеризуется палеоценозом *Astarte-Nucula*, включающим также представителей родов *Oxytoma*, *Pinna*, *Pholadomya*, *Corbula* и брахиопод *Terebratula* и *Cyclonema germanica* (Rouil.). Поскольку большинство двустворчатых принадлежит видам, приспособленным к подвижной водной среде, нормальному солевому и кислородному режимам (исключение составляют слабозарывающиеся формы *Pholadomya* и *Corbula*, которые могут переносить незначительное опреснение и недостаток кислорода), мы можем говорить об активном гидродинамическом режиме прибрежной полосы бассейна. К такому же выводу приводит и анализ литофаций этой зоны (невыдержанность отдельных литологических горизонтов по площади) и характер захоронения фауны (раковины моллюсков разрознены, нередко несут следы окатанности, обломаны). Цельными сохранились только слабозарывающиеся формы.

Тектонический режим в раннекембрийское время был неустойчив, особенно в юго-восточной части территории КМА, вследствие чего конфигурация зон мелководной части шельфа и прибрежья была сильно изменчивой. К концу раннекембрийского времени произошел подъем всей территории КМА. Это фиксируется трансгрессив-

ным залеганием среднекембрийских отложений на нижнекембрийских и непостоянством мощностей последних. Наиболее интенсивному размыву подверглись центральная (Обоянский, Шигровский и Курский районы) и северная (район сел Яцено и Михайловка) части территории.

В начале среднекембрийского времени проявилась трансгрессия моря, открывшая связь с центральными районами Русской платформы, Днепровско-Донецкой впадиной, Средним Поволжьем и Прикаспием (Герасимов, и др., 1952, Билык и др., 1960). В это время наиболее глубоководная часть шельфа (глинисто-карбонатные литофации) располагалась к северу от линии городов Обоянь-Тим. К югу от нее, в более мелководной области формировались песчано-известковистые литофации.

Комплекс донных органических остатков глубокой части шельфа (глинисто-карбонатные литофации) представлен палеоценозом *Syncyclonema* - *Gryphaea*, включающим *Syncyclonema kmaensis* Djadin, *Gryphaea dilatata* Sow. и представителей родов *Oxytoma*, *Camptonectes*, *Nucula*, *Pholadomya*, *Pinna* (наиболее характерное), *Macrodon*, *Aequipeecten*, *Modiolus*, *Corbula*, *Trigonia*, *Astarte*, *Inoceramus*, *Pleuromya*. Равномерность распределения раковин в породе позволяет предполагать постоянство условий седиментации. Об отсутствии активной гидродинамики придонных слоев вод можно судить из наблюдений над прижизненной ориентировкой раковин брахиопод *Rynchonella* cf. *badensis* Opp. и *Cyclothyris moisseevi* Macrid., слабозарывающихся двустворчатых и др. (разрозненные створки других двустворчатых обладают хорошей сохранностью и горизонтально ориентированы). Газообмен и насыщенность вод кислородом были нормальными, так как широкое развитие получили преимущественно стенооксифильные формы, температура была достаточно высокой, о чем можно судить по наличию большого количества стенотермных теплолюбивых форм родов *Macrodon*, *Gryphaea*, *Trigonia*.

В мелководной части шельфа ввиду прогрессирующего обмеления намечается постепенная смена литофаций от карбонатно-песчаных (известковые пески) до песчано-известковистых (песчанистые известняки).

К карбонатно-песчаным литофациям этого времени относится палеоценоз *Gryphaea-Modiolus*. В нем преобладающей формой является *Gryphaea dilatata* Sow., характерной - *Modiolus tulipaea* (Lam.), им сопутствуют двустворчатые *Pinna lanceolata* Sow., *Astarte* sp., *Pholadomya hemicardia* Roem. и брахиоподы *Rynchonella* sp. Фиксируется наличие некоторых форм аммонитов - *Kosmoceras jason* Rein., *Perisphinctes submutatus* Nik. Представители палеоценоза относятся к эпифауне и только *Pholadomya hemicardia* Roem. - к инфауне.

Состав и условия захоронения палеоценоза свидетельствуют о наличии на этом участке наиболее мелководной части бассейна с весьма активным гидродинамическим режимом (фауна носит следы явного посмертного перерыва, часто наблюдаются обломки раковин, даже массивные створки грифей обычно обломаны и слегка окатаны); в остальных условиях были такими же, как и в более глубокой части шельфа.

В палеоценозе песчано-известковистых литофаций преобладающей формой является *Nucula* cf. *nina* Boriss., характерной — *Astarte* sp., сопутствующими — двустворчатые *Pleuromya alduini* (Brong.) и брахиоподы *Cyclothyris alemanica* (Rouiller). Случайными (нектонные формы) являются аммониты *Kepplerites* sp., *K. gowerianus* (Sow.), *Cadoceras elatmae* (Nik.) и белемниты *Cylindroteuthis beaumonti* (Orb.). Частая смена литофаций и характер палеоценоза отвечают условиям неглубокого, теплого, открытого моря с нормальным газообменом и соленостью и часто меняющимся гидродинамическим режимом (частая смена гравелитистых известковистых песчаников, почти лишенных органических остатков, песчанистыми оолитовыми известняками с богатой фауной).

К концу среднего келловей бассейна постепенно мелеет и опресняется, береговая линия постепенно отодвигается к северо-западу до с. Колпны и г. Курска, состав палеоценозов обедняется (остаются лишь *Macrodon* cf. *pictum* и *Pholadomya hemicardia*). Аммониты и белемниты (характерные для морей нормальной солености), ввиду хотя и незначительного опреснения вод исчезают полностью. И в алевролитово-глинистых литофациях лагунного типа из органических остатков встречаются лишь интенсивно пиритизированные обрывки водорослей и бедный спорово-пыльцевой комплекс (определения Г.В. Шрамковой), свидетельствующий о теплом и влажном климате.

В позднекелловейское время морские условия сохранились лишь на территории Днепро-Донецкой впадины (Билык и др., 1960) и северо-западной части Брянской области. На территории КМА на это время устанавливается континентальный режим и происходит частичный размыв отложений ранне- и среднекелловейского времени, особенно интенсивный в юго-восточной части района.

Л и т е р а т у р а

- Б и л ы к О.Д., К а н с к и й Н.Е., М а к р и д и н В.П.,
С т е р л и н Б.П., С у х о р с к и й Р.Ф. Фауны и
палеогеография юрских отложений Восточно-Украинского
газо-нефтеносного бассейна. Харьков, 1960.
- Г е р а с и м о в П.А., М и г а ч е в а Е.Е., Н а й д и н
Д.П., С т е р л и н Б.П. Юрские и меловые отложения

Русской платформы. — В кн.: Очерки региональной геологии СССР, вып. 5, 1952.

К а м ы ш е в а — Е л п а т ь е в с к а я В.Г. и И в а н о — в а Е.А. Некоторые данные по палеонтологии и тафономии юрской и меловой фауны Саратовского Поволжья. — Ученые Записки Саратовского унив., 1953, вып. геол., т. 37.

П р е о б р а ж е н с к а я В.Н. Юра и низы нижнего мела территории ЦЧО. Воронеж, 1966.

А.И. Давид

К ВОПРОСУ О ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБСТАНОВКЕ В МОЛДАВИИ В СРЕДНЕМ ПЛИОЦЕНЕ (В СВЕТЕ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ ПОЗВОНОЧНЫХ)

Особенности рельефа и размещения водоемов в неогене Северного Причерноморья периодически приводили к массовой гибели животных во время половодий, пожаров и т.п. и последующей консервации костных остатков в отложениях пойм рек и лиманов. Весьма богаты костными остатками песчано-гравийные среднелигоценые отложения в долинах рек Большой Сальчи, Кагула и Прута на территории Молдавской ССР.

По данным геологов (Рошка, Саянов и Хубка, 1965), в конце раннепонтического времени в связи с поднятием предгорной части Восточных Карпат море постепенно отступало с Днестровско-Прутского междуречья на юго-запад, и к среднему плиоцену здесь образовалась суша: к югу от Леово, Бессарабской и Тирасполя — пониженная равнина, севернее — возвышенная равнина. Западная часть пониженной равнины (Припрутье) испытывала опускание, компенсировавшееся накоплением аллювиальных осадков, приносимых с Карпат сравнительно крупной и многоводной рекой. Вместе с терригенным материалом в нижней части реки (очевидно, в ее дельте) захоронились скелеты животных, обитавших в то время на равнине и в долине реки.

Наиболее типичные обнажения, содержащие в большом количестве остатки животных, находятся на правом берегу р. Б. Сальчи у южной окраины с. Карболия (Рошка и Хубка, 1964) и напротив с. Мусаид (Константинова, 1965), у с. Брыназа на Пруте и близ с. Новая Этулия в долине р. Кагул (Константинова, 1965). Аллювиальная толща, в которой находятся эти остатки, сложена зеленовато- и желтовато-серыми косослоистыми песками с линзовидными прослоями гальки и гравия карпатского происхождения. Мощность отложений достигает 50–60 м.

Анализ экологических особенностей позвоночных животных, среди которых есть и дошедшие до наших дней, позволяет восстановить ландшафтную и климатическую обстановку эпохи существования этой фауны на данной территории и вообще на юго-западе европейской части СССР.¹

Обобщая известные в настоящее время данные о фауне позвоночных „Молдавского руссильона“, отметим, что наиболее полно изучены млекопитающие, представленные видами: *Talpa miner* Freud, *Sorex* sp., *Canis* sp., *Vulpes praecoecus* Korm., *Vilpes odessana* Odintz., *Hyaena borissiaki* Chom., *Mustela* sp., *Machairodus cultridens* Cuv., *Lynx brevirostris* Cr. et Lob., *Prolagus* sp., *Ochotona* cf. *eximia* Chom., *O. antiqua* Pidopl., *O. sp.*, *Alilepus* sp., *Lepus* sp., *Sciurus* (*Myoxis*) sp., *Huxtrix* sp., *Castor praefiber* Dep., *Spalax* sp., *Mus* sp., *Cricetidae* gen.?, *Dolomys milleri* Nehr., *Pliomys kowalskii* Schevtsch., *Pliomys* sp., *Mimomys* cf. *stehlini* Korm., *Mastodon borsoni* Noys., *Anancus arvernensis* Cr. et Lob., *Hipparion crassum* Gerv., *Equus* sp., *Dicerorhinus megarhinus* (?) de Christ., *Propotamochoerus provincialis* Gerv., *Sus* sp., *Hippopotamus* sp., *Paracamelus bessarabienensis* Chom., *Capreolus australis* de Serr., *Cervus* (*Rusa*) *moldavicum* Ganovs., *C. ramosus* Cr. et Lob., *C. pyrenaicus* Dep., *Pliocervus* sp., *Eostilocerus* (?) sp., *Parabos boodon* Gerv., *Gazella* sp., *Macaca* sp., *Dolichopithecus rusciniensis* Dep.

Судя по этому очевидно далеко не полному списку, следует подчеркнуть, что наиболее разнообразными среди среднеплиоценовых млекопитающих были грызуны (в широком понимании) и парнокопытные, в меньшей мере — насекомоядные, хищные, хоботные, непарнокопытные и обезьяны. Значительный интерес для палеофаунистики и палеогеографии представляют гиены, саблезубые тигры, рысь, пищевухи, зайцы (настоящие и близкие к лазающим), белки, бобры, дикообразы, слепыши, полевки, мастодонты, носороги, лошади, верблюды, пропотамохерусы (древние речные свиньи), бегемоты, мунтджаки, парабосы, газели и др. Среди перечисленных животных есть представители различных экологических группировок — степные и полупустынные виды, представители лесных и прибрежных облесенных участков. При этом к первым относятся большинство зайцеобразных и грызунов (пишухи, слепыши, суслики, ряд видов полевок), крупные хищники (гиены и махайроды), некоторые копытные (лошади, верблюды и антилопы), свидетельствующие о том, что в среднем

¹ Одновозрастные и близкие по составу местонахождения позвоночных животных известны на юге Украины и на Северном Кавказе.

плиоцене на юге Молдавии и прилегающих к ней территориях существовали обширные равнинные пространства, покрытые богатой и разнообразной травянистой растительностью (злаки, полынь, лебедовые, зонтичные и др.). Присутствие в составе фауны куниц, рыси, белок, обезьян и других млекопитающих, жизнь которых связана в основном с деревьями, заставляет предполагать наличие в долинах рек сплошных лесов. В прибрежных облесенных участках различных водоемов обитали настоящие и речные свиньи, гиппопотамы, мунтджаки, речные бобры и другие животные.

Древесная растительность была представлена преимущественно умеренно листопадными видами – сосна, береза, дуб, тополь, орех и т.д. Кое-где, очевидно, сохранились реликтовые формы кипарисов, тиссовых, мирт и других субтропических растений (некоторые неогеновые реликты растений и животных сохранились в ряде районов лесной и лесостепной зон до наших дней). По берегам рек, озер, болот и других водоемов встречались различные формы рогоза, телореза и других болотных растений.

С палеогеографической точки зрения, многие виды среднеплиоценовых млекопитающих Молдавии (гиены, мастодонты, носороги, речные свиньи, мунтджаки, обезьяны и др.) напоминают фауну современной субтропической зоны, главным образом Индо-Малайской зоогеографической области. Подобная картина наблюдается также во многих местонахождениях на юге Украины и Северном Кавказе (Алексеева, 1961, 1967; Короткевич, 1965, 1967) и еще раз свидетельствует о том, что палеогеографическая обстановка среднего плиоцена на юге европейской части СССР была весьма сходна с современной обстановкой субтропической зоны Средиземноморья.

Если фауна млекопитающих среднего плиоцена Молдавии изучена более или менее хорошо, то о птицах этого времени мы знаем мало. По предварительным данным (Бурчак-Абрамович и Конькова, 1967; Ганя и Курочкин, 1967), здесь выявлен ряд представителей родов *Struthie*, *Otis*, *Aquila*, *Anser*, *Anas*, *Calidris*, *Capella*, *Grytzaia*, *Passeres* и др. Наиболее полно представлены среднеплиоценовые птицы в одесских карстовых отложениях, откуда определены остатки страуса, плиогаллюса, курицы, каменной куропатки, пустынной курочки, марабу, гриция, орла, цапли, куликов и др. (Пидопличко, 1956). Экологические особенности этих птиц свидетельствуют о той же палеогеографической обстановке: присутствие степных и полупустынных птиц (страусов, дроф, пустынной курочки, каменной куропатки и др.), лесных (орел, врановые), а также водолюбивых видов (различные утки и гуси) говорит о степном и полупустынном ландшафте, о наличии прибрежных облесенных участков, об отсутствии постоянного снежного покрова, о сравнительно теплом климате.

Слабо изучены и пресмыкающиеся. Хозацкий и Тофан (1970) указывают на находки в среднеплиоценовых отложениях юга Молда-

вии остатков сухопутных и пресноводных черепах родов *Testudo*, *Clemmys*, *Geoemyda*, *Emys* и др. Особый интерес представляет своеобразная пресноводная черепаха рода *Chelydra*, ареал которого ныне ограничен Новым Светом. Весьма интересны кости крупных ящериц-варанов (*Varanus sp.*), современный представитель которых населяет главным образом тропические страны. Несколько видов рода *Geoemyda* обитают в настоящее время в Индии, Индокитае, Китае, Японии и Америке (Тарашук, 1965). Помимо черепах герпетофауна среднего плиоцена Молдавии содержит в своем составе различных змей и ящериц, в частности *Ophisaurus sp.*, *Lacerta sp.* и др.

Меньше всего известны земноводные рыбы. Судя по находкам на юге Украины (Тарашук, 1965), можно предполагать, что в среднем плиоцене Молдавии встречались из земноводных различные саламандры и жерлянки, а из рыб – примитивные формы судака, сома, леща, щуки и других видов преимущественно южного и восточного происхождения.

Таким образом, можно считать, что в среднем плиоцене территория Молдавии и прилегающих областей Украины представляла собой равнинную сушу с участками обширных лесов в долинах рек, а в междуречьях существовали степные или полупустынные пространства. Климат того времени был намного теплее, чем современный. О теплом климате свидетельствует также и красноцветная кора выветривания (*terra rossa*), которая в настоящее время образуется лишь в субтропических и тропических странах (Рошка, Саянов, Хубка, 1965). Наличие остатков климатологически четко индикативных представителей животного мира говорит о малоснежных зимах и о наличии незамерзающих водоемов. В общем обстановка, в которой обитали животные в среднем плиоцене на юге европейской части СССР, напоминает условия обитания современных животных в субтропиках и тропиках.

Л и т е р а т у р а

- А л е к с е е в а Л.И. Древнейшая фауна млекопитающих антропогена юга европейской части СССР. – В кн.: Вопросы геологии антропогена (сб. докладов к VI конгрессу INQUA в Варшаве). М., 1961.
- А л е к с е е в а Л.И. Молдавский комплекс фауны млекопитающих. – В кн.: Палеонтология, геология и полезные ископаемые Молдавии, вып. 2. Кишинев, 1967.
- Б у р ч а к – А б р а м о в и ч Н.И. и К о н ь к о в а Н.И. Находки ископаемых страусов в МССР и других пунктов СССР. Там же.
- Г а н я И.М. и К у р о ч к и н Е.Н. Краткие итоги и перспективы изучения авифауны неогена юго-западных районов

европейской части СССР. - В кн.: Место и значение ископаемых млекопитающих Молдавии в кайнозое СССР. Кишинев, 1967.

- К о н с т а н т и н о в а Н.А. Геологические условия местонахождения мелких млекопитающих в эоплейстоцене южной Молдавии и юго-западной Украины, - В кн.: Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких млекопитающих, М., 1965.
- К о р о т к е в и ч Е.Л. Об оленях из плиоцена долины р. Кучурган и их палеогеографическом значении, - В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого, вып. 2. Киев, 1965.
- К о р о т к е в и ч Е.Л. Фауна крупных млекопитающих из плиоценовых отложений долины р. Кучурган, - В кн.: Место и значение ископаемых млекопитающих Молдавии в кайнозое СССР. Кишинев, 1967.
- П і д о п л і ч к о Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, вып. 2. Киев, 1956.
- Р о ш к а В.Х. и Х у б к а А.Н. Об условиях формирования и возрасте континентальных отложений неогена юго-запада Молдавии. - Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 1964, № 7.
- Р о ш к а В.Х., С а я н о в В.С., Х у б к а А.Н. Неогеновый период. - В кн.: Палеогеография Молдавии. Кишинев, 1965.
- Т а р а щ у к В.И. Холоднокровные позвоночные из плиоценовых отложений Запорожской области. - В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого, вып. 2. Киев, 1965.
- Х о з а ц к и й Л.И. и Т о ф а н В.Е. Прошлое и современное состояние герпетофауны Молдавии. - Уч. зап. Тираспольского гос. пед. инст., геология, 1970, вып. 20.

О.В. Суздальский

РОЛЬ ФАЦИЙ В ФОРМИРОВАНИИ КОМПЛЕКСОВ МОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В плейстоцене Западной Сибири выявлено большое разнообразие фаций морских и береговых отложений, каждая из которых являлась своеобразным биотопом или обладала специфическими чертами при захоронении раковин морских моллюсков.

Распределение моллюсков по глубинам Карского моря является ключом для интерпретации ископаемых комплексов (рис. 1). На этом основании могут быть выделены комплексы переходной зоны,

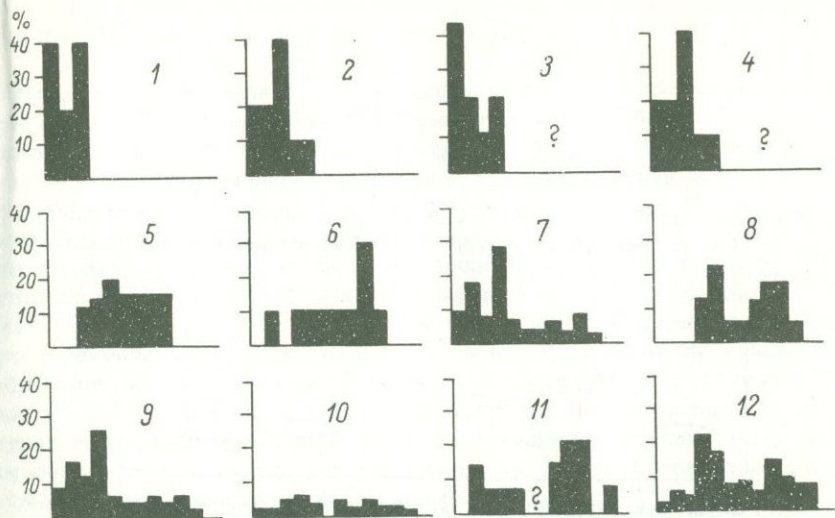


Рис. 1. Распределение моллюсков в Карском море по глубинам.

1 - *Portlandia aestuariorum*; 2 - *Astarte montagui*;
 3 - *Astarte crenata*; 4 - *Astarte borealis*; 5 - *Propeamissium groenlandicum*;
 6 - *Mya truncata*; 7 - *Nucula tenuis*; 8 - *Cylichna alba*; 9 - *Portlandia arctica*;
 10 - *Macomma calcarea*; 11 - *Yoldia hyperborea*; 12 - род *Yoldiella*.

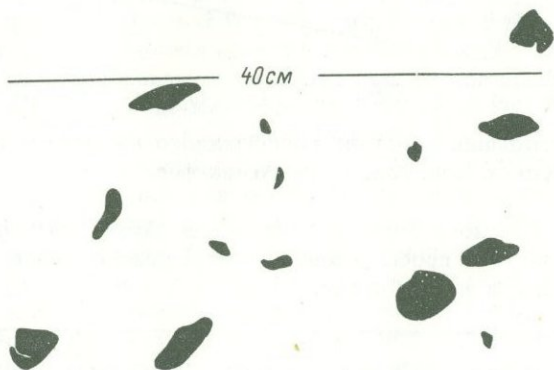


Рис. 2. Ориентировка раковин в зоне волнового воздействия водной оболочки.

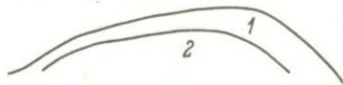


Рис. 3. Ракушник, формирующий подводный вал.

1 - песчаный слой (до 500-600 створок и обломков на кубометр породы); 2 - глинистый слой (до 200-300 створок и обломков на кубометр).



Рис. 4. Ракушники, образующие валики типа волноприбойной яри на прибрежной отмели (сложены раковинами, стеблями растений и глинисто-алевритовой массой).

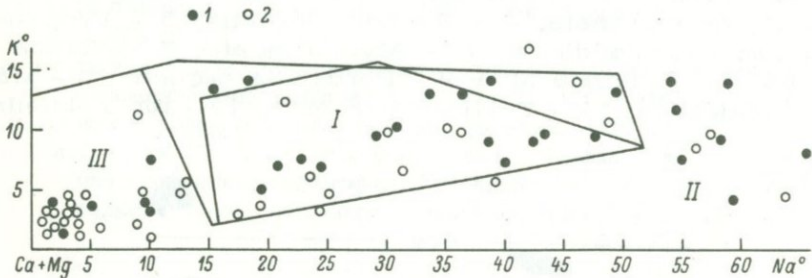


Рис. 5. Сопоставление состава поглощенного комплекса осадков с остатками морских моллюсков и фораминифер.

1 - поле вод морского типа, II - поле вод лагунного типа, III - поле пресных вод; 1 - пробы осадков с морскими комплексами организмов, 2 - пробы немых осадков.

нижней, средней и верхней сублиторали и литоральные комплексы. Нахождение в одном слое несовместимых по глубинам обитания форм нередко позволяет говорить о посмертном переотложении раковин, которое подтверждается несоответствием экологии форм вмещающим их осадкам или различным составом породы внутри раковин и вмещающих пород. Последнее позволяет, кроме того, констатиро-

вать, что переотложение наступило уже после исчезновения мягких тканей моллюска.

Лишь немногие организмы, и среди них *Balanus crenatus* Brug., являются индикаторами гидродинамических обстановок на дне бассейна. Гораздо большее значение имеют особенности сообществ захоронения. Приведем несколько примеров. В зоне волнового воздействия раковины приобретают различную ориентировку, створки их растаскиваются и даже дробятся (рис. 2). В зоне волноприбойного потока образуются скопления различных по размеру, часто раздробленных раковин. В подводном валу их содержание достигает местами 500–600 экземпляров на кубометр породы (рис. 3). В результате установившихся течений раковины приобретают закономерную ориентировку, а за естественными преградами образуют скопления, характеризующиеся прекрасной отсортированностью по размеру. Сочетание таких скоплений с обрастаниями валунов баланусами свидетельствует о крайнем мелководье. Ракушники образуются и на больших глубинах, что является свидетельством сильных придонных течений. На пляжах сохраняются главным образом осколки и створки раковин. Но на типичных для северных морей пологих пляжах и осушках, а также на прибрежных отмелях местами формировались небольшие валы типа волноприбойной ряби. Некоторые из них сложены прекрасно отсортированными раковинами портуляк и стеблями кустарничков с глинисто-алевритовой массой заполнителя. В разрезах валы образуют тонкие линзы (рис. 4). Наибольшим смещением раковин различной сохранности, размеров и видовой принадлежности характеризуются штормовые валы, в которых наряду с многочисленными обломками присутствуют хорошо сохранившиеся хрупкие раковины митилусов.

Соленость вод древнего бассейна восстанавливается по известным из литературы моллюскам-индикаторам. Сопоставление этих данных с составом поглощенного комплекса отложений (рис. 5) обнаруживает хорошую сходимость методов. Находки морских моллюсков в осадках, охарактеризованных поглощенным комплексом пресных вод, позволяют ставить вопрос об их посмертном переотложении. Опреснение, типичное для лагун и эстуариев, сказывается в обеднении видового состава за счет выпадения стенобионтов, угнетении индивидов и количественной бедности комплексов. По ряду геохимических данных можно судить и о кислородном режиме древних водоемов. Сопоставление комплексов моллюсков со значениями отношения $MnO : MgO$, полученными по анализу солянокислых вытяжек, приводит к заключению об отрицательном влиянии избытка марганца для жизни донных организмов (рис. 6).

Восстановление температурного режима вод основывается как на моллюсках-индикаторах, так и на зоогеографическом составе комплексов. Но следует иметь в виду, что лучшее прогревание мелководья зачастую накладывает отпечаток на состав комплексов, ко-

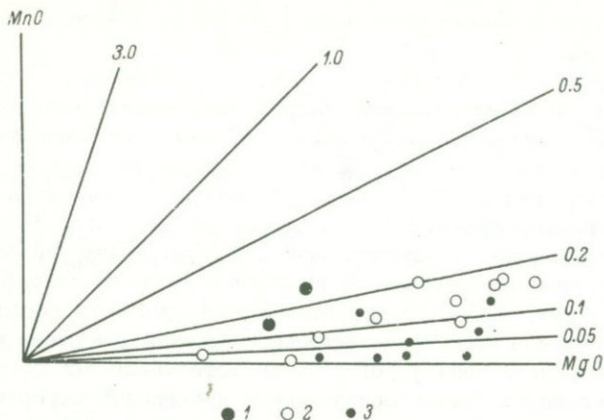


Рис. 6. Сопоставление комплексов моллюсков со значениями соотношения $MnO : MgO$.

1 - богатые комплексы, 2 - обедненные комплексы, 3 - единичные экземпляры.

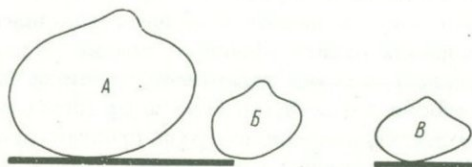


Рис. 7. Влияние абиотических факторов на размеры раковин моллюсков.

А - крупная и Б - мелкая раковины *Cyprina islandica*; В - крупная раковина *Macoma calcarea*. Линией показаны максимальные известные размеры (уменьшено вдвое).

торые в таком случае не отражают температурный режим глубоких частей бассейна.

Последнее замечание и другие факты свидетельствуют о совокупном влиянии абиотических факторов на образование комплексов моллюсков. Известную роль при выделении основного фактора могут сыграть размеры и количество раковин, которые следует трактовать как объем биомассы. Естественно, что посмертные (вторичные) скопления непригодны для этой цели. В качестве примера приведем местонахождение циприн (рис. 7). Многочисленные крупные экземпляры (А), близкие к максимальным размерам вида, приуро-

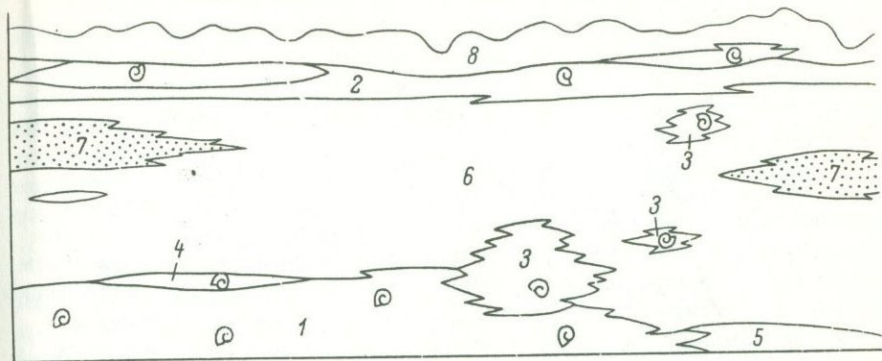


Рис. 8. Разрез древней дельты.

1, 2 - фации сильно опресненных морских отложений; 3 - фации бухты; 4 - фации лагуны; 5 - фации береговой осушки; 6 - фации подводной части дельты; 7 - фации речного потока; 8 - отложения, покрывающие разрез дельты.

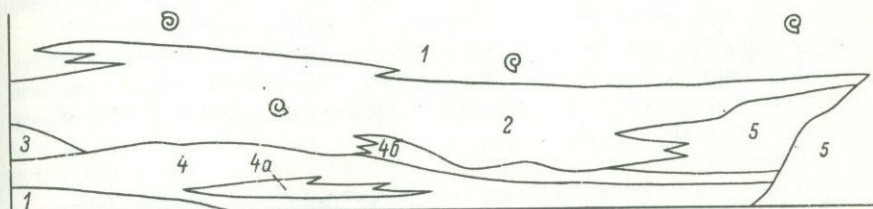


Рис. 9. Фациальные замещения в береговой зоне.

1 - фации мелководного моря; 2 - фации пляжа донного волнения; 3 - фации подводного вала; 4 - фации лагуны (пески); а - торфяник, б - переслаивание песков и растительного детрита; 5 - древний береговой обрыв, сложенный верхнемеловыми породами.

чены к морским отложениям. Напротив, в отложениях опресненного участка, расположенного близ устья древней реки, найдены единичные небольшие раковины (Б). В другом местонахождении многочисленные очень крупные макамы (В), обнаруженные совместно с крупными кардиумами и воллютопсиусами, позволяют судить о существовании сообщества в нормальносоленых водах с отрицательными температурами. Подобных примеров много и их анализ может принести большую пользу.

Не менее важно прослеживание нормальных фациальных замещений в разрезах и параллельного им замещения комплексов моллюсков. Оно позволяет решить принципиальный вопрос о нормальных сменах комплексов по простиранию, без чего нельзя интерпретировать разрозненные разрезы и, следовательно, сопоставлять разнофациальные отложения.

Естественная смена комплексов по мере увеличения глубины бассейна не требует пояснения. Вводя данные о режиме волнения, солености и других характеристиках местообитаний, проследивая эти изменения в вертикальном или латеральном направлениях, мы получаем возможность конкретизировать фациальные обстановки прошлого. Однако наряду с относительно простыми существуют сложные замещения, одним из примеров которых может служить разрез древней дельты (рис. 8). Некоторые ее фации (5-7) не могли явиться местообитанием моллюсков, в пределах же других существовали обедненные комплексы (1-4).

Своеобразные фациальные замещения происходили также в береговой зоне (рис. 9). Нормальные для мелководья комплексы (1) непосредственно замещаются здесь обедненными комплексами прибрежной отмели, в осадках которой раковины нередко раздроблены (2) или образуют ракушники (3). Между крутым берегом, сложенным меловыми породами (5), и подводным валом (3) располагались древняя лагуна, выполненная песками (4), глинистыми алевролитами с растительными остатками (4б) и торфом (4а). В данном случае в осадках лагуны раковины моллюсков не обнаружены, что, видимо, связывается с высокой концентрацией продуктов гниения растений и недостатком кислорода.

Приведенные материалы показывают большой диапазон изменений комплексов морских моллюсков, характеризующих плейстоцен Западной Сибири, и свидетельствуют о тесной связи комплексов с фациальными обстановками. Необходимо подчеркнуть, что плейстоцен является крайне благодарным объектом для биофациального анализа, так как к нему почти безоговорочно может быть применен метод актуализма.

Г.А. Дмитриев

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ИСТОРИИ БАЙКАЛА В СВЕТЕ ЗАДАЧ ПАЛЕОЛИМНОЛОГИИ

Область, ныне занятая Байкалом, была покрыта неглубоким морем в раннем и среднем кембрии, т.е. более 400 миллионов лет тому назад. В дальнейшем даже по соседству с районом Байкала никогда не было моря. Юрские морские прибрежные осадки удалены

на восток от Байкала более чем на 400 км (до района г. Читы). Территория Прибайкалья в юрское и меловое время была покрыта серией небольших озер межгорных впадин. Считается, что период аналогичного многоозерья продолжался и в палеогене, хотя мощные толщи осадочных пород в углублениях коренного ложа южного и среднего Байкала позволяют предполагать существование обширных озер на месте Байкала уже в меловой и палеогеновый периоды (Лут, 1964).

Таким образом, геологические данные неопровержимо доказывают, что комплексы фауны и флоры Байкала имеют континентальное, а не морское происхождение; что корни байкальской фауны и флоры – это сукцессии общесибирского континентального комплекса, сменявшие друг друга в процессе развития водотоков и водоемов Сибири. Только при создании котловины из сукцессий общесибирского комплекса стали выделяться эндемичные ветви фауны и флоры, обособлявшиеся все резче по мере приобретения Байкальской впадины ее глубины, протяженности, климатических и гидрологических особенностей. Это привело к наличию байкальского и сибирского организмов, занимающих сейчас в Байкале различные экологические области – области открытого Байкала (литораль, батияль, абиссаль, пелагиаль) и область прибрежно-соровую (Кожов, 1962).

Вопрос о морских корнях фауны Байкала приходится вновь затронуть потому, что биологи и палеонтологи, занимающиеся исследованиями Байкала, до сих пор настойчиво стараются найти „морские элементы” в особенностях фауны и флоры. Рассмотрим наиболее ясный, доступный и реально существующий живой материал – нерпу и омуля.

Их считают морскими формами, недавними вселенцами из Северного Ледовитого океана. Но до сих пор в Северном Ледовитом океане не найдено предков байкальской нерпы. Считается, что во время четвертичного оледенения и четвертичной бореальной трансгрессии нерпа и омуль легко могли проникнуть в Байкал и остались здесь поныне. Но с равной степенью достоверности (а может быть, даже с большей!) можно считать, что нерпа – животное озерное и что она по системе Ангара-Енисей вместе с омулем расселились в Енисейском заливе и в прибрежной зоне Ледовитого океана, продвигаясь вслед за отступлением ледника или трансгрессии. Мак Ларен (Mc Laren, 1960), занимавшийся вопросами происхождения каспийской и байкальской нерпы, считает, что байкальская нерпа – реликт более древней третичной формы.

Почему важен вопрос о влиянии морских организмов на состав и особенности фауны и флоры Байкала? Ведь с геологической точки зрения для внутриконтинентального водоема (да к тому же расположенного на древнем темени Азии!) говорить о каком-то влиянии моря в любом аспекте не имеется достаточных оснований. Действительно, за весь период своего существования Байкал был

отделен от морей значительными пространствами азиатского континента: непосредственной связью озера с морскими бассейнами являлась гидрографическая сеть, служившая путями миграции водной фауны и флоры. В силу физических законов нашей планеты движение в гидрографической сети идет в одном направлении – с континента к морю, Поэтому возможности проникновения водных организмов из морских условий в континентальные затруднены, тогда как проникновение водных организмов из озер и рек в море происходит без затруднений – попутно. Это дает основание говорить о закономерном, непрерывном влиянии байкальской экосистемы на состав фауны и флоры рек, озер и морей, куда достигали его воды. Сейчас, например, ежегодно из Байкала вытекает 60 км³ воды, содержащей массу живых организмов, Это дает право говорить о наличии континентальных байкальских корней фаун и флор современных морей, окружающих азиатский континент. Поэтому одной из задач палеонтологических исследований надо считать поиски фактов влияния Байкала на фауну и флору современных морей. Это влияние посредством вод стока непрерывно и закономерно. Напротив, наличие „морских корней” в фауне и флоре Байкала случайно, не характерно, так как организмы, прежде чем попасть в Байкал, проходят через серию разнообразных континентальных обстановок, неизбежно утрачивая свои морские особенности.

Надо еще и еще раз напомнить мнение академика Берга (1949), которое он отстаивал всю свою жизнь: „Никаких морских элементов в фауне и флоре Байкала нет. Поэтому корней морской фауны и флоры Байкала не приходится искать ни в Монголии, ни на юго-востоке Азии, ни в каком-либо другом месте...!”

Поиски байкальских корней в фауне и флоре современных и древних водоемов представляют несомненный интерес, так как смогут показать величину реального биологического влияния огромной массы вод, пропущенных через уникальный бассейн. Мы с большим интересом относимся к проблеме влияния сточных вод на приемные бассейны, поэтому желательно знать точную оценку влияния 1/5 мировых запасов пресной воды на бассейны стока как для настоящего времени, так и для геологического прошлого.

Если биологам и палеонтологам невозможно найти морские черты в особенностях фауны и флоры Байкала (его воды никогда не обладали химизмом морских вод), то „морские” абиотические особенности в его прошлой и современной истории проявляются довольно отчетливо. Благодаря размерам и глубинам Байкала для его отложений, можно отметить следующие особенности, не отличающиеся от морских: 1) наличие обширных полей баровых отложений морского типа; 2) наличие прибрежных галечников, состоящих из „морской” гальки по форме и степени своей окатанности; 3) наличие обширных дельт с мощностью отложений, достигающей несколько километров; 4) наличие глубоководных диатомовых илов, аналогич-

ных по литологии морским диатомовым илам северных морей;

5) наличие шельфовых отложений, являющихся результатом взаимодействия вдоль береговых потоков донных осадков и волновой деятельности морского типа; 6) наличие отложений глубоководных долин и каналов – наличие турбидитов, отложений мутьевых, суспензионных потоков и другие (например, наличие абразионных морских террас?).

Таким образом, геологи и геоморфологи обладают весьма убедительными данными, получить которые биологическими способами исследования не всегда возможно.

Если биолог, изучающий какой-либо байкальский биоценоз, может непосредственно наблюдать особенности биотопа, для палеонтолога задача усложняется, так как он имеет дело с танатоценозами. Здесь геологические данные могут дать точный ответ на вопрос, который может с палеонтологической точки зрения оказаться неразрешимым. Например, если слой диатомита находится между двумя сближенными угольными пластами, то с уверенностью можно говорить об образовании его в мелководных озерных условиях (даже если диатомовые говорят о глубоком высокогорном озере!); если мощная толща озерных осадков содержит остатки глубоководной, мелководной или даже наземной фауны, то с большой достоверностью мы можем говорить о глубоководности бассейна, соизмеримой с мощностью всей толщи, и т.д.

Каков же должен быть путь решения палеолимнологических (т.е. палеобиогеографических, в частности) вопросов? Что должно быть положено в основу для решения палеогеографических задач?

Нам кажется, что правильной является точка зрения, ставящая на первое место геологические данные. Этот успешный путь решения палеолимнологических вопросов достаточно хорошо иллюстрируется историей развития палеолимнологии в США, освещенной в работах Бредли (Bradley, 1963), на этот путь невольно становились лимнологи, изучающие древнюю историю озера Байкал. В этой связи уместно вспомнить слова одного из первых исследователей Байкала А.Л. Чекановского (1870): „Байкал представляет редкий пока еще случай, где зоолог и геолог сходятся вместе для решения одного и того же вопроса и для немедленной взаимной проверки своих выводов”.

Если теперь в заключение попытаться на основе вышеизложенного сформулировать содержание и основные понятия палеолимнологии как науки, а также определить ее взаимоотношение с лимнологией в широком понимании, то можно сказать следующее:

1. Под современным озером мы понимаем естественное замкнутое углубление на поверхности суши, заполненное водой. Под ископаемым озером мы понимаем толщу осадков, отложившихся в озере. Древним озером мы называем озеро, соответствующее какому-либо слою ископаемого озера.

2. Являясь элементом географической оболочки земли, озеро находится в непрерывном взаимодействии с остальными географическими элементами, в том числе и с земной корой, на которой оно расположено. Зону взаимодействия озера и земной коры мы называем зоной геологического воздействия озера.

3. Лимнология занимается изучением современных озер и областей, их воздействия в географической оболочке земли. Палеолимнология изучает ископаемые озера и ископаемые зоны геологического воздействия с целью получения данных (информации) для восстановления истории древних и современных озер. На основе лимнологических и палеолимнологических данных строятся прогнозы о будущем существующих озер и определяются возможности сегодняшнего народнохозяйственного использования ископаемых и современных озер.

Геологическая черта в характере палеолимнологии в нашем представлении является доминантной. Достоверность биологических выводов о причинах особенностей фауны и флоры во многом определяется степенью нашего знания особенностей ископаемого озера Байкал – геологической изученностью этой континентальной рифтовой зоны. Пока мы знаем достаточно хорошо характер самого поверхностного слоя ископаемого Байкала (не более 1–1,5 м!) и имеем некоторые данные о строении дельты реки Селенги, но “тонкая” структура тела ископаемого Байкала до сих пор неизвестна. Мы не знаем до сих пор, где и как залегают самые древние отложения Байкала? Какова площадь распространения и мощность его отдельных седиментационных тел, соответствующих древним периодам озера? Какое залегание имеют слои ископаемого Байкала – как они деформируются в процессе движения блоков земной коры, в процессе жизни рифтовой зоны?

Можно уверенно сказать, что палеолимнологам Байкал еще долго будет преподносить гораздо больше вопросов, чем они в состоянии получить от него ответов!

Л и т е р а т у р а

- Б е р г Л.С. Очерки по физической географии. М., 1949.
К о ж о в М.М. Биология озера Байкал. М., 1962.
Л у т Б.Ф. Геоморфология дна Байкала и его берегов. М., 1964.
B r a d l e y W.H. Paleolimnology. Limnology in North America. – Edited by D. Frey. Madison, 1963.
M c L a r e n I.A. On the prigin of the Caspian and Baikal seals and the paleoclimatological implication. – Science, 1960, vol. 258, January.

О ЗОНАЛЬНОМ РАСЧЛЕНЕНИИ
НОРИЙСКОГО ЯРУСА
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ*

Вопросы детальной биостратиграфии норийских отложений северо-востока Азии неразрывно связаны с проблемой рэтского яруса, являющейся одной из самых сложных проблем мезозойской стратиграфии. В разрезах верхов верхнего триаса по характеру распределения остатков рода *Monotis* - и в первую очередь *Monotis ochotica* (Keys.) и его вариететов - различаются две толщи: монотисовая, содержащая соответствующие остатки, и надмонотисовая, лишенная их. По мнению некоторых исследователей, надмонотисовая толща, занимающая положение выше слоев с *Monotis ochotica* (Keys.) и ниже подошвы геттангского яруса, представляет собой аналог рэтского яруса на Северо-Востоке СССР (Тучков, 1949, 1956, 1963).

Анализ палеонтологических и стратиграфических данных по двум наиболее полно изученным разрезам - по рр. Большой Анюй и Вилига - показывает, что надмонотисовая толща не может быть в целом отнесена к рэтскому ярусу (Афицкий, 19676).

В анюйском разрезе по остаткам аммоноидей и пелеципод норийский ярус расчленяется на три подъяруса и три местные зоны.

Н и ж н и й п о д њ я р у с (зона *Halorites buchi*) включает аммоноидеи - *Halorites buchi* Mojs., *H. cf. canavarii* Mojs., *Arcestes colonus* Mojs., *Ar. biceps* Mojs., *Rhabdoceras boreale* Afitsky, *Placites cf. post-symmetricus* Mojs.; пелециподы - *Nucula* sp., *Palaeoneilo cf. subtenella* Krumb., *Parallelodon* sp. Б., *Pteria* sp., *Cassianella cf. lingulata* Gabb, *Monotis aff. salinaria* (Schloth.), *M. ochotica* (Keys.) с вариететами *densistriata* Tell., *eurhachis* Tell., *pachypleura* Tell., *aequicostata* Kipar., *posteroplana* Wester., *cf. acuticostata* Trech., *M. jakutica* (Tell.), *M. subcircularis* Gabb emend Wester., *Oxytoma mojsiscovicsi* Tell., *Ox. cf. zitteli* (Tell.), *Ox. czekanowskii* Tell., *Entolium kolymaense* Kipar., *Chlamys mojsisovicsi* Kob. et Ichik., *Tosapecten suzukii* Kob., *T. subhiemalis* (Kipar.), *T. hiemalis* (Tell.), *Gryphaea keilhau* Boehm., *Modiolus gibbus* Kipar., *Minetrigonia suttonensis sibirica* Kipar., *M. anadyrensis* Kipar., *Anodontophora muensteri* (Wissman), *Am. subrecta* Bittner, *An. lettica* (Quenst.), *Cardita cloacina sibirica* Kipar., *Tancredia explicata* Kipar., *Schafhaeutlia millingi* (Hauer), *Ochotomya anmandykanensis* (Tuchk.), *Och.*

anjuensis Polub.; брахиоподы - *Zugmayerella inaequipli-*
cata Dagys, *Z. eurea* Dagus.

Средний подъярус (зона *Juvavites interruptus*) содержит аммоноидеи - *Juvavites interruptus* Mojs., *Juvavites* sp. indet., *Halorites* sp., *Pseudosirenites* sp., *Arcestes* cf. *andersoni* Hyatt et Smith, *Megaphyllites incestus* Majs., *M. planus* Afitsky; пелелиподы: из нижнего подъяруса в средний переходят все перечисленные выше виды, кроме *Palaeoneilo* cf. *subtenella* Krumb., *Pteria* sp., *Oxytoma* cf. *zitteli* (Tell.), *Modiolus gibbus* Kipar., *Minetrigonia anadyrensis* Kipar., *Tancredia explicata* Kipar., *Schafhaeutlia mellingi* (Hauer) - эти 7 видов характерны только для нижнего подъяруса; в среднем подъярусе прибавляется 13 новых видов: *Palaeoneilo* cf. *praecuta* Klipst., *Chlamys privalnajensis* Polub., *Chlamys* aff. *subalternicostatus* (Bittn.), *Lima* ex gr. *subdupla* Stopp., *L. naumanni kolymaensis* Polub., *L. transversa* Polub., *L. (Plagiostoma) hatensis* Kittl., *L. (Plagiostoma) praecursor* Quenst., *Anodontophora subangulata* Kipar., *An. sublettica* Kipar., *Schafhaeutlia* sp., *Ochotomya terechovae* Polub., *Cardita* sp., пять из них - *Lima naumanni kolymaensis* Polub., *L. (Plagiostoma) praecursor* Quenst., *Ochotomya terechovae* Polub., *Cardita* sp., *Schafhaeutlia* sp. - приурочены только к среднему подъярусу, а все остальные проникают в верхний подъярус.

Верхний подъярус (зона *Placites symmetricus*). Нижняя граница проводится по подошве слоев с остатками цератитов - *Placites symmetricus* Mojs., *Placites* cf. *platyphyllus* Mojs., *Arcestes* cf. *oligosarcus* Mojs., *Ar. intuslabiatus* Mojs., *Cladiscites* cf. *tornatus* Bronn., вместе с которыми обнаружены *Cladiscites beyrichi* Welter., *Megaphyllites insectus* Mojs., *M. planus* Afitsky, *Rhacophyllites debilis timorensis* Welter.

В нижней части подъяруса, соответствующей примерно 1/5 части его мощности, встречаются еще остатки *Monotis ochotica* (Keys.). В надмонотисовых же слоях, составляющих основной объем верхнего подъяруса, установлены следующие пелелиподы: *Nucula* sp., *Palaeoneilo* cf. *praecuta* Klipst., *Cassianella simplex* Kipar., *Oxytoma mojsisovicsi* Tell., *Ox. czekanowskii* Tell., *Entolium kolymaense* Kipar., *Chlamys mojsisovicsi* Kob. et Ichik., *Ch. privalnajensis* Polub., *Ch. aff. subalternicostatus* (Bittn.), *Tosapecten hiemalis* (Tell.), *T. suzukii* Kob., *Tosapecten subhiemalis* (Kipar.), *Lima* ex gr. *subdupla* Stopp., *L. transversa* Polub., *L. (Plagiostoma) hatensis*

Kittl, *Antiquilima praelonga* (Martin), *Harpax* sp., *Gryphaea keilhau* Boehm, *Minetrigonia suttonensis sibirica* Kipar., *Anodontophora muensteri* (Wissmann), *An. subangulata* Kipar., *An. sublettica* Kipar., *An. aff. ovalis* Trechm., *An. subrecta* Bittner, *An. lettica* (Quenst.), *Cardita viligensis* Kipar., *C. cloacina sibirica* Kipar., *Triaphorus multiformis* Kipar., *Homomya* ? sp., *Ochotomya anmandykanensis* (Tuchk.), *Och. anjuensis* Polub.

Судя по составу аммонитов и цератитов, выделенные подъярусы эквивалентны лаййскому, алаунскому и севатскому подъярусам стратотипического разреза норийского яруса в Восточных Альпах.

Зона *Halorites buchi* соответствует двум нижненорийским зонам хальштатского разреза - *Sagenites giebeli* и *Cladiscites ruber*, зона *Juvavites interruptus* - средненорийской зоне *Cyrtopleurites bicrenatus*, а зона *Placites symmetricus* - верхненорийской зоне *Pinacoceras metternichi* и, возможно, зоне *Sirenites argonautae* (Афицкий, 1967а, 1967б).

В разрезе на р. Вилиге в первом приближении могут быть выделены нижний подъярус, включающий всю монотисовую толщу и нижнюю часть надмонотисовых слоев, содержащую ранненорийский цератит *Arcestes* cf. *biceps* Mojs., и средний - верхний подъярусы (нерасчлененные), охватывающие большую часть надмонотисовой толщи. Граница между нижним и средним подъярусами в известной степени условно устанавливается в разрезе по остаткам *Lima naumanni kolymaensis* Polub., *L. cf. subdupla* Stopp., *Chlamys privalnajensis* Polub.

Перечисленные пеллециподы в разрезе на р. Большой Аней впервые появляются в основании среднего подъяруса. Положение границы между средним и верхним подъярусами на р. Вилиге до конца не выяснено. Видимо, она должна проводиться в основании слоев, которые заключают в комплексе с другими двустворками ряд видов, присутствующих только в верхах разрезов норийских отложений рассматриваемого региона: *Parallelodon subimpressus* Kipar., *Bureiamya dubia* Polub., *B. voronetzae* Polub., *Cardita viligensis* Kipar. (последний вид в анейском разрезе характерен только для верхнего подъяруса).

Предложенная схема деления отложений норийского яруса на три подъяруса и три зоны адекватна стратиграфическим шкалам, разработанным для других известных разрезов норийского яруса (Восточные Альпы, Британская Колумбия, Невада, Гималаи и др.).

Деление норийских и так называемых норийско-рэтских отложений на монотисовую и надмонотисовую толщи носит условный характер, поскольку граница между этими толщами проводится только лишь на основании исчезновения остатков монотисовой фауны и

имеет, скорее всего, скользящий характер. Как показано выше, в анейском разрезе монотисовая толща охватывает нижний, средний подъярусы и низы верхнего подъяруса, а на р. Вилиге она, видимо, вкладывается в нижний подъярус. Биостратиграфические объемы монотисовой и надмонотисовой толщ в остальных разрезах Северо-Востока СССР к настоящему времени не выяснены.

Фаунистически охарактеризованные отложения рэтского яруса не установлены. Немногочисленные рэтские и рэтско-юрские виды пелеципод распределены по разрезу монотисовых и надмонотисовых слоев (вплоть до подошвы геттангского яруса) произвольно и не характеризуют какую-либо конкретную его часть. В связи с этим серьезного стратиграфического значения они не представляют.

Проблема рэтского яруса, по нашему мнению, в первую очередь сводится к выяснению взаимоотношений между верхненорийскими зонами и зоной *Choristoceras marshi* в триасовых разрезах Альп.

Имеющиеся материалы позволяют допускать (Афицкий, 1967б), что рэтский ярус стратиграфически соответствует, скорее всего, некоторой части верхнего норийского подъяруса и проявляется в отдельных районах в виде специфической фации этого подъяруса, охарактеризованной преимущественно комплексами эндемичной фауны.

Л и т е р а т у р а

- А ф и ц к и й А.И. Биостратиграфия триасовых и ниже-среднеюрских отложений бассейна р. Большой Анюй (Западная Чукотка). Автореф. дисс. на соиск. учен. степени канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1967а.
- А ф и ц к и й А.И. К проблеме рэтского яруса. - В кн.: Проблемы науки на Северо-Востоке СССР. Магадан, 1967б.
- Т у ч к о в И.И. О рэтских отложениях Северо-Востока СССР. - В сб.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, вып. 3. Магадан, 1949.
- Т у ч к о в И.И. Фауна морского рэта северо-востока Азии. - Ежегодник Всес. Палеонт. об-ва, 1956, т. XV.
- Т у ч к о в И.И. О проблеме рэтского яруса. - В кн.: Материалы по региональной стратиграфии СССР. М., 1963.

О БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ЕДИНИЦАХ

Термины, показывающие изменения организмов во времени (ряды форм, ряды мутаций, филогенетические ряды), дают представление, что эволюция организмов происходит линейно в одной плоскости. По нашему мнению, образное выражение истинных генетических взаимоотношений может быть представлено только в виде густой и прихотливо ветвящейся кроны родословного дерева. Точки в местах пересечения ветвей такого дерева с плоскостью, условно изображающей настоящее время, располагаются неравномерно, что служит одним из главных критериев к выделению неонтологических таксонов.

На основании указанного мы считаем целесообразным и даже необходимым заменить термины: — „ряды“, „линии“ на „стирпис“ (*stirpis*), что по латыни означает — ветка, ствол. Термин же „мутация“ не может быть использован, так как был предложен и использован Ваагеном и другими для определения только отдельных звеньев развития в пределах элементарных видов (жорданьонов).

В нашем представлении „стирпис“ — это изменения линеона как в пространстве, так и во времени, т.е. его филогенез, основанный на конкретных, фиксируемых объективными методами сравнения изменений в индивидуальном развитии особей — его онтогенезах.

Еще в конце прошлого столетия Карпинский (1890) при установлении артинского яруса и определении его места в стратиграфической шкале, использовал историю развития встречающихся в этих слоях пролеканитид, запечатленную в их онтогенезах.

Вводя в русскую палеонтологическую литературу понятие об онтогенетическом методе изучения ископаемых, Карпинский писал: „... И кажется, что подобная обработка целой фауны, в особенности если она коснется не только цефалопод, но и других организмов, дает возможность делать выводы относительно таких явлений, на выяснение которых обыкновенные приемы палеонтологических исследований дают весьма мало надежды“. Изучение неогеновых остракод Каспийского бассейна, выполненное автором (Ливенталь, 1929, 1938), показало, что раковины женских или партеногенетических особей *Cytherissa bogatschovi* Livental в апшеронский век претерпевали постепенные изменения (см. рис. 1).

В нижней части апшеронского яруса раковинки личиночных стадий, от II до V включительно, имеют три хорошо развитых бугорка, из которых один расположен на заднем поле и два — на спинном. На раковинках VI и VII стадий развития наблюдается ослабление переднего спинного бугорка, а на раковинках VIII стадии развития оба спинных бугорка бывают ослаблены. В средней части разреза только на раковинках II и III стадий развития все три бу-

Ярусы	Онто-зоны	Стадия развития			
		II-III	IV-V	VI-VII	VIII
Бакинский	4				
Апшеронский	3				
	2				
	1				

o - бугорок развит хорошо;
 x - бугорок развит слабо.

Фенотипы:
 Var. C
 Var. uniformis
 Var. elongata
 Var. B
 Var. A

Рис. 1. Схема изменения скульптуры раковин *Cytherissa bogatschovi* в апшеронском веке.

горка бывают хорошо развиты. На раковинках IV и V стадий наблюдается ослабление переднего спинного бугорка. На раковинках VI и VII стадий происходит ослабление обоих спинных бугорков и, наконец, на раковинках VIII стадии передний спинной бугорок исчезает, задний спинной бугорок бывает ослаблен и только бугорок, расположенный на заднем поле, остается хорошо выраженным. В верхней части разреза ослабление переднего спинного бугорка наблюдается на раковинках уже начальных стадий развития. Ослабление спинных бугорков происходит на раковинках IV и V стадий и полное исчезновение переднего бугорка - на раковинках VI и VII стадий. На раковинках VIII стадии остается только один бугорок, расположенный на заднем поле.

В отложениях, залегающих выше (слои бакинского и хазарского ярусов), наблюдается дальнейшее ослабление бугорков, как это показано на рис. 1.

Значение этих бугорков не установлено, но поскольку степень их развития меняется не только с изменением возраста особей, но и в филогенезе, давая четкую картину эволюции филетического типа, мы можем считать их прямо или коррелятивно связанными с органами, имеющими жизненное значение и потому изменяющимися в ответ на сдвиг адаптивной зоны.

Сопоставление разрезов апшеронского яруса как в пределах Апшеронского полуострова, так и за его пределами вплоть до западных районов Туркмении (Небит-Даг) и Северного Кавказа (рр. Сулак и Аксай) показало, что слои, охарактеризованные ископаемыми остатками организмов, у которых онтогенез протекает

одинаково, могут служить надежным геохронологическим критерием (Ливенталь, 1949). Одновременно было выявлено, что слои, объединяемые присутствием в них только одинаковых фенотипов, установленных без учета онтогенетического развития организмов, по морфологическому сходству, не могут обеспечить правильного решения практических задач биостратиграфии, как показано на рис. 1 диагональными линиями; стратиграфические границы каждого фенотипа расплываются и перекрывают друг друга.

Учитывая это, мы предлагаем слои, содержащие ископаемые остатки организмов, принадлежащих одному стирпису, онтогенез которых протекает одинаково, считать основной биостратиграфической единицей, выделяемой под наименованием „онтозона“.

Время, соответствующее онтозоне, можно именовать „онтохроном“. Границы онтозон, устанавливаемые по изменениям в онтогенезе, для разных стирписов могут не совпадать, как это показано на рис. 2, но это обстоятельство может служить только целям дальнейшей детализации геохронологической шкалы.

В заключение считаю необходимым отметить, что организмы, эволюция которых протекает в форме видообразования, когда антеоморфная и неоморфная стадии делятся продолжительное время, мало пригодны для целей точной датировки истории развития органического мира на Земле и тем более для биостратиграфических сопоставлений в практических целях. Организмы, эволюция которых протекает в филетической форме, являются отличными объектами для выделения онтозон и могут служить хорошими геохронологическими показателями. Организмы, эволюция которых совершается в квантовой форме (Симпсон, 1948), могут быть использованы в качестве геохронологических показателей по моменту появления нового качественного отличия, не путем медленных количественных изменений, как в случае филетической формы эволюции, а скачкообразно путем появления новых мутаций.

Для того чтобы обеспечить скорейший переход к расчленению отложений, слагающих земную кору, на онтозоны, лишенные элементов субъективности, доступные научному анализу и поэтому практически более целесообразные, чем „зоны“, „опельзоны“ и „биозоны“, считаю необходимым рекомендовать организовать сбор и изучение палеонтологических материалов так, чтобы можно было получить правильные представления об основных признаках возрастной изменчивости организмов, находимых в ископаемом состоянии; осуществлять построение схем конкретных филогенезов с использованием

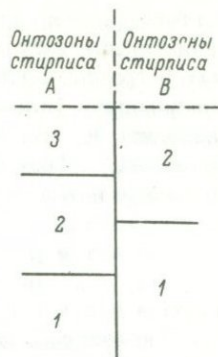


Рис. 2. Границы онтозон разных стирписов.

для этого только действительно наблюдающиеся онтогенезы и объяснительную привязку наблюдений к основным, наиболее полным разрезам (стратотипам); до включения термина „стирпис“ в правила международной палеозоологической номенклатуры, обозначение его производить в соответствии с правилами открытой номенклатуры знаком „st.“ (сокращенное от stirpis), помещая этот знак между родовым и видовым наименованиями.

Л и т е р а т у р а

- К а р п и н с к и й А.П. Об аммонях артинского яруса и его некоторых сходных с ними каменноугольных формах. — Зап. Сиб. минерал. общ., 1890, сер. 2, ч. 27.
- Л и в е н т а л ь В.Э. Остракоды акчагыльского и апшеронского ярусов. Баку, 1929.
- Л и в е н т а л ь В.Э. Отложения бакинского яруса и их микрофауна. — Труды АЗНИИ, т. 2. Баку, 1938.
- Л и в е н т а л ь В.Э. Палеобиогенетический метод стратиграфического расчленения отложений. — Докл. АН СССР, 1949, т. 64, № 1.
- С и м п с о н Д.Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.

В.И. Левина

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОЗДНЕЮРСКИХ ФОРАМИНИФЕР ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Монографическое изучение позднеюрских фораминифер в Сибирском Приуралье позволило выявить некоторые закономерности их эволюции. Сравнительное изучение фораминифер каждого века в сопредельных бассейнах показало, что келловейско-раннеоксфордские и поздневожские их комплексы имеют много общего с комплексами бассейнов арктического сектора бореальной области, тогда как позднеоксфордско-средневожские комплексы имеют ряд общих черт с комплексами бассейнов атлантического сектора той же области. Арктический и атлантический секторы бореальной области взяты по районированию Сакса (Сакс, Нальняева, 1964).

По всей вероятности, келловейские и раннеоксфордские фораминиферы Сибирского Приуралья произошли от фораминифер, обитавших в бассейнах Северного Ледовитого океана. Проникнув в начале келловей вместе с трансгрессирующими водами на территорию Западной Сибири, они нашли здесь весьма благоприятные условия. Широкое распространение получили литуолиды (*Naplophragmoi-*

des, *Recurvoides*, *Ammobaculites*), трохамминиды (*Trochammina*), атаксофрагмииды (*Dorothia*) и редкие нодозарииды. В оксфордском бассейне развивались формы, унаследованные целиком от келловейских, происходят лишь очень постепенные изменения внутри родов — келловейские виды дают начало новым видам. Во второй половине позднего оксфорда среди фораминифер появляются представители цератобулиминид, эпистоминид, спириллинид, текстуляриид и вернеуилинин, мигрировавшие в Западно-Сибирский бассейн с запада. Эндемичные фораминиферы в значительной мере вытесняются пришельцами с запада, сохраняются лишь представители родов *Recurvoides*, *Ammobaculites*, *Trochammina*, но и они претерпевают значительные изменения. Вновь появившаяся фауна быстро осваивает почти всю акваторию Западной Сибири, ее расцвет отмечается в кимериджском и в первой половине волжского веков.

Во второй половине средневолжского века наблюдается постепенное угасание фораминифер. Комплексы их становятся более однообразными, все больше проявляется влияние холодных арктических вод, образовавших в средневолжском бассейне северный залив с арктической микрофауной зоны *Trochammina septentrionalis*. В конце кимериджа исчезают спириллиниды и эпистоминиды, а в начале волжского века из Западно-Сибирского бассейна вытесняются текстулярии, бимонилины, цератобулиминиды, а в конце средневолжского века спироплектаммины, доротии и многие лентикулины. Роды *Haplophragmoides*, *Recurvoides*, *Ammobaculites*, *Trochammina* обновляются новыми видами.

На рубеже средневолжского и поздневолжского веков происходят значительные изменения в составе фораминифер. В поздневолжском бассейне сохраняются лишь малоприхотливые представители трохамминид, выживают и некоторые литуолиды (*Recurvoides praeobsensis* Dain, *Ammobaculites ex gr. labythnangensis* Dain, редкие *Haplophragmium elongatum* Dain). Но большую часть фораминифер составляют северные иммигранты: аммодисциды (*Ammodiscus veteranus* Kosyрева) и литуолиды (*Haplophragmoides volosatovi* Scharovskaja, H. *emeljanzevi* Schleifer, H. *schleiferi* Scharovskaja и др.).

Описанные смены комплексов позднеюрских фораминифер связаны с глубокими изменениями палеогеографических условий и имеют региональное значение. Эти изменения, вероятнее всего, вызваны различными влияниями соседних бассейнов, о которых сказано выше. При этом происходила постепенная смена одних видов другими, помимо иммигрантов развивались местные виды, реагировавшие на все происходившие в бассейне изменения активным формообразованием. К ним относятся некоторые виды *Recurvoides*, *Ammobaculites*, *Trochammina*, *Spiroplectammina*, *Verneuulinoides*, *Lenticulina*, *Reinholdella* (*Pseudolamarckina*).

В общем развитии фораминифер можно выделить этапы двух порядков, при этом по смене групп видов выделяются три этапа, по смене видов – шесть этапов (подэтапов).

1-й этап келловейско-раннеоксфордский, включающий и первую половину позднего оксфорда. Этот этап характеризуется расцветом литуолид (группы *Ammobaculites igrimensis* Bulynnikova et Levina - A. *tobolskensis* Beljaevskaya), *Recurvoides scherkalyensis* Levina, расцветом трохамминид (группы *Trochammina rostovzevi* Levina), расцветом *Dorothia insperata* Bulynnikova и *Eomarssonella paraconica* Levina. По смене видов на данном этапе выделяется два подэтапа – келловейский и раннеоксфордский.

Келловейский подэтап: а) Начальная стадия – характеризуется становлением характерных видов и приходится на раннекелловейский-начало средnekелловейского веков; ареал распространения видов узкий (северо-восточные, возможно центральные, районы низменности), количественный состав характерных видов очень мал, отмечаются мелкие размеры раковин. б) Стадия расцвета – средний и поздний келловей; основные черты стадии – широкий региональный ареал распространения характерных видов, массовое количество особей этих видов, крупные размеры раковин, имеющих четкие характерные черты строения. в) Стадия угасания – конец келловейского века; ареал распространения видов еще остается широким, комплексы массовые, но характерные виды испытывают некоторую угнетенность, проявляющуюся иногда в уменьшении размера раковин, иногда в беспорядочной изменчивости видовых признаков, в появлении различного рода уклонений в строении раковин, иногда уродливости; очень характерным признаком стадии является появление редких новых видов (переходный комплекс с *Eomarssonella paraconica* Levina и *Dorothia insperata* Bulynnikova).

Раннеоксфордский подэтап: а) Начальная стадия накладывается на конечную стадию предыдущего этапа, по характерному виду *Ammobaculites tobolskensis* эта стадия должна считаться начальной, а по *A. grimensis* – конечной. То же можно сказать и по видам группы *Trochammina rostovzevi*. б) Стадия расцвета приходится на век *Cardioceras cordatum* и частично на век *Amoeboceras alternoides*; характеризуется теми же чертами, что и на предыдущем этапе: расцветом видов, широтой их ареала распространения, близким составом комплекса в различных фациях. в) Стадия угасания – конец века *Amoeboceras alternoides* и, возможно, начало века *A. alternans*; характеризуется некоторым сокращением ареала распространения и общего количества особей видов. Граница второго подэтапа с третьим более резкая, так как она совпадает со сменой этапа высшего порядка.

2-й этап позднеоксфордско-средневожский. Этот этап характеризуется расцветом групп *Haplophragmoides canuiformis*, *Recurvoides dispartabilis* Dain., *R. stschokuriensis*, *Ammobaculites validus* Beljaevskaja, *A. haplophragmioides* Furss. et Pol., *Trochammina omskensis* Kosyreva, *T. kumaensis* Levina, появлением *Textulariidae* и *Verneuilininae*, расцветом нодозарий, эпистоминид, цератобулиминид.

По смене видового состава фораминифер на втором этапе выделяются три подэтапа: позднеоксфордский, кимериджский и ранне-средневожский.

Позднеоксфордский подэтап. Для него характерно широкое распространение видов *Recurvoides dispartabilis* Dain, *Trochammina interposita* Levina, *Spiroplectammina tobolskensis* Beljaevskaja и др. По времени этот этап небольшой, соответствует отложениям одной зоны *Amoeboceras alternans*. Пока не удается выделить все три стадии; по одним видам начальная стадия совпадает с конечной стадией предыдущего этапа (*Trochammina interposita* Levina), по другим видам, впервые появившимся в Сибири, эта стадия неизвестна (*Spiroplectammina tobolskensis* Beljaevskaja, некоторые лентикулины). Стадия расцвета выражена ярко и приходится целиком на век *Amoeboceras alternans*. Стадия угасания очень сокращена, совпадает с начальной стадией следующего подэтапа.

Кимериджский подэтап отмечается по развитию видов *Haplophragmoides canuiformis* Dain, *Recurvoides planus* Dain, *Ammobaculites validus* Beljaevskaja, *Trochammina omskensis* Kosyreva, *T. kumaensis* Levina, *Spiroplectammina suprajurassica* Kosyreva, *Verneuilinoides graciosus* Kosyreva и расцветом разнообразных нодозарий и цератобулиминид.

а) Начальная стадия характеризуется зарождением основных руководящих видов, перечисленных выше; наряду с позднеоксфордскими видами появляются и первые, пока еще редкие и малорослые раковины кимериджских видов; эта стадия приходится на зону *Pistonina involuta*. б) Стадия расцвета отвечает зонам *Rasenia borealis* и *Aulacostephanus* sp.; фораминиферы этой стадии характеризуются очень широким географическим ареалом, крупными размерами раковин, четкими видовыми признаками; в этой стадии можно было бы выделить два этапа низшего ранга - раннекимериджский и позднекимериджский (по лентикулинам и цератобулиминидам, которые изучались Л.Г. Дайн). в) Стадия угасания растягивается на конец кимериджа и начало ранневожского века и скорее всего должна быть отнесена к следующему этапу.

Ранне-средневожский подэтап характеризуется обновлением видового состава *Haplophragmoides*, *Recurvoides*, *Ammobaculites*, *Spiroplectamina*, *Textularia*, *Bimonilina* и обновлением *Nodosariidae*. В нем могут быть выделены также три стадии. а) Стадия становления новых видов и угасания старых кимериджских растянулась почти на весь ранневожский век и совпадает со стадией угасания предыдущего подэтапа. б) Стадия расцвета соответствует всему средневожскому веку, здесь также можно выделить два этапа низшего ранга, один отвечает веку доэопланитид и характеризуется расцветом видов, их многообразием (зона *Saracenia pravoslavlevi*), второй отвечает некоторому сокращению видового разнообразия комплексов, но количественному увеличению особей отдельных видов (зона *Dorothia tortuosa*). в) Стадия угасания была кратковременной и довольно резкой, она характеризуется в основном вымиранием старых видов, новые виды (*Ammodiscus veteranus Kosyreva*) появляются в виде случайных редких скоплений; глубокие изменения в составе фораминифер знаменуют собой границу этапа более высокого порядка.

3-й этап поздневожский характеризуется расцветом аммодисцид, халлофрагмоидесов и трохаммин и по времени совпадает полностью с шестым подэтапом; выделить в нем отдельные стадии из-за неполноты материала трудно. Некоторое изменение видового состава отмечается во второй его половине, когда появляются различные аммодисциды, *Trochammina kondaensis Levina* и различные мелкие трохаммины. Подобные изменения в комплексе обычно характеризуют стадию угасания, и последнее очень важно, так как слои, содержащие указанный комплекс фораминифер, считают переходными валанжин-вожскими. Анализ фораминифер заставляет предполагать, что это еще вожские, но граничащие с валанжином, отложения.

Из изложенного следует, что развитие позднеюрских фораминифер на территории Западной Сибири происходит в виде хорошо выраженных этапов. В зависимости от ранга изучаемого таксона выделяются этапы различного порядка. По развитию родов и групп видов выделяются три этапа, по развитию отдельных видов - 6 этапов (подэтапов). Внутри последних намечаются стадии. Этапы крупного масштаба имеют региональное значение и отражают этапы геологической истории развития Западно-Сибирской платформы в целом. Все выделенные этапы и подэтапы лежат в основе выделения стратиграфических подразделений: ярусов, подъярусов и зон. В Приуральской части низменности выделено 12 сменяющих друг друга во времени комплексов фораминифер. Каждый из комплексов отвечает либо всему этапу, либо его стадии.

С а к с В.Н., Н а л ь н я е в а Т.И. Верхнеюрские и нижне-меловые белемниты севера СССР. М., 1964.

Н.П. Ковалева

ГЛАВНЕЙШИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЗАМКОВЫХ БРАХИОПОД

Замковые брахиоподы – одна из древнейших групп беспозвоночных, прошедшая длинный и сложный путь развития от кембрия до настоящего времени. Остатки этих животных встречаются в самых разновозрастных отложениях и почти всегда обладают хорошей сохранностью. Основой стратиграфической ценности замковых брахиопод является филогенетическая изменчивость их раковин. Однако для понимания истории развития этих животных и определения основных, переломных моментов в их длительной эволюции необходимо знать и учитывать коррелятивную зависимость между изменчивостью раковин и органов мягкого тела, выполняющих важные жизненные функции.

Известна определенная сопряженность некоторых признаков строения раковин замковых брахиопод с характером развития их лофофора и ножки. Как известно, лофофор является органом питания и дыхания замковых брахиопод, а ножка – органом их якорного прикрепления, преобладающего у послепалеозойских форм. Еще Н.Н. Яковлев в своих трудах (1908, 1964) показал на многочисленных примерах, что общее строение макушки, зубов и кардиналия у раковин этих животных тесно связано со способом их прикрепления и меняется вместе с его особенностями. Позднее наблюдения Конжуковой (1948, 1957) над современными тихоокеанскими теребратулидами обнаружили, что с изменениями очертаний переднего края и формы створок всегда, даже в рамках одного вида, сопряжены соответствующие колебания в форме лофофора и брахиальной петли; строение же макушки и кардиналия остается при этом устойчивым.

Изучение изменчивости меловых и палеогеновых замковых юга СССР (Ковалева, 1964) обнаружило тесную коррелятивную зависимость между изменчивостью брахидиума (а, следовательно, лофофора) и изменчивостью формы и скульптуры предмакушечной области створок и между изменением положения, формы и величины форамена (и, значит, особенностей развития ножки) и изменчивостью макушки и кардиналия. Многочисленные наблюдения показали, что первая зависимость выражается в коррелятивном развитии лофофора и предмакушечной области створок в одном направлении:

короткой аркообразной брахиальной петле соответствует простая обтекаемая форма предмакушечной области створок без синуса и возвышения и без скульптуры (меловой род *Rectithyris*); с увеличением и усложнением брахидиума сопряжено удлинение поверхности створок, усложнение их формы и наружной скульптуры (палеогеновый род *Terebratula* по сравнению с предковым меловым родом *Neoliothyris*).

Вторая зависимость выражается в коррелятивном развитии ножки и замакушечной области створок (дельтириального покрова, зубов и кардиналия) в противоположных направлениях: с прогрессивным развитием ножки (расширение форамена и выпрямление макушки) сопряжено периодическое сокращение длины дельтириального покрова и постепенная редукция отдельных элементов кардиналия (переход от рода *Neoliothyris* к роду *Terebratula*); ослаблению ножки (уменьшению форамена вплоть до зарастания его и загибания макушки) соответствует процесс усиления выделительной деятельности мантии в области дельтирия и кардиналия, что выражается в периодическом увеличении длины дельтириального покрова (например, на границах видов рода *Carneithyris*) и огрубении, а затем и усложнении строения замочного отростка, замочной пластины и дорзальной септы (как при переходе от рода *Carneithyris* к роду *Chatwinothyris*).

Занимаясь в течение ряда лет монографическим изучением как палеозойских, так и мезо-кайнозойских замковых брахиопод, а в последние годы определяя коллекции, в большом количестве поступающие в обменный фонд ЦНИГРМузея, автор получил в свое распоряжение материал по этому классу беспозвоночных самого разного геологического возраста и географической приуроченности. Рассмотрение наиболее характерных черт изменчивости раковин замковых брахиопод разных геологических эпох с точки зрения коррелятивно связанных с этой изменчивостью особенностей развития лофофора и ножки привело его к выводу, что в эволюции данного класса беспозвоночных выделяется три крупнейших этапа, совпадающих с тремя геологическими эрами: палеозойский, мезозойский и кайнозойский.

Палеозойский этап характеризуется эволюцией замковых по линии удлинения и сильного усложнения лофофора при слабом развитии ножки. Этому этапу соответствует самое сложное строение раковины во всех ее частях: с длинным, чрезвычайно разнообразно устроенным брахидиумом связано наиболее сложное строение предмакушечной области раковин – большое разнообразие общих очертаний створок, формы синуса и возвышения, чрезвычайно разнообразие скульптуры: обычному отсутствию у взрослых форм форамена (а, следовательно, ножки) в свою очередь, соответствует самое сложное внешнее и внутреннее строение макушки раковин – хорошо развитые аррея, зубные пластины, спондиллий, круралий и другие сб-

разования, отсутствующие у многих послепалеозойских брахиопод. Массивные и сложные раковины палеозойских замковых чаще всего свободно лежали на дне или прирастали к субстрату одной из створок. Однако из всего многообразия этих форм, то есть из восьми отрядов замковых брахиопод, известных в палеозое, в мезозой перешли только представители *Rhynchonellida*, *Spiriferida* и *Terebratulida*, то есть тех отрядов, ножка которых функционировала в течение всей жизни особей.

В мезозое эволюция замковых брахиопод шла в двух направлениях: 1) по линии усиления ножки и уплощения лофофора с соответствующим облегчением раковины во всех элементах ее строения (это направление особенно свойственно началу мезозоя) и 2) по линии ослабления ножки (вплоть до ее редукции) и одновременно усложнения лофофора и всей раковины (в мезозое на этот путь развития раньше или позже переходили многие брахиоподы первого направления).

Признаками первого направления эволюции являются: выпрямление и укорачивание макушки, расширение форамена, выполаживание синуса и возвышения, обычно отсутствие скульптуры, развитие брахиодиума в простую короткую петлю. Второе направление характеризуется противоположными признаками: загибанием и удлинением макушки, уменьшением форамена и одновременно усложнением строения брахиодиума и предмакушечной части раковин; последнее выражается в удлинении круп и брахиальной петли при соответствующем увеличении роста створок спереди с углублением у ринхонеллид синуса и возвышения и с самым разнообразным усложнением скульптуры, а у теребратулид – с появлением бипликатности теребратулид, очевидно, и возникло новое надсемейство *Terebratulaceae*, известное с триаса и характеризующееся хорошо развитой скульптурой и длинной брахиальной петлей, опирающейся на высокую дорзальную септу. Границу мезозоя и кайнозоя вновь переходят лишь брахиоподы с хорошо развитой ножкой, о чем свидетельствует широкий форамен у всех раннекайнозойских замковых.

Кайнозойский этап эволюции характеризуется наиболее высоким уровнем развития ножки во всех трех надсемействах – *Rhynchonellaceae*, *Terebratulaceae*, *Terebratellaceae* и впервые – равномерным прогрессивным развитием у них одновременно ножки и лофофора. Соответственно новому направлению развития у раковин кайнозойских замковых брахиопод впервые наблюдается усложнение брахиодиума и строения предмакушечной области створок при дальнейшем упрощении внешнего и внутреннего строения их макушки. Как свидетельство активного развития ножки, в области макушки наблюдается открытый широкий форамен, чрезвычайно короткий (сильно редуцированный) дельтириальный покров, прогрессирующая редукция зубных пластин и некоторых элементов кардиналия, в первую очередь замочного отростка, а затем и замочных пластин;

с развитием лофофора связано, напротив, активное развитие раковины в предмакушечной области; удлинению круральных отростков у Rhynchonellacea, некоторому усложнению брахиальной петли у Terebratulacea и дальнейшему ее удлинению у Terebratellacea соответствуют периодическое увеличение длины поверхности створок, развитие тонкой радиальной струйчатости на поверхности раковин Rhynchonellacea и Terebratulacea и дальнейшее усложнение хорошо развитой радиальной скульптуры у Terebratellacea.

Смена рассмотренных крупных этапов в эволюции замковых брахиопод приурочена к границам перми и триаса, мела и палеогена. Именно на этих стратиграфических рубежах появляются новые направления в изменчивости раковин замковых брахиопод, коррелятивно связанные с наиболее существенными изменениями в развитии их лофофора и ножки — органов, играющих первостепенную роль в приспособлении брахиопод к изменениям внешней среды.

Л и т е р а т у р а

- К о в а л е в а Н.П. Значение замковых брахиопод для стратиграфии датских и палеогеновых отложений Крыма, Кавказа, Мангышлака. Автореф. диссерт. на соиск. уч. степ. канд. геол.-минер. наук. Л., 1964.
- К о н ж у к о в а Е.Д. О постэмбриональном развитии раковины и брахиального аппарата некоторых тихоокеанских брахиопод. — Изв. АН СССР, 1948, сер. биол., № 2.
- К о н ж у к о в а Е.Д. Плеченогие (Brachiopoda) дальневосточных морей СССР. — В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР, вып. 1У. Л., 1957.
- Я к о в л е в Н.П. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. — Тр. Геол. комитета, 1908, нов. сер., вып. 48.
- Я к о в л е в Н.П. Организм и среда. — В кн.: Статьи по палеонтологии беспозвоночных 1913–1960 гг., 2-е доп. изд. М.—Л., 1964.

С.И. Шевцов

ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСТРАКОД КАК ОДИН ИЗ КРИТЕРИЕВ ПРОВЕДЕНИЯ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ГРАНИЦ В ДЕВОНЕ

Изменение комплексов остракод во времени, выяснение преемственности, количественных и качественных отличий их в разрезах Татари и Кировской области позволили установить шесть этапов

в развитии этой группы организмов, тесно связанных с историей развития девонского бассейна.

Первый этап связан с эйфельским веком, когда на территории Татарии впервые появляются представители этой группы фауны, и, по данным В.И. Аверьянова (1964), в ее развитии отмечается три фазы. Кальцеоловая фаза характеризуется очень небольшим количеством органических остатков и представлена 12 видами остракод, относящихся к 5 семействам и 6 родам: *Knoxiidae* (род *Knoxiella*), *Linchwinidae* (род *Evlanella*), *Healdiidae* (роды *Healdianella* и *Microcheilinella*) и *Bairdiidae* (роды *Bairdia* и *Bairdiocypris*). Наиболее часто встречаются представители родов *Microcheilinella* и *Bairdia*.

Раннебийско-морсовское время отличается наилучшими условиями для развития остракод и значительным увеличением числа их родов и видов (вторая фаза). В частности, в нижнебийских и морсовских образованиях встречены представители 47 родов, принадлежащих 17 семействам. Наиболее богато в видовом и родовом отношении представлены семейства *Aparchitidae*, *Graviidae*, *Knoxidae*, *Cavellinidae*, *Healdiidae*, *Bairdiidae*. Особенно многочисленны представители родов *Aparchitellina*, *Coeloenellina*, *Evlanella*, *Cavellina*, *Healdianella*, *Microcheilinella*, *Bairdia*, *Bairdiocypris*, *Baschkirina* и *Voronina*. В это время впервые появляются и в эту фазу заканчивают свое развитие роды *Punctaparchites*, *Pteriella*, *Amphizona*, *Eukloedenella*, *Healdia*, *Reversocypris*, *Basslerella*.

В позднебийско-мосоловское время число родов уменьшается и обедняется видовой их состав, хотя общее направление эволюции остракод остается таким же, как и в предшествующую фазу. Здесь определены представители 28 родов, относящихся к 15 семействам. В эту фазу продолжает существовать большинство остракод, появившихся в раннебийско-морсовское время. На рубеже эйфельского и живетского веков заканчивает существование целый ряд родов, составляющих основной фон позднеэйфельского сообщества остракод: *Coeloenella*, *Libumella*, *Leperditellina*, *Birdsallella*, *Monoceratina*, *Voronina* и некоторые другие. При этом особенно важным, по мнению Л.Н. Егоровой (1967), является угасание всех известных в эйфельский век бейрихийд. В то же время в эту фазу появляются первые представители новой живетской фауны (в частности, виды рода *Jenningsina* и *Samarella*), что вообще характерно для конечной фазы каждого этапа развития органического мира.

Следующий (живетский) этап соответствует времени накопления воробьевских, старооскольских, муллинских и нижнепашийских отложений. В воробьевское время на территории современной Татарии и Кировской области существовали условия, весьма неблагоприятные

ятные для развития остракод: встречены представители лишь 10 видов, относящихся к 6 родам. В это время впервые появляются представители семейства *Indivisiidae* (род *Indivisia*) и рода *Acratia*. За пределами рассматриваемой территории в разрезах Башкирии, Куйбышевской и Волгоградской областей отложения вобръевского горизонта содержат более богатую фауну остракод, близкую к старооскольской ассоциации (Ляшенко, 1960; Аверьянов, 1964).

Начиная со старооскольского времени идет постепенное увеличение числа видов и родов, достигающее максимума (для живетского этапа) во время накопления карбонатного прослоя „средний известняк“. В это время среди остракод насчитывается 59 видов, относящихся к 17 семействам и 30 родам. В старооскольскую фазу заканчивают свое развитие роды *Lucasella*, *Baschkirina*, *Zaborovia* (представители последнего встречаются только в старооскольских отложениях) и впервые появляются представители семейств *Drepanellidae* и *Buregiidae* и рода *Ampuloides*. Наиболее богато в родовом отношении представлены семейства *Healdiidae*, *Bairdiidae*, *Graviidae*, *Quasiellitidae*. Особенно многочисленны роды *Marginia*, *Cavellina*, *Jenningsina*, *Healdianella*, *Bairdia*, *Bairdiocypris*, *Acratia*.

В муллинское время продолжают существовать многие из ранее возникших видов, а роды *Eurychilina*, *Orthocypris* и *Samarella* заканчивают свое развитие.

В раннепашийское время доживают последние представители живетской фауны, за исключением видов *Microcheilinella mandelstami* Pol. и *Bairdia* aff. *spinosa* Pol., единичные остатки которых еще встречаются в нижнекыновских отложениях. В это время полностью заканчивают свое развитие роды *Dizygo-pleura* и *Jenningsina*.

Во франском веке отмечаются три этапа в развитии остракод, что позволяет выделить в этом интервале разреза три стратиграфические единицы (подъярусы). Исследование других групп органического мира, в частности брахиопод, на территории Русской платформы, Прибалтики, западного склона Урала, Тимано-Печорской провинции также свидетельствует о трехчленном делении франского яруса.

Раннефранский этап характеризуется небольшим количеством органических остатков. Однако и они позволяют считать это время, вместе с раннекыновским (гайнинским), первой фазой рассматриваемого этапа. В позднепашийское время полностью заканчивает развитие род *Coeloenellina*, появившийся еще в кальцеоловое время. Во вторую половину первой фазы – раннекыновское (гайнинское) время – общее число видов остракод увеличивается до 12.

Фаза расцвета раннефранских остракод падает на позднекыновское (арчединское) время, когда общее число их достигает 29 ви-

дов, относящихся к 23 родам и 16 семействам. При этом только в верхнекиновских отложениях встречаются остатки представителей родов *Nodella*, *Yongiella* и *Ornatella*. В это же время заканчивает свое развитие род *Pseudonodellina*, а в конце его (кикинское время) появляются первые единичные представители *Entomozoe* и *Acratina*. Наиболее богато в родовом отношении в это время семейство *Bairdiidae*.

В саргаевское время происходит уменьшение общего числа видов и родов. В это время заканчивают развитие роды *Acratina* и *Rectella*, а также *Primitiella*, *Franclinella*, *Bekena* и *Polenovia*, остатки которых на рассматриваемой территории вообще встречаются только в отложениях саргаевского горизонта. В родовом отношении, как и в предыдущую фазу, ведущее положение сохраняется за представителями семейства *Bairdiidae*. В саргаевских отложениях, так же как и в других горизонтах, относящихся к последним фазам этапов, отмечается появление некоторых форм, получивших развитие в последующее время (*Amphissites irinae* Gl. et Zasp., *Bairdia* cf. *symmetrica* Eg., *Acratia gasanovae* Eg. и др.).

С дзманикового времени начинается среднефранский этап развития девонских остракод. Широкое развитие получают представители семейства *Entomozoidae*, в видовом отношении не очень разнообразны, но представленные часто большим количеством особей. В западной части территории, где развиты рудкинские слои, в комплексе остракод впервые появляются представители родов *Primitia* и *Knoxites*.

В мендымско-семилукское время общее количество видов остракод достигает 43, принадлежащих 14 семействам и 24 родам. Наиболее существенным моментом этой фазы является расцвет семейства *Entomozoidae* — испытывает наибольшую вспышку видообразования род *Entomozoe*. Для родов *Neodrepanella*, *Bicornellina*, *Semilukiella*, *Milanowskyia* и *Famenella* это время является этапом становления. В конце среднефранского этапа общее количество видов сокращается; доживают последние представители рода *Primitia*, возникает ряд форм, получивших развитие в воронежское время.

Позднефранский этап развития остракод характеризуется также тремя фазами. Начальная фаза соответствует времени накопления на востоке самсоновских, а на западе алатырских отложений. Остракоды этих отложений являются общими с семилукскими и позднефранскими, хотя среди них явно преобладают воронежские формы. Комплекс остракод представлен 32 видами, относящимися к 7 семействам и 15 родам. Для этой фазы характерно усиленное видообразование у рода *Bairdia* и появление первых представителей *Paraschmidtella*. Для девонских представителей *Pribylites* и *Hollinella*, появившихся еще в эйфельский век, это время является этапом угасания.

Максимального расцвета для всей позднедевонской эпохи в целом остракоды достигают в воронежскую фазу своего развития. Общее число видов в это время достигает 62 (27 родов). Комплекс богат и разнообразен: достигают расцвета роды *Selebratina*, *Knoxites*, *Knoxia*, *Bairdia*, *Acratia*; появляются первые представители семейства *Perprimitiidae* (под *Kloedennellina*) и родов *Mennerella*, *Donellina*, *Serenida*; на востоке ТатариИ отмечается новая вспышка видообразования у *Entomozoe*. В конце воронежского времени общее число видов остракод сокращается, полностью заканчивают свое развитие девонские виды *Uchtovia*, *Mennerella*, *Semilukiella*, *Paraparchites*, *Paraschmidtella*, *Bicornellina*, *Donellina*, *Bythocypris* и *Ampuloides*.

Конечная фаза позднефранского этапа развития остракод отвечает времени накопления евлановско-ливенских отложений. В это время общее направление эволюции остракод остается таким же, как и в предшествующую фазу, хотя и отмечается постепенное сокращение общего числа видов и родов. По-прежнему многочисленны представители *Bairdia*, *Acratia* и *Entomozoe*. Для рода *Famenella* эта фаза явилась этапом расцвета. Вместе с тем полностью заканчивают развитие семейство *Drepanellidae* и девонские представители семейства *Lichwinidae* (роды *Evlanella* и *Lichwinia*). Для рода *Knoxites* это время также явилось этапом угасания. В то же время в конце позднефранского этапа появляется ряд новых видов, а также первые представители *Plavskella* и *Carbonita*.

Фаменский этап в истории развития остракод также характеризуется тремя фазами. Первая фаза отвечает раннефаменскому и началу позднефаменского времени. В начале этой фазы еще продолжает существовать ряд позднефранских видов. Достигают расцвета представители *Serenida*. В конце фазы заканчивают существование последние девонские представители *Marginia* и все позднефранские виды остракод, за исключением *Aparchites crassus* Pol., *Famenella inconditis* Pol. и некоторых других. Появляются первые представители рода *Beyrichiopsis*.

Вторая фаза отвечает второй половине позднефаменского времени и соответствует времени накопления карбонатных пород, известных в нефтепромысловой практике под названием „фаменский репер“. Это время является временем расцвета фаменских остракод, количество которых достигает 51 вида, представляющих 12 семейств и 26 родов. Впервые появляются *Carboprimitia* и *Richterina*, только для конца позднефаменского времени территории ТатариИ (а по данным Н.О. Ивановой, и Пермской области) характерны представители *Herrmannina*, *Reversoscapha*, *Coryellina*. Наиболее богато в видовом и родовом отношениях представлены семейства *Bairdiidae* и *Entomozoidae*, особенно много-

численны *Bairdia*, *Bairdiocypris*, *Acratia*, *Richterina*, *Aparchitellina*, *Kloedennellina*. В конце позднефаменского времени общее число родов сокращается, обедняется их видовой состав, полностью заканчивает существование *Plavskella* и *Serenida*, появляются пока еще немногочисленные представители остракод, получившие широкое развитие в центральных областях Русской платформы в озерско-хованское время (Занина, 1961; Самойлова, 1965; Чижова, 1967).

Последняя — конечная фаза фаменского этапа развития остракод отвечает раннезаволжскому и первой половине среднезаволжского времени. Общее направление эволюции остракод в этот отрезок времени остается таким же, как и в предыдущие фазы этапа. Для *Eremozoe* и *Phlyctiscapha* раннезаволжское время явилось временем угасания, а для *Carboprimitia* — расцвета. Вместе с тем к концу этого этапа возрастает роль остракод, широко развитых в слоях с *Quasiendothyra kobeitusana* Татарии и озерско-хованских отложениях центральных районов Русской платформы.

В начале позднезаволжского времени или несколько раньше (конец среднезаволжского) намечается новый этап в развитии остракод на территории Татарии и Кировской области. Этот рубеж явился временем становления таких каменноугольных родов, как *Janischewskya*, *Posnerina*, *Monodepressina*, *Glyptopleura*, *Glyptolichwinella*, *Palmanella*. Отмечается расцвет представителей *Kloedennellina* и *Carbonita*, новая вспышка видообразования у *Knoxiella*, *Richterina*, *Bairdia*. Все это указывает, по-видимому, на то, что именно этот рубеж в развитии фауны остракод отвечает границе между девонской и каменноугольной системами в разрезах Татарии и Кировской области. Как показали результаты коллектиума по нижнекаменноугольным остракодам, проходившего в г. Казани в 1967 г., такой вывод находит свое подтверждение и по другим районам Волго-Уральской области.

В заключение небезынтересно отметить, что сопоставление комплексов остракод, выявленных в восточных районах платформы (Шевцов, 1966), с таковыми, установленными В.М. Познером, И.Е. Заниной, Р.Б. Самойловой, Е.Н. Поленовой, В.А. Чижовой и другими исследователями в центральных ее районах, показывает, что озерско-хованским слоям по остракодам соответствуют на востоке платформы только отложения, отвечающие фораминиферовой зоне *Quasiendothyra kobeitusana*.

Таким образом, изучение вертикальной последовательности распространения комплексов остракод на территории Татарии и Кировской области позволяет более обоснованно говорить о границах стратиграфических единиц различных рангов в этих разрезах девона.

- А в е р ь я н о в В.И. Этапность в развитии остракод в эйфельско-раннефранское время на территории востока Русской платформы и некоторые вопросы стратиграфии. - Докл. АН СССР, 1964, т. 155, № 4.
- Е г о р о в а Л.Н. Новые бейрихииды из среднедевонских отложений центральных и восточных районов Русской платформы. - Труды Всес. нефтегазов. н.-и. инст., 1967, вып. XVIII.
- З а н и н а И.Е. К вопросу о границе девона и карбона в центральной части Русской платформы. - Информационный сборник, 1961, № 42, палеонт. и стратиграф. (Труды Всес. н.-и. геол. инст.).
- Л я ш е н к о Г.П. Новые виды остракод воробьевского горизонта среднего девона Русской платформы. - Труды Всес. н.-и. геол. развед. нефт. инст., 1960, вып. 16.
- С а м о й л о в а Р.Б. Об остракодах пограничных слоев девона и карбона Воронежской антеклизы. - БМОИП, 1965, отд. геол., т. 40, № 3.
- Ч и ж о в а В.А. Остракоды пограничных слоев девона и карбона Русской платформы. - Тр. Всес. нефтегаз. н.-и. инст., 1967, вып. XLIX.
- Ш е в ц о в С.И. Об остракодах пограничных слоев девона и карбона Волго-Уральской области. - Докл. АН СССР, 1966, т. 170, № 4.

Г.И. Кармишина

К ОЦЕНКЕ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ
ПЛИОЦЕНОВЫХ ОСТРАКОД
В ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ОБЛАСТИ

Различные критерии, используемые при изучении этапности развития фаун, отражают разнообразные стороны этого сложного многогранного процесса. Поэтому рассматривать его можно в разных аспектах. При стратиграфических исследованиях плиоценовых отложений большое значение имеет выявление двух типов этапности в развитии остракод. Первый характеризуется периодическим изменением состава и численности сообществ и популяций, а также филетическими изменениями наиболее мелкого масштаба - формо- и видообразованием. Смена комплексов в этом случае характеризуется не только автохтонным развитием, но и проникновением аллохтонных элементов. Этот тип этапности непосредственно связан с

изменениями условий существования и в первую очередь с трансгрессиями и регрессиями бассейнов. При этом рубежи этапов более четко выражены при резких изменениях физико-географических условий, и наблюдаются резкие перестройки сообществ с явлениями миграции и прохореза и ускорение темпов формо- и видообразования.

Первый тип этапности дает основу для периодизации отложений в ранге яруса и ниже и для непосредственного определения границ между ними. Второй тип этапного развития остракод проявляется в этапности филетической эволюции преимущественно более крупных, чем вид, таксонов. Этот тип этапности в меньшей степени связан непосредственно с изменениями среды и характерен для этапов в общем более высокого порядка, чем первый. Он может служить основой для оценки ранга стратиграфических подразделений на уровне яруса и выше.

Большинством исследователей в каждом из этапов выделяются обычно три стадии, или фазы, со следующей закономерной последовательностью: 1) появление новых групп; 2) расцвет их или адаптивная радиация; 3) вымирание основной части и выживание наиболее эврибионтных и иногда появление новых групп (Меннер, 1962). Четкость перечисленных стадий в этапности особенно резко проявляется при трансгрессиях и регрессиях бассейнов и особенно в случаях, когда трансгрессия сопровождается значительным вселением новых элементов фауны. Последнее, приводя в значительной биоценотической перестройке, играет роль импульса в усилении отмеченных изменений фауны.

Первый этап в развитии плиоценовых остракод связан с понтическим бассейном, охватывавшем Черноморскую и Каспийскую области, и характеризуется появлением остракод так называемого понтического типа из родов *Bakunella*, *Pontoniella*, *Caspiolla*, *Caspiocypris*, *Pontoleberis*, *Cytherissa* (*Bogatschovia*) (Сузин, 1956; Шнейдер, 1959). Представители *Caspiocypris* появились еще в меотисе в северо-западной Болгарии (Станчева, 1964), *Pontoniella* - в то же время на Южной Украине. Но только в понтическом бассейне эта фауна получила широкое развитие. Здесь известно до 65 видов остракод из названных выше и перешедших из миоцена родов *Trachyleberis*, *Loxosconcha*, *Leptocythere* с максимумом их развития в среднем понте (Шейдаева-Кулиева, 1966).

В конце понта произошла в результате регрессии изоляция плиоценовых эпиконтинентальных бассейнов на два самостоятельных, расположенных в пределах Черноморской и Каспийской областей, что привело к самобытному развитию фаун (Колесников, 1950). В Черноморской области, по данным Имнадзе (1964, 1967), в течение всей последующей плиоценовой эпохи сохраняется в основном этот понтический тип фауны, характеризующийся на отдельных этапах перегруппировкой биоценозов и интенсивным видообразованием.

Киммерийский комплекс остракод, сменяющий во времени понтический в пределах Западной Грузии, представлен обедненной ассоциацией понтических форм с преобладанием представителей родов *Caspiolla*, *Caspiocypris*, *Pontoniella*. Имнадзе (1967) на основе анализа остракод приходит к выводу, что киммерийский бассейн представляет собой завершающую стадию понтического. Найдина (1962) при изучении киммерия Керченского района высказала также предположение о том, что киммерий является фацией понта.

Второй этап в развитии плиоценовых остракод в Западной Грузии начинается с куяльницкого века, когда появляются новые виды остракод из родов *Trachyleberis*, *Hemicythere*, *Loxosconcha*, *Leptocythere*. Новое обогащение фауны солоноватоводными видами известных в куяльнице родов наблюдается в гурийском бассейне послекуяльницкого времени.

Таким образом, в истории развития плиоценовых остракод Черноморской области можно выделить три этапа - понтический (понт + киммерий), куяльницкий и гурийский. Имнадзе (1967), относя к плиоцену также меотис и чауду, выделяет три этапа в развитии плиоценовых остракод Западной Грузии: 1) меотический; 2) понт-киммерийский и 3) куяльницко-чаудинский. Вопрос об отнесении меотических и чаудинских отложений является частью вопроса об объеме плиоцена и его границах с миоценом и антропогеном. В настоящей статье плиоцен рассматривается в объеме от понтических до гурийских отложений, что соответствует принятым нами принципам оценки этапов развития остракод.

В Каспийском бассейне этапность развития плиоценовых остракод выражена более четко. Здесь происходит на рубежах этапов резкая перестройка сообществ. Первым этапом является понтический, единый с черноморской областью, и характеристика родового его состава приведена выше. Обедненное сообщество понтических остракод просуществовало в Каспийской области примерно до конца первой половины балаханского времени (нижняя часть продуктивной толщи) (Агаларова, 1956, 1958; Мандельштам и др., 1962). Эту реликтовую понтическую фауну с точки зрения анализа этапности развития фаун правильнее рассматривать как соответствующую конечной стадии понтического этапа.

Второй этап в плиоцене Каспийской области начинается с позднебалаханского времени (верхняя часть продуктивной толщи), соответствующего, вероятно, началу акчагыльской трансгрессии, что подтверждается появлением в это время наряду с эвригалинными и пресноводными формами первых акчагыльских видов рода *Prolimnocythere*¹ (Агаларова и др., 1958). Резкая фациальная

¹ К роду *Prolimnocythere* автором отнесена группа неогеновых видов, относимых ранее к роду *Limnocythere*. Типовой вид - *Limnocythere tenuireticulata*.

смена условий осадконакопления в раннем акчагыле вызвала существенную биоценотическую перестройку сообществ. Характерен расцвет многочисленных пресноводных остракод родов *Candona*, *Candoniella*, *Zonocypris*, *Eucypris* и первое появление видов родов *Cytherissa* и *Metacypris*. Широкое развитие типично акчагыльских солоноватоводных остракод родов *Leptocythere*, *Loxococoncha*, *Prolimnocythere*, *Caspiollina* наблюдается в среднеакчагыльское время, соответствующее максимуму акчагыльской трансгрессии. Здесь известно до 100 видов остракод. В это время, вероятно, произошло проникновение отдельных видов акчагыльских остракод в Черноморскую область в районе Керченского полуострова, где в таманских слоях, залегающих на куяльницких, совместно с остракодами понтического типа *Pontoniella acuminata* (Zal.), *Cytherissa* (*Bogatschovia*) *bogatschovi* (Liv.), нами встречены типично акчагыльские виды *Leptocythere argunica* Suz., *Loxococoncha laevatula* Liv. Это подтверждает данные Швейера (1936) о своеобразном составе комплексов остракод из таманских слоев и сходстве их с акчагыльскими ассоциациями Поволжья. Найдина, Великовская и другие (1962) также отмечали присутствие в куяльницких отложениях Западно-Кубанского прогиба акчагыльских остракод. Эти данные свидетельствуют о том, что существовала возможность проникновения акчагыльской фауны в куяльничко-таманский бассейн. Смешение представителей таманской и акчагыльской фауны происходило, очевидно, в зоне соприкосновения их ареалов. Вероятнее всего, не было непреодолимого абиотического барьера для проникновения акчагыльских остракод в куяльницкий бассейн, и фауны последнего в Каспийскую область. Очевидно, акчагыльского и понтического типа фауны относятся к экологически несовместимым.

В конечной стадии акчагыльского этапа, связанного с регрессией бассейна, резко сокращается число видов и получают развитие формы широкого вертикального распространения из родов *Paracyprideis*, *Leptocythere*, *Loxococoncha* (Кармишина, 1961).

Третий этап в развитии плиоценовых остракод Каспийской области начинается с появления вновь остракод понтического типа в век новой апшеронской трансгрессии. Миграция остракод произошла, вероятно, из Черноморской области в конце куяльницкого или начале гурийского веков в период полного исчезновения типично акчагыльской фауны, что подтверждает еще раз мысль о возможной экологической несовместимости понтических и акчагыльских сообществ остракод. Интересно отметить, что перестройка биоценозов при миграции была как в колонизируемом, так и в исходном бассейнах. В отличие от понтических, куяльницких и гурийских сообществ в апшеронских отсутствуют представители родов *Bakunella* и *Pontoniella*. Появление основной части апшеронских остракод и

их расцвет наблюдаются в начале второй стадии этого этапа, где насчитывается до 150 видов. Третья конечная стадия апшеронского этапа характеризуется сокращением числа видов и увеличением количества видов из родов *Caspiolla*, *Caspiocypris*.

Следующий за апшероном бакинский этап знаменуется появлением первых представителей рода *Limnocythere* Brady s. str. и некоторых новых видов и разновидностей из родов *Loxconcha*, *Cytherissa* (*Bogatschovia*), *Caspiolla* и таких рекуррентных форм, как *Bakunella dorsoarcuata* (Zal.), мигрировавшей, вероятно, из Черноморской области, где она существовала в течение всего плиоцена.

Анализ этапности в смене сообществ остракод в плиоценовых бассейнах показал, что более резко выраженная этапность наблюдается в Каспийской области, так как здесь происходили резкие изменения условий существования, связанные с крупными трансгрессиями и регрессиями и с неоднократными миграциями фауны. При сравнении родового состава сообществ остракод рассматриваемых областей обращает на себя внимание отсутствие в Черноморской области родов *Paracyprideis*, *Paracytherois*, *Liventalina*, *Caspiollina* и подрода *Cytherissa* (*Cytherissa*), широко развитых в различных подразделениях плиоцена Каспийской области, в которой в свою очередь отсутствуют такие „черноморские“ роды, как *Pontoleberis* и *Amplocypris*. Для общих родов рассматриваемых областей характерна большая прерывистость в развитии солоноватоводных остракод в пределах Каспийской области, что свидетельствует о неоднократных их миграциях в связи с изменениями ареалов в результате трансгрессий и регрессий бассейнов.

На основе анализа этапности в смене сообществ остракод можно сделать следующие выводы.

1. Продуктивную толщу Азербайджана и ее аналог красноцветную свиту в Западной Туркмении, очевидно, нецелесообразно рассматривать как самостоятельное стратиграфическое подразделение в ранге яруса, так как они соответствуют в развитии фауны концу первого понтического и началу следующего акчагыльского этапов. Это подтверждает точку зрения ряда исследователей о равновозрастности этих образований (верхний понт-нижний акчагыл) (Ковалевский, 1940; Страхов, 1966).

2. Проникновение отдельных видов акчагыльской фауны в куляницкий бассейн, вероятно, в период максимума акчагыльской трансгрессии доказывает одновременность существования этих бассейнов в определенный отрезок времени.

3. Несмотря на ясно выраженные в общих чертах этапы, проведение границ соответствующих им стратиграфических подразделений представляет определенные трудности и в ряде случаев не решается исследователями однозначно (Кармишина, 1961, 1964). Сложность этого вопроса проявляется в случае выявления элемен-

Черноморская область		Каспийская область	
Стратиграфические подразделения	Этапы	Этапы	Стратиграфические подразделения
Гурий	Гурийский	Апшеронский	Апшерон
Таманские слои Куяльник	Таманская фауна Куяльницкий	Акчагыльский	Акчагыл
Киммерий			Верхняя часть продуктивной толщи
Понт	Понтический		Нижняя часть продуктивной толщи
			Понт

Рис. 1. Схема сопоставления этапов в развитии плиоценовых остракод и соответствующих им стратиграфических подразделений в Черноморской и Каспийской областях.

тов новой фауны в недрах старых сообществ, т.е. некоторое совпадение последней стадии предыдущего и первой последующего этапов.

4. Не совсем ясным остается в деталях характер смены сообществ понтических остракод акчагыльскими. Этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Учитывая, что сходные ассоциации остракод в плиоценовых отложениях Каспийской и Черноморской областей занимают различное стратиграфическое положение, а одновозрастные характеризуются различными типами фауны, исключена возможность непосредственно сопоставления отложений по составу фаунистических комплексов. Поэтому необходимо обратиться к анализу этапности развития фаун. Признание принципиальной возможности сопоставления по фаунистическим и тектоническим этапам есть в целом ряде работ по неогену и антропогену (Муратов, 1960; Меннер, 1962). Особенно это приемлемо для различных участков единого бассейна, а также близко расположенных и тесно связанных бассейнов, какими были Черноморский и Каспийский в плиоценовую эпоху. Безусловно, нельзя говорить о полной синхронизации этапов, но можно — о приблизительной одновременности второго и третьего этапов (куяльницкого и гурийского) Черноморской области со вторым и третьим (акчагыльским и апшеронским) Каспийской (рис. 1). В истории развития плиоценовых остракод как в Черноморской, так и в Каспийской областях наблюдается одинаковое количество этапов, связанных с трансгрессиями, которые, по-видимому, совпадают во времени и являются результатом общих причин (Муратов, 1960).

Безусловно, этапность не может служить единственной основой синхронизации. Она должна подтверждаться и другими данными. Поскольку Черноморский и Каспийский бассейны периодически соединялись и происходила миграция фауны, в комплексах остракод одновозрастных отложений имеются общие виды. Как было отмечено выше, характерные акчагыльские солоноватоводные остракоды встречаются в таманских и куяльнических отложениях Северного Причерноморья. Более широкое распространение в акчагыльский век имели пресноводные остракоды. К ним относятся *Prolimnocythere schweyeri* (Karm.), *Cypria kurlaevi* Karm., *Cytherissa* (*Cytherissa*) *jaschatyrensis* Kar., описанные из пресноводных акчагыльских отложений Саратовского Заволжья и Оренбургского Приуралья. Нами они встречены также в куяльнических отложениях Керченского полуострова (Кармишина, 1966, 1968). Следует отметить в связи с этим, что фауна прибрежных фаций акчагыла и куяльника названных районов сходна.

В заключение кратко рассмотрим второй тип этапности, основой которого является филогенез. Данные по плиоценовым остракодам ограничиваются филогенией подсемейств семейства Cypridae (Шнейдер, 1960) и отдельных родов семейства Cytheridae (Мандельштам, 1960). На рис. 2 приводятся предполагаемые филогенетические взаимоотношения основных родов неогеновых остракод, встречающихся в плиоцене Черноморско-Каспийской области. Основной рубеж в родообразовании солоноватоводных остракод наблюдается в начале понтического этапа, где появляется большинство родов подсемейства Disopontacyprinae (*Pontoniella*, *Caspiolla*, *Bakunella*, *Caspiocypris*) и ряд новых родов из семейства Cytheridae - *Pontoleberis*, *Hemicythere*, *Cytherissa* (*Bogatschovia*). Начало понтического этапа по масштабу эволюционных изменений соответствует границе отдела. Верхнюю границу этого отдела, подобную нижней, по характеру изменения изученной остракодовой фауны определить не представляется возможным. Рубеж апшеронского и бакинского этапов в Каспийской области и гурийско-чаудинского и древнеэвкийского в Черноморской соответствует по масштабу изменений в развитии остракод не выше, чем границе яруса. Это подтверждает точку зрения Краснова и Зубакова (1959) о соответствии стратиграфического ранга четвертичных отложений ярусу и в крайнем случае условно отделу, учитывая их стратиграфические особенности.

Начало следующего за понтом акчагыльского этапа характеризуется появлением двух солоноватоводных родов - *Liventalina* и *Caspiollina* - и трех пресноводных родов - *Metacypris*, *Cyclocypris*, *Zonocypris* и одного подрода - *Cytherissa* (*Cytherissa*). Таким образом, рубеж понтического и акчагыльского этапов соответствует по масштабу изменений резко выраженной фациально границе ярусов. Начало следующего апшеронско-гурийского

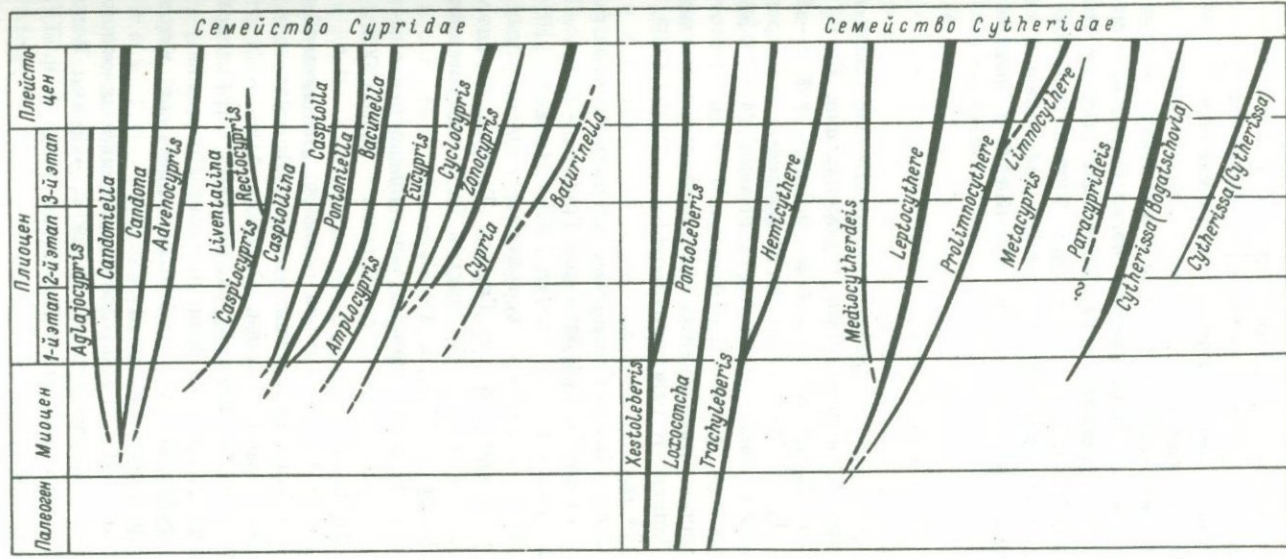


Рис. 2. Предполагаемые филогенетические взаимоотношения основных родов неогеновых остракод, встречающихся в плиоцене Черноморско-Каспийской области.

эволюционного этапа ознаменовалось появлением только двух родов — *Baturinella* и *Rectocypris*, несмотря на то, что в конце раннего-начале среднего апшерона происходит значительная биоценотическая перестройка сообществ в результате миграции фауны.

При оценке одновременности этапов филетической эволюции и смены сообществ наблюдается следующее соотношение. Этапам с наиболее резко выраженными рубежами в эволюции сообществ, отражающими существенные изменения условий существования, соответствуют вспышки видообразования. Появление родовых таксонов не имеет такой прямой связи со степенью биоценотической перестройки и таким образом изменение условий существования обычно не совпадает с ними, а несколько запаздывает или предшествует им.

Л и т е р а т у р а

- А г а л а р о в а Д.А. Микрофауна продуктивной толщи Азербайджана и красноцветной толщи Туркменистана. Баку, 1956.
- А г а л а р о в а Д.А., К н я з е в В.С., Ф у к с - Р о м а н о в а Г.Ю. Материалы по петрографии и микропалеонтологии продуктивной толщи Азербайджана. М., 1958.
- В е л и к о в с к а я Е.М., Н а й д и н а Н.Н. Некоторые новые данные о континентальных верхнеплиоценовых отложениях Западно-Кубанского прогиба. — ДАН СССР, 1962, т. 147, № 4.
- И м н а д з е З.А. Некоторые данные об остракодовой фауне плиоценовых отложений Западной Грузии. — В кн.: Вопросы геологии Грузии к XXII сессии МГК. Тбилиси, 1964.
- И м н а д з е З.А. О значении остракод в геохронологии плиоценовых отложений Западной Грузии. Тезисы докладов Всесоюзного Совещания АН Грузинской ССР, посвященного 50-летию Октября. Тбилиси, 1967.
- К а р м и ш и н а Г.И. О границе акчагыльского и апшеронского ярусов Прикаспийской синеклизы. — ДАН СССР, 1961, т. 136, № 1.
- К а р м и ш и н а Г.И. К истории развития плиоценовой микрофауны Северного Прикаспия. — В кн.: Плиоценовые отложения Прикаспийской впадины. Саратов, 1964.
- К а р м и ш и н а Г.И. Микрофаунистическая характеристика неогеновых отложений Оренбургского Приуралья. — В сб.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья, вып. 3, ч. III. Кайнозой. Саратов, 1966.
- К а р м и ш и н а Г.И. О микрофауне плиоценовых отложений Южной части Саратовского Заволжья. — В кн.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья, вып. 4, ч. IV. Кайнозой. Саратов, 1968.

- К о в а л е в с к и й С.А. Ближайшие „аналоги“ продуктивной толщи. – Тр. Азербайдж. индустр. инст., 1940 (Геол. сб., 7/24).
- К о л е с н и к о в В.П. Акчагыльские и апшеронские моллюски. – Палеонтология СССР, т. X, ч. III, вып. 72. М., 1950.
- К р а с н о в И.И., З у б а к о в В.А. Принципы стратиграфического расчленения четвертичной системы и проект единой стратиграфической шкалы для нее. – Матер. ВСЕГЕИ, 1959, нов. сер., вып. 2.
- М а н д е л ь ш т а м М.И. Систематика остракод надсемейства Cytheracea. – В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. Доклады советских геологов, XXI МГК, проблема 6. М., 1960.
- М а н д е л ь ш т а м М.И., М а р к о в а Л.П., Р о з ь е в а Т.Р., С т е п а н а й т ы с Н.Е. Справочник по остракодам плиоценовых и постплиоценовых отложений Туркмении. Ашхабад, 1962.
- М е н н е р В.В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. – Тр. геол. инст. АН СССР, 1962, вып. 65.
- М у р а т о в М.В. Четвертичная история Черноморского бассейна в сравнении с историей Средиземного моря. – БМОИП, 1960, отд. геол., т. XXXV (5).
- Н а й д и н а Н.Н. Об Ostracoda некоторых разрезов киммерийских отложений Западно-Кубанского прогиба. – В кн.: Геология Центрального и Западного Кавказа. М., 1962 (Тр. Кавказской экспедиции МГУ и ВАГТ, т. III).
- С т а н ч е в а М. Ostracoda from the Neogen in North-Western Bulgaria. III. Maeotian Ostracoda. – Болгарска Академия, 1964, сер. палеонтол., т. УІ.
- С т р а х о в В.А. Тектоническое развитие Куринской депрессии в раннем плиоцене. – Изв. АН СССР, сер. наук о Земле, 1966, № 1.
- С у з и н А.В. Остракоды третичных отложений Северного Предкавказья. М., 1956.
- Ш в е й е р А.В. Ostracoda акчагыльских отложений Северного Кавказа и таманских слоев Керченского полуострова. – Тр. НГРИ, 1936, сер. Б., вып. 62.
- Ш е й д а р в а – К у л и е в а Х.М. Остракоды понтического яруса Восточного Азербайджана. Баку, 1966.
- Ш н е й д е р Г.Ф. Фауна остракод неогеновых и четвертичных отложений Восточного Предкавказья и их стратиграфическое значение. – Тр. КЮГЭ, 1959, вып. 3.
- Ш н е й д е р Г.Ф. О филогении и систематике семейства Surridae. – В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. Докл. сов. геологов, XXI МГК, проблема 6. М., 1960.

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОСТАВА
ФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ПО ПРОСТИРАНИЮ
ФЛОРОНОСНОГО ГОРИЗОНТА И СВИТЫ
(ПО ОТПЕЧАТКАМ ЛИСТЬЕВ, ПЛОДОВ И СЕМЯН)

Автору хотелось бы привлечь внимание палеоботаников и геологов, использующих палеоботанические данные, к явлению изменчивости состава флористического комплекса по простирацию флороносного горизонта и свиты. Результаты получены при исследовании третичной флоры и соответственно отражают ее особенности.

Хотя в основе применения палеоботанических данных для целей стратиграфии лежит познание эволюции растений и развития и смены типов флор, в повседневной практике палеоботаники-третичники оперируют в основном климатической неравноценностью флористических комплексов. Эта подмена более надежных данных необратимого эволюционного процесса данными климатическими объясняется, в первую очередь, тем, что основная рабочая стратиграфическая единица – свита по длительности образования во много раз (в 3–10 и больше раз) меньше продолжительности существования третичных видов и типов флор. Кроме того, это объясняется и почти полным отсутствием данных по эволюции третичных видов, что, в свою очередь, обусловлено рядом причин (быстрая смена флор в Европе, слабая изученность азиатских флор и т.п.).

Как образно говорил А.Н. Криштофович, „подобно тени от облака флоры следовали за изменением климата“. Однако палеоботаники большей частью оперируют данными не о флоре рассматриваемого района, являющейся функцией климата, а отдельными комплексами или локальными флорами, составляющими лишь часть флоры. Их состав в значительной мере зависит от местных экологических условий – как микроклиматических, так и почвенных. Если микроклиматические особенности обычно связаны с особенностями рельефа и находят отражение в литологии флороносной породы, то разнообразие почвенных особенностей далеко не всегда связано с рельефом и может не находить отражения в литологии флороносной породы. И действительно, изменение состава флористических комплексов может наблюдаться по простирацию флороносного горизонта без изменения его литологической характеристики.

Впервые детальный анализ изменчивости состава флористических комплексов по простирацию флороносного горизонта был дан автором в 1956 г. для мощного флороносного горизонта из верхнего олигоцена горы Ашутас. Затем эти работы были выполнены Н.Я. Шваревой для отложений верхнего тортона Предкарпатья. Новые данные получены при завершении монографической обработки плиоценовой флоры Закарпатской области УССР. Материал был соб-

ран из 6 разных географических пунктов: руч. Игнатовский, р. Рика, Великий Рановец (обнажение и отвалы шахты), Ильница (отвалы двух изолированных штолен и отвалы трех шахт, вскрывших горизонт туфов в кровле второго пласта бурого угля и отвалы 6 шахт и карьера, вскрывших горизонт серой глины в кровле первого пласта бурого угля), Березинка (отвалы четырех шахт) и Ужгород (отвал шахты). Первые 2 местонахождения расположены в восточной Солотвинской впадине и связаны с отложениями кошелевской свиты (верхний паннон, нижний плиоцен), а все остальные лежат в Чоп-Мукачевской впадине и относятся к ильницкой свите (скорее всего, конец первой половины плиоцена, а, возможно, частично и низы нижнего плиоцена). Флора кошелевской свиты охарактеризована 508 отпечатками, относящимися к 28 видам, а флора ильницкой свиты — 4002 отпечатками 91 вида. Как видно из приведенных цифр, флора ильницкой свиты освещена значительно полнее по сравнению с флорой кошелевской свиты: большее число отпечатков и местонахождений дало, хотя и не прямо пропорционально большее, но все же значительно большее число видов.

Более отчетливо выступает зависимость между числом отпечатков и числом видов при анализе сборов из строго одного и того же местонахождения, проведенных с интервалом около года. Такие двукратные сборы проводились из 5 местонахождений. Они подтверждают сделанный на материале из Ашутаса вывод о том, что сборы в 100–120 отпечатков достаточно полно характеризуют состав комплекса, который для монотопных комплексов Закарпатья колеблется в пределах 9–12 видов и дальнейшее увеличение сборов прибавляет не больше двух видов на 100 отпечатков, т.е. эффективность дальнейших сборов после 100–120 отпечатков падает почти в 10 раз.

В то же время сборы в 40–50 отпечатков дают лишь половину видов комплекса, устанавливаемых при сборах в 100 отпечатков, причем могут выпадать и виды, обилие которых составляет 0,1 от общего числа отпечатков. Естественнополитопные комплексы (комплексы, установленные по остаткам, несущим следы значительного переноса), а также искусственнополитопные комплексы (установленные по объединенным сборам из нескольких литологических разностей или из смежных, но литологически разных горизонтов или, наконец, из разных пунктов по простираанию одного флороносного горизонта) характеризуются иным соотношением числа видов с числом отпечатков.

Так, при количественно примерно равных сборах для естественнополитопного комплекса р. Рики по 292 отпечаткам был установлен 21 вид, а для монотопного комплекса глин 3-й шахты Ильницы по 308 отпечаткам было установлено 17 видов — максимальное число видов для монотопного комплекса из глин Ильницы. Пока еще недостаточно данных для определения наиболее целесообразного объема сборов для политопных комплексов, можно

только „а priori“ сказать, что они не должны быть меньше оптимальных сборов для моноотного комплекса, умноженных на степень полнотности – при смешении двух литологических разностей 200–250 отпечатков, при смешении трех – 300–400 отпечатков, а для естественнополнотных комплексов не меньше 300, а может быть даже 500–600 отпечатков. Так, можно думать, что дополнительные сборы на Рике объемом 200–300 отпечатков смогут добавить к комплексу не менее 10 видов.

Повторные сборы из одних и тех же местонахождений позволили не только получить представление о зависимости числа видов комплекса от числа собранных отпечатков, но и показали устойчивость состава комплекса для данного местонахождения как в отношении систематического состава, так и по обилию отдельных видов. Следовательно, изменчивость состава флоры по простиранию горизонта является не непрерывной, а дискретной: участки, характеризующиеся одним составом флоры, сменяются участками с другим составом флоры.

Об изменчивости состава флоры по простиранию свиты свидетельствует уже тот факт, что из 91 вида ильницкой свиты ни один не был встречен во всех восьми даже объединенных местонахождениях. Но если учитывать большую мощность свиты, всегда остается возможность объяснить эту пестроту комплексов некоторой их разновозрастностью. Влияние разновозрастности на изменение состава комплекса полностью устраняется при исследовании одного флороносного горизонта. Таких горизонтов было исследовано два – оба на шахтном поле Ильницы: горизонт туфов, лежащий в кровле второго сверху рабочего пласта бурого угля, и горизонт серой глины, лежащий в кровле первого пласта бурого угля. Для горизонта глины удалось получить данные почти для всего шахтного поля. Из видов этой флоры выбраны такие, у которых обилие выше 5%. Их оказалось 5, тогда как всего было установлено 27 видов, причем содержание общих видов колеблется от 23,8% (шахта 4-bis и шахта 3) до 56,5% (1-й карьер и шахта 4-bis), при наиболее частом содержании общих видов 30–40%. Большая общность комплексов выявляется при анализе слагающих их видов: для всей площади характерна *Betula macrophylla* (Goepf.) Heerc обилием от 9,2 до 70,8% и средним обилием 34,3% – основная лесобразующая порода флоры глины Ильницы. Имеющий же даже большее среднее обилие – 41,4% *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Krysht., судя по морфологии его листьев, рос под пологом леса. К их остаткам почти повсеместно примешиваются со средним обилием 9,2% остатки *Salix varians* Goepf., приуроченной к берегам или водоемам; также почти повсеместно, но в меньшем количестве (среднее обилие 2,6%) прослеживается *Pterocarya paradisiaca* (Ung.) Iljinskaja, занимавшая сходные с *Salix varians* Goepf. местообитания, чаще чередуясь с нею по

обилию. Так же почти повсеместно обнаружены со средним обилием 7.1% остатки *Fraxinus paviifolia* (Gaud.) Ujinskaja, обилие которого изменяется всюду обратно пропорционально обилию *Salix varians*. Из остальных 22 видов только *Glyptostrobos europaeus* присутствует в пяти комплексах из семи, а *Betula sp.* в четырех комплексах, 3 вида встречены в трех комплексах, 5 - в двух, а остальные 12 только в одном из комплексов, и все эти 22 вида имеют среднее обилие меньше 1%.

Еще большая пестрота состава комплексов по простиранию горизонта установлена для горизонта туфов, для которого получены данные для шахты 1-bis, шахты 4-bis и шахты 33, расположенной примерно в 3 км к северо-востоку от шахты 4. Хотя и здесь общность видового состава между комплексами около 30%, общими для всех комплексов, которых здесь всего три, являются только *Glyptostrobos europaeus* (Brongn.) Heer, *Quercus pontica moicenicus* Kubat, *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Kryshch., *Cyperacites zollikoferi* (Heer) Schimper, причем обилие *Quercus* меняется от 6 до 15.5%, а остальных от примерно 1 до 40%. Неравномерность обилия постоянных компонентов, обильно представленных в одном комплексе и единично встречающихся в других, сопровождается еще наличием в каждом комплексе своего вида клена (с обилием 10-20%), отсутствующего в других комплексах. В целом флора туфов отражает иные экологические условия, чем флора глин, и свидетельствует о развитии в этом районе смешанных полидоминантных лесов, характеризующихся повсеместным распространением дуба при большом видовом разнообразии кленов и местами при значительном участии таксоидных и отличающихся от лесов времени отложения горизонта глин большим видовым богатством деревьев и кустарников: для этой флоры установлено из трех местонахождений по 576 отпечаткам 28 видов, из которых 5 принадлежат травянистым формам, тогда как для флоры глин из шести местонахождений по 1827 отпечаткам установлено 27 видов, из которых 6 принадлежат травянистым формам и 3 занимают неопределенное систематическое положение. Я не останавливаюсь более подробно на характеристике исследованных плиоценовых комплексов Закарпатья, так как их состав подробно освещен в монографии „Неогеновые флоры Закарпатской области УССР“ 1968 г.

Автору представляется, что приведенные данные достаточно ярко характеризуют изменчивость состава флористических комплексов по простиранию горизонта и свидетельствуют о необходимости учитывать это явление при проведении палеоботанических работ, о целесообразности проведения сборов для моноотных комплексов из возможно большего числа точек объемом 100-150 отпечатков для каждой точки, а для полиотных - 250-500 отпечатков из одной точки. Кроме того, проведенный анализ демонстрирует важность количественного учета отпечатков, так как он характеризует

полноту сборов, дает дополнительную характеристику состава комплекса и увеличивает сравнимость комплексов.

Н.С. Евлентьева

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ МЕЛОВОЙ ФЛОРЫ В ТУРГАЙСКОМ ПРОГИБЕ (НА ПРИМЕРЕ КРАСНООКТЯБРЬСКОГО БОКСИТОНОСНОГО РАЙОНА)

Бокситорудные отложения на Краснооктябрьском месторождении лишены фаунистических остатков и не содержат отпечатков растений, но в большинстве случаев богаты пылью и спорами. Поэтому метод спорово-пыльцевого анализа при решении вопросов развития меловой флоры, климата, хронологических рамок бокситорудных отложений в целом и возраста отдельных рудных горизонтов имеет основное значение.

Результаты обобщения палинологических исследований меловых бокситоносных отложений рассматриваемой территории позволили автору выявить три разновозрастных, четко отличающихся между собой, спорово-пыльцевых комплекса: сеноманский, туронский и коньяк-сантонский. Возрастные рамки каждого комплекса устанавливались на основании сопоставления общего состава комплекса и руководящих таксонов покрытосеменных из континентальных бокситоносных отложений с эталонными спорово-пыльцевыми комплексами сопредельных районов, охарактеризованными помимо палинологических исследований флористическими или фаунистическими определениями.

Сеноманский спорово-пыльцевой комплекс выделен из нижней части бокситорудной толщи и серых лигнитовых глин. Бокситорудные отложения сеномана на территории Краснооктябрьского месторождения залегают на породах складчатого фундамента или на коре выветривания и представлены белыми, серыми и пестроцветными каолинизированными глинами, местами с линзами бокситов, заполняющими карстовые воронки на эрозионной поверхности палеозойских известняков. Характерной чертой комплекса является преобладание пылицы голосеменных над пылью покрытосеменных и спорами папоротникообразных. Среди спор преимущественно присутствуют виды субтропических папоротников из семейств глейхениевых и схизейных. В небольшом количестве, но постоянно присутствуют споры *Selaginella*; типично спорадическое появление *Hemitelia* и *Chomotriletes reduncus* Bolch. Руководящим признаком голосеменных является обилие пылицы рода *Cedrus* (в среднем около 50% от суммы пылицы голосеменных); в заметном количестве представлена пыльца рода *Pinus*, среди которой ярко

выделяется *Pinus aralica* Bolch.; пыльцы *Taxodium* немного. Покрытосеменные характеризуются постоянным и весьма обильным присутствием пыльцы формальных родов *Tricolporo-pollenites* Pfl., *Tricolporo-pollenites* Pfl., *Gothanipollis* Krutzsch.; появляется пыльца тропических растений: *Rubiaceae*, *Araliaceae*, *Cornaceae*, *Symplocaceae* и др.

Сеноманский спорово-пыльцевой комплекс Краснооктябрьского месторождения сопоставляется с флористически охарактеризованными (Васильевым) сеноманскими комплексами, выделенными в 1960 г. Копытовой и Грязевой в Прииртышской впадине из континентальных глинистых, песчаных и алевроитовых осадков верхнего горизонта леньковской свиты и полученными из разрезов Кушмурунского района и Буруктаьльского участка (Тургайский прогиб). Основной отличительной особенностью эталонных спорово-пыльцевых комплексов, взятых для сопоставления, также является значительное развитие в составе хвойных сосен и кедров, а среди покрытосеменных — появление представителей тропической флоры с заметным участием формального рода *Gothanipollis* Krutzsch.

Туронский спорово-пыльцевой комплекс получен нами из серых лигнитовых глин бокситорудной толщи, представленной на месторождении тонкими пестроцветными глинами, сопровождающимися отложениями мощных толщ лигнит-бокситовых глин, залегающих на размытых отложениях сеномана. Этот комплекс по флористическому составу отличается от сеноманского более значительным участием пыльцы тропических растений. В нем возрастает участие пыльцы формальных таксонов *Gothanipollis* Krutzsch, *Conclavipollis* Pfl.; впервые спорадически появляется пыльца формальных родов *Trudopollis* Pfl., *Oculopollis* Pfl., среди покрытосеменных еще много пыльцы *Tricolporo-pollenites* Pfl., *Tricolporo-pollenites* Pfl.; в составе голосеменных наблюдается заметное вымирание кедров и все более усиливающееся развитие сосен. Состав спор по сравнению с сеноманским комплексом изменился мало. Как и в сеномане, здесь доминируют споры разнообразных глейхений, несколько увеличивается участие древовидного папоротника *Hemitelia* ssp. и травянистых папоротников из семейства *Polypodiaceae*.

Туронский спорово-пыльцевой комплекс из бокситоносных отложений Краснооктябрьского месторождения тождествен комплексам из осадков кузнецовской свиты Западно-Сибирской низменности. Почти повсеместно на территории Западно-Сибирской низменности осадки кузнецовской свиты охарактеризованы фораминиферами туронского возраста. Основной характерной чертой спорово-пыльцевых комплексов из отложений турона (профиль Салехард-Полуй, Малый Атлым, Леуши, Ханты-Мансийск, Уват, Тюмень; работы проведены палинологами ТГУ Н.Б. Дрожших и ВНИГРИ Н.Д. Мчедлишвили) является, как и в комплексе краснооктябрьском, увеличе-

ние количества пыльцы покрытосеменных растений и обогащение ее состава за счет появления тропических видов. Среди голосеменных отмечено резкое сокращение кедров и значительное содержание сосен. В составе спор преобладают разные виды глейхений.

Коньяк-сантонский спорово-пыльцевой комплекс получен нами из темно-серых лигнитовых и из лигнит-бокситовых глин. Литологически эти отложения неотделимы от туронских, граница между туроном и коньяк-сантоном не выражена, и туронские осадки переходят в коньяк-сантонские очень постепенно.

Дифференциация флоры в коньяк-сантонское время еще более усиливается. Она прежде всего коснулась группы покрытосеменных растений, которая характеризуется расцветом и изобилием видов, относящихся к формальным родам *Conclavipollis Pfl.*, *Trudopollis Pfl.* В составе голосеменных доминирует пыльца рода *Pinus*, пыльцы *Taxodiaceae* мало, кедров присутствуют единично. Споры папоротников составляют в среднем 43%, среди них преобладают *Gleicheniaceae*, *Polypodiaceae*. Усиливается участие тропического древовидного папоротника *Hemitelia sp. sp.*

В целом флора коньяк-сантона по сравнению с флорой сеномана и турона оказалась богаче по обилию покрытосеменных, среди которых особенно ярко проявилось пышное развитие и относительно быстрое распространение тропических представителей, отнесенных к формальным родам *Conclavipollis Pfl.*, *Trudopollis Pfl.*, *Oculopollis Pfl.* По своему составу коньяк-сантонский комплекс сходен с эталонными комплексами, выделенными на восточном склоне Урала И.А. Аграновской, А.Д. Бочарниковой, З.И. Мартыновой (1960) из морских сантонских отложений, охарактеризованных остатками фораминифер и диатомовых водорослей. Эти комплексы также характеризуются доминирующим участием пыльцы *Conclavipollis Pfl.*, *Trudopollis Pfl.*, *Oculopollis Pfl.*

Как показали изложенные результаты спорово-пыльцевого анализа, в сеномане в рассматриваемом районе господствовали хвойные и листопадные широколиственные леса. Папоротники играли подчиненную роль, однако местами (по берегам озер и болот), по видимому, они составляли целые заросли из различных видов *Gleichenia*. Среди хвойных лесов пышно развивались сосны и кедров. Широколиственные листопадные леса состояли преимущественно из *Platanus sp. sp.*, *Quercus sp. sp.*, *Castanea ssp.*, *Viburnum sp.* и др. Хвойно-широколиственные леса произрастали, по всей вероятности, по склонам гор в районе расчлененного рельефа. На более влажных склонах росли каштаны, дубы, платаны. На пониженных участках рельефа, по долинам рек, на низменных равнинных пространствах широким развитием пользовались озерно-болотные ландшафты, где селились тропические плауновидные *Selaginellaceae*, *Lycopodiaceae* и травянистые тропические папоротники *Gleicheniaceae*, *Schizaeaceae*. Древовидные тропические

папоротники *Cyathea*, *Alsophilla*, *Dicksonia*, *Hemitelia* и лианоподобный папоротник *Lygodium* не имели широкого распространения, однако и небольшое их участие в растительных сообществах указывает на высокую влажность их местообитания. Современное распространение большинства папоротников приурочено к влажному океаническому климату. Поэтому присутствие спор папоротников и особенно древовидных представителей в отложениях позднего мела определенно свидетельствует о влажном климате этого времени. Следует обратить внимание на заметное участие в отложениях сеномана пыльцы болотного кипариса, который в образовании лигнитовых глин, по-видимому, сыграл немаловажную роль. Важно указать на обильное участие пыльцы морфологического типа *Gothanipollis Krutzsch* и спорадическое появление тропических растений *Rubiaceae*, *Myricaceae*, *Araliaceae*, *Cornaceae*, *Symplocaceae*, продолжающих поныне свое существование в зонах экваториального пояса. Флора, слагаемая из перечисленных выше видов растений, носила черты тропического характера.

С турона поздне меловая флора претерпевает еще более значительные изменения, выразившиеся в широком распространении покрытосеменных за счет прогрессирующего внедрения в растительные фитоценозы тропических и субтропических элементов. Участие умеренных компонентов в составе туронской флоры играло еще значительную роль. Среди хвойных произошло резкое обеднение кедров, столь характерных для флор раннего мела и сеномана. В составе папоротников особенного изменения не произошло, среди них по-прежнему преобладали различные виды тропических глейхений. Совместное нахождение в комплексах пыльцы различных хвойных, древесных широколиственных с теплолюбивыми тропическими растениями наводит на мысль, что в позднем мелу рельеф был в той или иной степени расчленен и существовала вертикальная растительная зональность, обусловленная как геоморфологическими, так и климатическими факторами. В общей сложности флора была близка к тропической; в нагорной части территории, как и в сеномане, произрастали хвойно-широколиственные леса.

В коньяк-сантонское время началось явное вытеснение древних мезозойских голосеменных и споровых растений, вымирание многих видов их и установление господства покрытосеменных. Обычны находки пыльцы *Myricaceae*, *Rubiaceae*, *Myrtaceae*, *Cornaceae* и др. Подавляющее число видов среди покрытосеменных растений относится к формальным родам *Conclavipollis Pfl.*, *Trudopollis Pfl.*, *Oculopollis Pfl.*, *Gothanipollis Krutzsch*, систематическая принадлежность которых точно еще не доказана, но по морфологическому строению пыльцы имеется много общего с пыльцой *Myricaceae*, *Myrtaceae*, *Santalaceae*, почему их следует причислить к жестколистым субтропическим и тропическим растениям. Климат этого времени был по-прежнему теплым и влажным.

Сказанное позволяет сделать вывод, что на территории восточного борта Тургайского прогиба прослеживается три этапа развития флоры: сеноманский, туронский и коньяк-сантонский. Эти этапы проходили в сходной палеоклиматической обстановке, близкой к тропической, способствовавшей интенсивному бокситообразованию в отрезок времени от сеномана до сантона включительно.

Л и т е р а т у р а

А г р а н о в с к а я И.А., Б о ч а р н и к о в а А.Д.,
М а р т ы н о в а З.И. Верхнемеловые спорово-пыльцевые комплексы Восточного склона Северного, Среднего Урала и Зауралья. – В кн.: Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. – Тр. ВСЕГЕИ, 1960, т. 30.

П.И. Битюцкая, Е.Г. Брызгалова, В.С. Будрин,
З.И. Вербицкая, В.С. Маркевич

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ МЕЛОВОЙ ФЛОРЫ НА ТЕРРИТОРИИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Палинологические исследования меловых отложений, широко развитых на территории Дальнего Востока, позволили наметить основные закономерности изменения комплексов спор и пыльцы как в вертикальном разрезе, так и по площади.

Изучение В.С. Будриным спор и пыльцы из опорного разреза в бассейне р. Найбы на Сахалине из отложений, охарактеризованных аммонитами и другой морской фауной, дало основание установить комплексы, свойственные ярусам провинциальной биостратиграфической шкалы для севера Тихоокеанской биогеографической области. Поскольку границы распространения изученных спорово-пыльцевых комплексов совпадают с границами ярусов провинциальной шкалы, названия последних принимаются нами для их обозначения.

Послойное сравнение приморского и найбинского разрезов привело к выводу о тождественности спорово-пыльцевых комплексов, а следовательно и одновозрастности содержащих их слоев айской свиты и нижненайбинской подсвиты Сахалина, с одной стороны, и кангаузской свиты Приморского бассейна (в Сучанском и Суйфунском районах) – с другой, при резком отличии спектра из айской свиты и нижненайбинской подсвиты от комплекса северосучанской свиты.

Спорово-пыльцевой комплекс, изученный В.С. Маркевич в отложениях таухинской свиты в бассейне р. Сибайгоу, дополняет палинологическую характеристику нижнего мела слоями, предположительно относимыми к берриасу, а флора итикутской свиты, проанализированная Е.Г. Брызгаловой в Зейско-Буреинской депрессии, — слоями валанжина и предположительно раннего готерива.

Сравнение установленных в приморском и найбинском разрезах характерных спорово-пыльцевых комплексов с комплексами из меловых отложений Зейско-Буреинской и Верхне-Зейской депрессий, Верхне-Буреинского бассейна и отдельных районов Северо-Востока, описанными в работах Б.В. Белой, Г.М. Братцевой, В.С. Маркевич, М.А. Седовой, С.Л. Хайкиной, О.В. Шугаевской, позволило выявить выдержанность установленных комплексов в пространстве.

Помимо вышеперечисленного материала, в настоящей статье приводятся новые данные Е.Г. Брызгаловой по Зейско-Буреинской депрессии, П.И. Битючкой по Верхне-Буреинскому бассейну, а также В.С. Маркевич по Суйфунскому району Приморского бассейна и по отдельным разрезам меловых отложений в пределах Приморского края (бассейны рек Монгугай, Кемы, Эрльдагоу, Сибайгоу и Белой).

Таким образом, сравнительный анализ всего фактического материала, как имеющегося в распоряжении авторов коллекционного, так и литературного, позволил выявить основные этапы в развитии меловой флоры Дальнего Востока. Сопоставление изученных комплексов со спектрами, установленными в сопредельных районах, при одновременном учете данных изучения других органических остатков, в первую очередь морской фауны, позволило произвести примерную увязку выявленных посредством спорово-пыльцевых исследований стратиграфических горизонтов с подразделениями единой геохронологической шкалы.

Ниже приводится характеристика следующих комплексов: таухинского (берриас?), итикутского (валанжин — ранний готерив?), нижнесучанского (поздний готерив — баррем), старосучанского (апт), северосучанского (ранний альб), нижненайбинского (поздний альб? — ранний сеноман), верхненайбинского (поздний сеноман), быковско-леонидовского (турон-ранний сантон), сахалинского (поздний сантон — ранний кампан), красноярковско-загорского (поздний кампан — маастрихт) и синегорского (даний). Первый комплекс установлен В.С. Маркевич, второй — Е.Г. Брызгаловой, следующие три — З.И. Вербицкой, а последние пять — В.С. Будриным.

Таухинский спорово-пыльцевой комплекс установлен в континентальных отложениях таухинской свиты в бассейне р. Сибайгоу. Для него характерно заметное участие разнообразных спор с „area“: *Leiotriletes microdiscus* Bolch., *L. incertus* Bolch., *L. bujargiensis* Bolch. и древних хвойных, постоянное весьма заметное присутствие нескольких видов *Classopollis*,

а также первых *Anemia* - типа *A. pseudoaurifera* Bolch., *A. tricostata* Bolch., при отсутствии таких форм, как *A. macrorhyza* (Mal.) Bolch., *A. globulifera* Bolch., *A. aurifera* Verb., *A. caucasica* Bolch. и других представителей этого рода, характеризующих собой более высокие горизонты нижнего мела. Этот комплекс содержит максимум древних элементов, связующих его с юрской флорой, что дает основание для выделения самостоятельного этапа развития флоры раннего мела. Аналогов этого комплекса на исследованной территории не установлено.

Итикутский спорово-пыльцевой комплекс, установленный в континентальных угленосных осадках итикутской свиты Зейско-Буреинской депрессии, характеризуется широким развитием хвойных, среди которых заметным участием пользуются древние формы типа *Protoconiferus funarius* Bolch., *P. grandis* Bolch., *Pseudopicea magnifica* Bolch., появлением первых представителей глейхениевых, а также несколько возросшим участием схизейных. Указанный комплекс обнаруживает сходство с комплексом из верхней части ургальской свиты Верхне-Буреинского бассейна.

Нижнесучанский спорово-пыльцевой комплекс, выявленный в континентальных угленосных осадках Приморского бассейна, характеризуется уже значительным видовым разнообразием схизейных (до 26 и более видов), особенно в Суйфунском районе, при значительном участии их представителей в комплексе свиты (до 20% в отдельных горизонтах), присутствием последних реликтов юрского времени - *Leiotriletes bujargiensis* Bolch., *Tripartina variabilis* Mal., а также сравнительно заметной ролью видов *Trilobosporites heteroverrucatus* Lev.-Car., *T. minutis* Lev.-Car., *Trilitisporites* cf. *tuberculiformis* Cook., составляющих довольно значительную часть комплекса в отложениях нижних горизонтов первой половины меловой системы в Южной Франции. Данный комплекс обнаруживает сходство с комплексом из нижней подсвиты поярковской свиты Зейско-Буреинской депрессии и некоторую близость с комплексами из чагдамынской и чемчукинской свит Верхне-Буреинского бассейна.

Старосучанский спорово-пыльцевой комплекс установлен из континентальных угленосных осадков старосучанской свиты Приморского бассейна. Для него характерно обилие папоротников вообще и семейства *Gleicheniaceae* в особенности (9 видов, до 70%), появление первых представителей рода *Cedrus*, а также значительное видовое разнообразие схизейных при некотором сокращении их участия в комплексе. Данный комплекс близок к комплексу из нижней части верхней подсвиты поярковской свиты Зейско-Буреинской депрессии и имеет некоторое сходство с комплексом из отложений йорекской свиты Верхне-Буреинского бассейна.

Северосучанский спорово-пыльцевой комплекс, выделенный из континентальных и прибрежно-морских отложений Приморского бас-

сейна, характеризуется появлением пыльцы, несомненно принадлежащей покрытосеменным растениям (типа *Tricolpites* Pfl.), некоторым сокращением видового разнообразия схизейных, среди которых несколько снижается роль представителей рода *Lygodium*, а роль рода *Anemia* возрастает, широким развитием среди голосеменных пыльцы *Taxodiaceae-Cupressaceae*, а также увеличением количества полиподиевых и постоянным присутствием рода *Cedrus*.

Установленный комплекс имеет сходство с комплексом из верхней части верхней подсвиты поярковской свиты Зейско-Буреинской депрессии и обнаруживает определенную близость с комплексом из нижней части кындальской свиты Верхне-Буреинского бассейна.

Нижнеайбинский спорово-пыльцевой комплекс установлен в морских отложениях айской свиты и нижнеайбинской подсвиты Южного Сахалина. Он характеризуется значительным участием представителей семейства схизейных, главным образом рода *Pelletiera* и спор *Onychiopsis*, присутствием единичных зерен пыльцы покрытосеменных растений морфологических типов *Tricolpites* и *Triporites*. Аналогом его является спектр из отложений кангаузской свиты Южного Приморья, некоторое сходство обнаруживается с комплексами из нижней части завитинской свиты Зейско-Буреинской депрессии.

Верхнеайбинский спорово-пыльцевой комплекс установлен в осадках верхнеайбинской подсвиты Южного Сахалина. Для него характерно уменьшение количества спор схизейных и *Onychiopsis* при сохранении видового состава, характерного для предыдущего комплекса. Аналогов данного спектра в верхнемеловых осадках на материковой части Дальнего Востока не обнаружено.

Быковско-леонидовский спорово-пыльцевой комплекс выделен из ниже- и среднебыковской подсвит Южного Сахалина. Для него характерно присутствие спор невыясненного систематического положения (*Taurocusporites reduncus* (Bolch.) Stover, *Stenozonotriletes radiatus* Chlon.) и заметное участие пыльцы типа *Gnetaceapollenites*, в составе покрытосеменных - относительно резкое увеличение видового разнообразия, в частности наблюдается появление пыльцы *Tricolporites striatellus* N. Mch., *Proteacidites incurvatus* Cook., *Sporopollis* sp., *Tricolporollenites* sp. и др. Аналогов данного комплекса в континентальной части Дальнего Востока неизвестно, но по своему составу он обнаруживает сходство с туронскими и турон-коньякскими комплексами Западной Сибири и Средней Азии.

Сахалинский спорово-пыльцевой комплекс выявлен из отложений верхнебыковской подсвиты Южного Сахалина. Он характеризуется появлением первых единичных представителей формальных таксонов *Triprojectacites*, *Kryshtofoviaticites*, *Gothanipollis*

и пыльцы типа Juglandaceae. Общее количество пыльцы покрытосеменных здесь несколько увеличивается, но не превышает 15-20%. Данный комплекс имеет сходство со спектрами из верхней части завитинской свиты Зейско-Буреинской депрессии и с комплексами из нижнесенонских морских отложений района Пенжинской губы и бассейна р. Анадырь.

Красноярковско-загорский спорово-пыльцевой комплекс установлен в отложениях нижнекрасноярковской подсвиты Южного Сахалина. В этом комплексе среди представителей папоротников господствующее положение занимает семейство Polypodiaceae. Значительно увеличивается количество и разнообразие пыльцы покрытосеменных, среди которых преобладают виды формальных родов Aquilapollenites, Mancicorpus, Triprojectus, Parviprojectus, Gothanipollis, Tricolpites, Triatriopollenites, Triporopollenites, Syncolpites, Sporopollis, Orbicula-pollis, Wodehouseia и др. Наряду с ними присутствует пыльца, определенная по естественной и приближенно-естественной системам: Quercus, Myrica, Juglans, Carya, Alnus, Betula, Elytranthe, Loranthacites, Ulmoideipites, Proteacidites и др. Аналогичный комплекс выделен из цагаянской свиты Зейско-Буреинской и Верхне-Буреинской депрессий, из отложений по рр. Гальчима и Могот Верхне-Зейской впадины, из отложений в бассейне р. Эрльдагоу на Сихотэ-Алине, из угленосных отложений рарыткинской свиты в бассейне нижнего течения р. Анадырь, из морских верхнесенонских отложений Пенжинской губы.

Синегорский спорово-пыльцевой комплекс установлен из верхнекрасноярковской подсвиты („синегорских слоев“) Южного Сахалина. В споровой части этого комплекса абсолютно господствует семейство Polypodiaceae. Видовой состав пыльцы покрытосеменных резко обедняется за счет вымирания представителей формальных таксонов. Количество ее увеличивается до 37-40%. В ее составе преобладает пыльца главным образом из семейства Myricaceae (Myrica, Comptonia), присутствует пыльца Alnus, Bombacaceae, Castanea, единично встречаются представители формальных таксонов Triprojectus dispositus N. Mtch., Parviprojectus striatus N. Mtch., Aquilapollenites sp., Sporopollis sp., Syncolpites porosus N. Mtch. Пыльца Wodehouseia не встречена. Аналогичный комплекс известен из нижнекивдинской подсвиты Зейско-Буреинской депрессии.

Таким образом, в результате изучения спор и пыльцы из меловых отложений Дальнего Востока выделено одиннадцать последовательно сменяющих друг друга спорово-пыльцевых комплексов, характеризующих основные этапы эволюции меловой флоры. Установленные комплексы могут быть использованы как один из критериев при стратиграфическом расчленении осадков, а дальнейшая детали-

зация и расшифровка палинологических данных окажет существенную помощь при реконструкции палеогеографических условий мелового времени на этой территории.

Г.В. Сакулина, Э.Р. Орловская

РАННЕМЕЗОЗОЙСКИЕ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ЮГА КАЗАХСТАНА

Нижнемезозойские отложения на юге Казахстана были известны давно, и изучались в основном в связи с их угленосностью. Палеоботанические исследования здесь проводили выдающиеся советские палеоботаники М.И. Брик, В.Д. Принада, А.И. Турутанова-Кетова и пионер казахстанской палеопалинологии Е.Н. Мураховская; позднее отпечатки растений изучали Э.В. Романова, Э.Р. Орловская, а спорово-пыльцевые комплексы — И.З. Фаддеева и Г.В. Сакулина. Материалы этих исследователей в большинстве случаев характеризовали отдельные части разрезов и не были увязаны в единый цикл развития флоры.

В 1963–1966 гг. авторы настоящей статьи провели планомерные поиски и сборы растительных остатков почти на всех выходах мезозойских отложений юга Казахстана — в хр. Каратау и предгорьях Угамского и Таласского хребтов. Были открыты новые местонахождения, собраны большие коллекции отпечатков растений и сотни образцов на спорово-пыльцевой анализ.

Изучение этих богатых коллекций позволило выделить шесть разновозрастных палеофлористических комплексов для юга Казахстана, последовательно сменяющих друг друга с позднего триаса до верхов поздней юры.

1. Наиболее древний комплекс — кельтемашатский — установлен спорово-пыльцевым методом в нижней части угленосной толщи Кельтемашатского бурогольного месторождения. Для него характерно преобладание пыльцы голосеменных растений (55–86%) со значительным участием древних видов ногоплодниковых (*Pseudopodocarpus latipediformis* Bolch., *Protopodocarpus mollis* Bolch. и др.), хвойных со слабо дифференцированными мешками и с ребристой структурой тела (4–9,5%) — *Striatopinaeae* Sed., а также небольшое количество кордаитов, витатин и флоринитесов. Цикадофиты и гинкговые играют заметную роль. Пыльца кейтониевых составляет 0,5–2%. Среди спор папоротников ведущее значение принадлежит мараттиевым (в основании разреза преобладает *Bernoulia*, а в верхней части *Marattia* и *Angiopteris*) и осмундовым. В небольших количествах (1–5%) присутст-

вуют споры *Clathropteris*, *Matonia*, *Leiotriletes*, *Polypodites cladophleboides* Brick и др.

Этот комплекс по составу близок к рэт-лейасовому комплексу угленосных отложений Иссykkульской впадины (Дубровская, 1967) и поздне триасовыми комплексами Орь-Илецкого района (Фаддеева, 1965) Прикаспийской впадины. В более высоких горизонтах угленосной части разреза собраны отпечатки растений, представленных хвощовыми (*Neocalamites* sp., *Equisetites ferganensis* Sew.), папоротниками (*Clathropteris obovata* Qishi, различные виды *Cladophlebis*, в том числе *C. argutula* (Heer) Font., *C. magnifolia* Brick., *C. sublobata*), хвойными (*Podozamites lanceolatus* (Lindl. et Hutt.), *Podozamites* sp. cf. *tuhakullensis* Pryn. и др.), семенами неопределенного систематического положения. Преобладают папоротники и хвойные. Возраст флоры – ранний лейас. Учитывая древний состав спорово-пыльцевого комплекса и раннелейасовый возраст флоры высокой части разреза, комплекс флоры нижней части разреза следует отнести к позднему триасу, а верхней части – к раннему лейасу.

2. Поздне лейасовый-таскомырсайский – (при двучленном делении лейаса) комплекс установлен в нижней части угленосных отложений Ленгера и Тамкомырская (хр. Каратау), в последнем он особенно богат и разнообразен. Многочисленны хвощовые древнего облика (*Neocalamites carrerei* Zeill., *Neocalamites* sp., реже *Equisetites ferganensis* Sew.), папоротники в виде разнообразных *Cladophlebis*, количество их увеличивается вверх по разрезу. Богаты представителями цикадофиты (*Anomozamites* - *A. minor* (Brongn.) Nath., *A. angulatus* Heer, *Pterophyllum* - *P. inconstans* (Brongn.) Goep., реже - *Nilssonia* и *Taeniopteris*), гинкговые единичны, многочисленны и разнообразны хвойные (*Ferganiella*, *Podozamites*, *Pityophyllum*).

В спорово-пыльцевом комплексе характерно преобладание пыльцы голосеменных растений. Среди них много пыльцы древних хвойных *Paleoconiferus asaccatus* Bolch., *Protoconiferus funarius* Bolch., крупной пыльцы (*Protopicea cerina* Bolch. и др.) и других хвойных с недостаточно хорошо дифференцированными мешками, составляющими 20-30%. Реликты триаса практически отсутствуют. Очень много гинкговых (20-45%), меньше беннеттитовых (5-14%) и саговых (2-12%). В небольшом количестве присутствует пыльца *Podozamitaceae*, *Cupressaceae* и *Classopollis* Pfl. Комплекс беден спорами. Наиболее характерны *Phlebopteris polypodioides* (Brongn.) Kuz. (10-15%), *Matonia punctata* Fadd. В небольших количествах встречены *Marattia*, *Angiopteris*, *Cibotium junctum* K.-M., *Coniopteris*. В некоторых разрезах (хр. Каратау) доминируют споры *Osmundaceae*.

3. Более молодой комплекс флоры – боролдайский – характерен для верхней части угленосных отложений Ленгера, Таскомырская, Боролдая и Аяк-Сунги. Он тоже богат и разнообразен: мхи, плауны, хвощевые (в составе которых почти отсутствуют *Neocalamites*, но разнообразны представители *Equisetites*), папоротники. Среди них редки *Clathropteris* и многочисленны *Coniopteris*, количество которых возрастает вверх по разрезу; по-прежнему разнообразен род *Cladophlebis*, единичны *Edoracia*, *Raphaelia*. Среди цикадофитов присутствуют многочисленные *Nilssonia*, реже *Taeniopteris*, *Pseudoctenis*, *Williamsonia* (появляются в верхней части разреза), гинкговые – *Ginkgo*, *Phoenicopsis*, *Eretmophyllum*, *Pseudotorellia*, *Baiera*, *Czekanowskia*, разнообразны хвойные, среди них численно преобладают *Ferganiella*.

В спорово-пыльцевом комплексе преобладают споры (50–80%), из них доминируют *Coniopteris* (30–50%) и *Leiotriletes Naum.* (10–16%), меньше *Hausmannia* (до 14%), *Clathropteris obovata Oish. var. magna Tur.-Ket.*, *Cibotium* (до 8%), *Gleichenia* (до 8%). В заметных количествах присутствуют *Dictiophyllum harrisii Couper*, *Camptotriletes cerebriformis Naum.*, *Chomotriletes anagrammensis K.-M.*, *Osmundites kugartensis Sixt.* Среди голосеменных преобладает пыльца гинкговых (10–12%). Среди хвойных много видов, близких к современным, древние исчезают. Пыльца подозамитовых разнообразна и иногда ее много (45%). Единично присутствует пыльца *Classopollis Pfl.*

Возраст флористического комплекса – верхи позднего лаяса – первая половина средней юры.

4. Богатый комплекс флоры, иссыктасский, установлен в конгломератовой толще, обрамляющей с севера и северо-востока угленосные отложения в районе Таскомырская, в песчано-алевролитовых отложениях, протягивающихся почти по всей юрской полосе хр. Каратау. Он характеризуется обилием разнообразных папоротников *Coniopteris*, *Cladophlebis*, единичными *Clathropteris obovata Oish.*, многочисленными цикадофитами *Nilssonia*, *Taeniopteris*, *Ctenis*, *Pseudoctenis*, *Butefia*, *Zamites*, *Williamsoniella*, гинкговыми *Ginkgo*, *Baiera*, *Phoenicopsis*, хвойными *Pityophyllum*.

Появление новых групп растений (*Ctenis*, *Pseudoctenis*, *Butefia*), отсутствие древних элементов омолаживают комплекс его возраст можно определить средней юрой, скорее всего, второй ее половиной.

В спорово-пыльцевом комплексе доминирует пыльца хвойных *Pinaceae* (80–99%) или споры. Очень разнообразна пыльца елей (25–45%), среди которой еще много видов с недостаточно дифференцированными мешками. Иногда встречаются и древние виды

хвойных. В небольших количествах присутствуют *Quadraeculina Mal.*, *Podozamites*, в некоторых пробах много пыльцы *Classopollis Pfl.* (14%). Содержание гинкговых составляет 0–4% (иногда достигая 15%). Пыльца цикадофитов встречается реже и составляет 0–9.5%. Наибольшим развитием пользуются споры с шиповатой структурой экзины (осмундовые, птерисы, селягинеллы). Единично присутствуют *Coniopteris*, *Cibotium*, *Hymenophyllum*, *Dictyophyllum* и др. В конгломератовой толще, где доминируют споры, увеличивается количество спор *Coniopteris* (до 6.5%), *Leiotriletes (Cyathea)* до 26.5%, *Cibotium* (1–6%). Были встречены молодые споры глейхениевых папоротников и плауновидных (*Selaginella kemensis Chl. et Krasn.*) и много *Acanthotriletes (Dictyophyllum)* и *Anemia (Chomotriletes genuinus Bolch.)*.

Этот спорово-пыльцевой комплекс своеобразен и сопоставляется с известными средне-позднеюрскими комплексами Западной Сибири.

5. В урочищах Чохай, Актас и других выходах отложений битуминозных сланцев (Боролсайское, Михайловское и др.) собран интересный комплекс растений, боролсайский, отличающийся от ранее рассмотренных ксероморфностью, чем сближается с флорой „рыбных сланцев“. В комплексе преобладают цикадофиты (*Nilssonina*, *Pseudoctenis*, *Otozamites*, *Ptilophyllum*, *Williamsonia*) и хвойные (*Stachyotaxus*, *Brachyphyllum*, *Taxocladus*, *Pityophyllum*), изредка встречаются кейтониевые (*Sagenopteris*) и гинкговые (*Czekanowskia*, *Pseudotorellia*).

В спорово-пыльцевом комплексе содержится в основном пыльца, близкая к современным хвойным, и небольшое количество спор. Среди хвойных наиболее разнообразна и обильна (до 15%) пыльца сосен (*Pinus pernobilis Bolch.*, *P. divulgata Bolch.*, *P. subconcinua Bolch.* и др.). Пыльцы елей (*Picea exilioides Bolch.*, *P. spirillaeformis Mal.*, *Piceites latens Bolch.* и др.) от 4 до 10%, значительно количество пыльцы ногоплодниковых (3–14%), крупного размера *Quadraeculina Mal.* (до 23%), *Sciadophytis*. Пыльцы кейтониевых мало (0.5–1%), но иногда *Classopollis Pfl.* составляет 9%. Среди спор встречены молодые виды (*Selaginella granata Bolch.*, *S. kemenensis Chlon. et Krasn.*, *Pteridium typicum Bolch.*, *Gleichenia*, *Osmunda papilata* и др.), повсеместно присутствуют (1–2%) споры *Coniopteris*, *Cibotium*, изредка – плауновых и хвощей. Возраст боролсайского комплекса определяется нижней частью поздней юры (келловеем).

6. Самый молодой комплекс – михайловский – богатейшая флора знаменитых „рыбных сланцев“, систематический состав которой известен по работам М.И. Брик и А.И. Турутановой-Кетовой. Он характеризуется еще более ксероморфным обликом цикадофитов

и хвойных, достигающих здесь большого разнообразия, и небольшим количеством папоротников и гинкговых.

В спорово-пыльцевом комплексе - обилие пыльцы *Classopollis* Pfl. (95-99%), определяемой как *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*, и небольшое количество пыльцы других хвойных спор. Больше всего пыльцы молодых видов елей: *Picea spirellaeformis* Mal., *P. omoriciformis* Mal. и др. Пыльцы гинкговых, цикадофитов, сосен и *Quadraeculina* Mal. очень мало. Спор немного - встречены единичные зерна *Lycopodium trigonum* K.-M., *Selaginella granata* Bolch., *S. gigantea* Krasn., *Klukisporites veriegatus* Couper, *Lygodium tumulosum* Kuz., *L. torulosum* Bolch., *L. subsimplex* Bolch. и др.; характерны для комплекса споры мхов, хвощей и большое количество разнообразного микропланктона.

Возраст комплекса определяется по спорово-пыльцевым материалам второй половиной поздней юры.

Л.В. Ровнина

К ВОПРОСУ О ГРАНИЦЕ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ СССР В ПОЗДНЕМ ТРИАСЕ

До недавнего времени господствовало мнение о том, что на Восточном склоне Урала отложения позднего триаса севернее Волчанского месторождения бурых углей не встречаются. На основании палинологических исследований установлено их широкое распространение как на Северном, так и на Приполярном Урале (Оторьинская, Ятринская площади), что подтверждает точку зрения А.А. Яншина и А.В. Хабакова, высказанную ими более 30 лет назад. Поздне-триасовые, рэтские отложения указанных площадей, по нашим исследованиям, характеризуются богатыми спорово-пыльцевыми комплексами. В их составе из спор преобладающими компонентами являются представители семейств *Dipteridaceae* (*Dictyophyllum*, *Clathropteris*) до 40% и выше, *Osmundaceae* до 20%, *Aneimiidites*, *Onychium amplexiformis* K.-M., *Leiotriletes* sp. sp., *Cheiropleuria* sp. sp., *Camptotriletes cerebriformis* Naum., *Matoniaceae*, *Marattiaceae*, *Lycopodiaceae*.

В пыльцевой части комплекса преобладает пыльца разнообразных цикадофитов, особенно беннетиттов до 50%, гинкговых до 30% и пыльца хвойных, возможно, древних представителей семейств *Pinaceae*, *Podocarpaceae*, а также групп *Protoconiferus* и *Paleoconiferus*. Заметно участие пыльцы *Araucariaceae*, незначительно содержание пыльцы *Classopollis*.

Таким образом, судя по приведенному комплексу, растительные ассоциации Приполярного Урала в рэтское время характеризуются широким развитием влаго- и теплолюбивых диптериевых папоротников и цикадофитов.

Рэтский возраст их подтверждается крупномерными остатками растений (по определениям Ю.В. Тесленко): *Cladophlebis ex gr. denticulata* (Brongn.) Font., *Sphenobaiera sp.*, *Phoenicopsis sp.*, *Miassia dentata* Krysh. et Pryn.

Сравнение спорово-пыльцевых комплексов рэтских отложений Приполярного Урала с одновозрастными комплексами Северного Урала, где они датированы крупномерными остатками растений (определение В.П. Владимирович), а также с комплексами Восточного Таймыра (мыс Цветкова, немцовская свита) выявляет их полную идентичность и синхронность. Подобная же флора господствовала и в Усть-Енисейском районе.

Сопоставление комплексов указанных районов приводит к выводу, что на всей сравниваемой территории, по-видимому, произрастала единая флора с обилием диптериевых, а южнее и цикадофитов.

Возникает вопрос, к какой палеофлористической области принадлежала эта флора.

Вопросы ботанико-географической зональности территории СССР в позднем триасе слабо освещены в печати. Наибольшее значение в изучении этого вопроса имеют работы Принады (1944), Вахрамеева (1957, 1964), Мигачевой (1964).

В.Д. Принада, рассматривая довольно подробно триасовые флоры СССР, пришел к выводу, что к концу позднего триаса на территории СССР существовало две достаточно различные флоры; в одной преобладающими были гинкговые и папоротники, в другой — цикадофиты. Первую он назвал флорой Сибирской провинции, вторая была названа южной флорой.

Типичными флорами Сибирской области В.Д. Принада считал челябинскую и монгугайскую.

Рассматривая челябинскую флору, Принада особо выделяет флору района Богословских копей, представляющую большой интерес своим видовым составом, в котором принимают участие многочисленные *Thinnfeldia*, *Furcula* и др. Род *Furcula* встречается еще в рэт-лейасовых отложениях Западной Гренландии. Остальной состав богословской флоры, по мнению В.Д. Принады, тождествен челябинской.

Монгугайская флора, отнесенная ранее В.Д. Принадой также к сибирской, в настоящее время после основательного изучения ее И.Н. Сребродольской (1961) относится к Индо-Европейской палеофлористической области. И.Н. Сребродольская отмечает большое количество *Dipteridaceae* в монгугайской флоре и подчеркивает особую роль растений этого семейства как климатических индикаторов. В связи с этим она указывает, что на прибрежную зону

с жарким и влажным климатом приходится наиболее высокий процент содержания диптериевых, тогда как во флорах глубоких внутренних частей континента они почти или совсем отсутствуют. Заметим, кстати, что по палинологическим данным во флорах Восточного склона Урала *Dipteridaceae* обильны в северной и приполярной его частях. Южнее, в Челябинском бассейне, где, по данным В.С. Малявкиной, в рэтских отложениях преобладают гинкговые и цикадофиты, диптериевые встречаются в небольшом количестве.

В.А. Вахрамеевым (1957, 1964) отмечается, что на протяжении верхнего триаса – средней юры климатическая и ботанико-географическая зональность была недостаточно отчетливой, а пояс аридного климата практически отсутствовал. Там, где соприкасались более северная (сибирская) и более южная (индо-европейская) области, возникали флоры смешанного типа. В.А. Вахрамеев приводит схему расположения этих областей, границы которых в течение позднего триаса ранней и средней юры оставались почти неизменными.

Позднее А.А. Мигачева (1964) в детальной сводке выделяет для рэтского времени на территории Евразии, в пределах Индо-Европейской области, три флористические провинции: Среднеевропейскую со Скандинавско-Гренландским районом, Альпийско-Кавказско-Памирскую и Среднеазиатскую.

Ею отмечается, что в связи с прогрессирующим увлажнением климата на территории Среднеевропейской провинции в рэтское время изменяют состав и растительные ассоциации. Ассоциации низин обогащаются диптериевыми и цикадовыми. Ассоциацию склонов долин составляли гинкговые и хвойные, произраставшие на сухих и высоких местах. Большим разнообразием папоротников отличается флора Скандинавско-Гренландского района.

Альпийско-Кавказско-Памирская провинция выделяется благодаря преобладанию цикадовых.

Среднеазиатская провинция характеризуется наличием папоротников и гинкговых, которые в юрское время широко распространяются по всей территории Индо-Европейской области. Р.З. Генкина (1966), анализируя нижнемезозойскую флору Иссык-Кульской впадины, также отмечает обилие *Dipteridaceae* в норийское время и значительное количество их в рэте.

Существенным дополнением к представлениям о флоре позднего триаса являются данные исследований палинологов В.Д. Короткевич, Э.Н. Кара-Мурза, М.А. Седовой, И.З. Фаддеевой, К.Е. Аристовой.

В.Д. Короткевич (1966) отмечает в качестве наиболее типичных для карнийского века Лено-Оленекского междуречья споры *Matoniaceae* и *Dipteridaceae*. Эта же группа спор определяется ею как наиболее характерная и для норийских отложений о. Западный Шпицберген. Споры *Dipteridaceae* характерны, по

данным М.А. Седовой (Седова, Дибнер, 1959), также для рэтских отложений Земли Франца-Иосифа. Несравненно меньше спор Dipteridaceae встречается, по данным палинологов И.З. Фаддеевой (1963) и К.Е. Аристовой (1963), в рэтских отложениях Казахстана.

Интересными представляются данные М.А. Седовой по рэтским отложениям Земли Франца-Иосифа, в которых также встречаются споры Dipteridaceae и Matoniaceae. Эти материалы позволяют расширить границы Среднеевропейской провинции, выделяемой А.А. Мигачевой, на северо-восток, включая территорию о. Земли Франца-Иосифа.

Рассмотренная кратко характеристика поздне триасовых, в основном норийских и рэтских, флор, позволяет сделать следующие предположения.

1. Учитывая большую общность флор Приполярного (бассейна р. Сев. Сосьвы), Северного Урала и Восточного Таймыра между собой и с флорами Восточной Европы (о. Земли Франца-Иосифа, Западного Шпицбергена), можно территорию севера Западно-Сибирской низменности, включая и восточный Таймыр, отнести к Индо-Европейской палеофлористической области, что значительно отодвигает на восток северо-западную границу этой области.

М.А. Седовой и В.Д. Дибнер еще в 1959 г. высказаны предположения о возможных связях флоры лейаса Восточной Европы и Западной Сибири, развивавшейся на едином континенте, мысообразно выступавшем на север в районе Земли Франца-Иосифа. Существование этого континента и в рэтское время подтверждается новыми палинологическими данными по Приполярному Уралу и проведенными выше сопоставлениями.

2. Учитывая более бедный состав флоры северо-запада Западной Сибири и севера Сибири (Восточный Таймыр), по сравнению их с одновозрастной флорой Восточной Европы, нами выделяется в составе Индо-Европейской палеофлористической области Урало-Таймырская провинция.

3. В результате уточнения состава Монгугайской флоры (Сребродольская, 1961) и отнесения ее к Индо-Европейской палеофлористической области отодвигается на север граница Индо-Европейской палеофлористической области.

4. Палинологическими данными подтверждается мнение палеоботаников о незначительном участии диптериевых во флорах внутренних частей континента (Челябинская, Казахстанская флоры). Эти флоры характеризуются повышенным содержанием цикадофитов.

5. В раннем лейасе, по палинологическим данным, сохраняется граница между палеофлористическими областями, намеченная для рэта на территории северо-запада Западно-Сибирской низменности.

6. Палинологические данные не подтверждают точку зрения В.Д. Принады о более широких границах распространения мезозой-

ской Сибирской флоры в рэте, нежели в юре, скорее они свидетельствуют об обратном. В частности, поздне триасовая флора Волчанского бурогоугольного месторождения выпадает из состава сибирских флор.

Л и т е р а т у р а

- А р и с т о в а К.Е. Спорово-пыльцевые комплексы из юрских и триасовых отложений Восточно-Илийской впадины юго-восточного Казахстана. - В кн.: Спорово-пыльцевые комплексы и стратиграфия верхнего протерозоя, палеозоя и мезозоя Волго-Уральской области Средней Азии. М., 1963.
- В а х р а м е е в В.А. Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии. - Изв. АН СССР, 1957, сер. геол., № 11.
- В а х р а м е е в В.А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М., 1964.
- Г е н к и н а Р.З. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссык-Кульской впадины (Северная Киргизия). М., 1966.
- К о р о т к е в и ч В.Д. Сопоставление верхнетриасовых спорово-пыльцевых комплексов Лено-Оленекского междуречья и острова Западный Шпицберген. - Труды НИИГА, 1966, вып. №12.
- М и г а ч е в а Е.Е. Ботанико-географическая зональность юга Евразии в позднем триасе и ранней юре. - В кн.: Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя южных биогеографических провинций. М., 1964.
- П р и н а д а В.Д. О мезозойской флоре Сибири. - В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Восточной Сибири, вып. 19, 1944.
- С е д о в а М.А., Д и б н е р В.Д. Материалы по геологии и биостратиграфии верхнетриасовых и нижнеюрских отложений Земли Франца-Иосифа. - В кн.: Сборник статей по геологии Арктики, т. 65, вып. 13, 1959.
- С р е б р о д о л ь с к а я И.Н. О семействе Dipteridaceae во флоре среднего кейпера Южного Приморья. - Палеонт. журн., 1961, № 1.
- Ф а д д е в а И.З. Палинологическая характеристика нижнемезозойских угленосных отложений Казахстана. - В кн.: История нижнемезозойского угленакопления в Казахстане, ч. III. Л., 1963.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗДНЕДОКЕМБРИЙСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Как известно, существующие классификации докембрийских органических остатков растительного происхождения построены на формальной основе, так как биологическая природа большинства классификационных признаков практически пока неясна. Несмотря на существенные успехи в изучении древних органических остатков, разрешение этой важнейшей проблемы весьма далеко от конечной цели, что в значительной степени объясняется отсутствием опорных разрезов, на систематических и всесторонне обработанных материалах которых можно было бы получить такие данные, а также вследствие разрозненности усилий палеонтологов и литологов, объектами исследований которых служат продукты жизнедеятельности водорослей в виде карбонатных построек. Между тем геологическая практика настоятельно требует создания детальных стратиграфических схем, разработка которых без палеонтологической основы и точных представлений об эволюции органической жизни представляет большие трудности.

В последние годы авторами статьи в процессе комплексного изучения опорного разреза верхнедокембрийских отложений р. Котуйкан (западный склон Анабарского поднятия) получены материалы, которые позволяют сделать самые общие выводы по этой проблеме и, в частности, наметить признаки, отражающие особенности изменения внутренней организации водорослей, отвечающих, по-видимому, некоторым этапам их эволюции.

Прежде чем перейти к изложению этих данных, необходимо пояснить, что разрез по р. Котуйкан чрезвычайно благоприятен для постановки такого рода исследований. Здесь, в пологой моноклинали, глубоко прорезанной р. Котуйкан, в почти непрерывных обнажениях наблюдается мощная (свыше 1100 м) толща верхнедокембрийских отложений, несогласно залегающая на архейских кристаллических породах и с размывом перекрывающаяся нижнекембрийскими образованиями. Она содержит разнообразный комплекс строматолитов, микрофитолитов и акритарх, особенности изменения которого здесь отчетливо выявляются. Вся эта толща подразделяется снизу вверх на мукунскую (ильинская, бурдурская и лабазтахская свиты) и билляхскую (усть-ильинская, котуйканская и юсмастахская свиты) серии и старореченскую свиту. Некоторые свиты расчленены на под-свиты.

Изучение столбчатых строматолитов подтверждает сделанные ранее выводы о последовательном изменении особенностей строматолитовых построек во времени, которое выразилось в усложнении

формы биогермов и слагающих их построек, обусловленное изменением ветвления и форм строматолитовых столбиков.

В нижней половине разреза нижнекотуйканской подсвиты встречаются в основном пластовые строматолитовые тела простого строения, сложенные пассивноветвящимися и неветвящимися постройками с *Kussiella kussiensis* (Masl.), *K. taeniata* Gol., *Platella ansata* Gol., *Conusella regularis* Gol. и др. Столбики в них имеют простую субцилиндрическую и коническую форму.

В верхней части разреза этой подсвиты, наряду с пассивноветвящимися и неветвящимися строматолитами, появляются активноветвящиеся постройки *Baicalia tchumnachica* Col. с более сложной неправильноцилиндрической и клубневидной формой столбиков. Строматолиты здесь чаще всего образуют куполообразные и караванобразные биогермы простого строения. Выше по разрезу в юсмастахской свите вплоть до подошвы старореченской активноветвящиеся постройки получают широкое развитие, слагая выклинивающиеся биогермы простого и сложного строения.

Изменяется характер ограничения строматолитовых столбиков. В нижнекотуйканской подсвите развиты столбики без облекания, боковая поверхность их ровная (*Colonnella* Kom., *Platella* Korol.) или бахромчатая (*Kussiella* Kryl.).

В нижнеюсмастахской подсвите наряду с формами без облекания, имеющими неровную боковую поверхность (*Baicalia* cf. *rara* Semikh., *B. minuta* Komar.), появляются строматолиты с более ровной и гладкой боковой поверхностью и частичным облеканием на отдельных отрезках столбиков (*Anabaria glebasata* Gol., *A. massulata* Gol., *Tungussia laqueusa* Gol.).

В верхнеюсмастахской подсвите преобладают столбчатые формы с гладкой боковой поверхностью и нередко с многократным полным облеканием (*Voxonia lissa* Komar., *B. togoica* Gol., *Kotuikania torulosa* Komar. и др.).

Изменение по разрезу микроструктурных особенностей выявлено не только в целом для типа столбчатых строматолитов, но и для отдельных формальных родов. Так, в нижней половине нижнекотуйканской подсвиты столбчатые строматолиты имеют простые недифференцированные пластинчатые, зонально-пластинчатые микроструктуры, значительная роль в образовании которых принадлежит глинисто-алевритистому материалу (*Kussiella kussiensis* (Masl.), *K. taeniata* Gol., *Colonnella plagulata* Gol. и др.). В верхней части разреза этой подсвиты наряду с простыми пластинчатыми микроструктурами в столбчатых строматолитах развиты и более сложные, также недифференцированные прерывистоленточно-штриховатые (*Baicalia tchumnachica* Gol.) и режестуково-пятнистые (*Kussiella aequusa* Gol.) микроструктуры, большое значение в образовании которых имеет биогенный материал.

В нижней подсвите юсмастахской свиты простые пластинчатые микроструктуры редки (*Tenupalusella bracteata* Gol.), а доминируют микроструктуры биогенного происхождения: недифференцированные комковатые (*Baicalia* cf. *rara* Semikh., *Sacculia tegumentuma* Gol. и др.) и дифференцированные шестовато-сгустковые (*Anabaria massulata* Gol.). В верхней подсвите юсмастахской свиты также преобладают типично биогенные дифференцированные шестовато-сгустковые (*Boxonia lissa* Komar., *Kotuikania torulosa* Komar.) и шестовато-пятнистые (*Inseria macula* Gol.) микроструктуры.

Некоторая изменчивость микроструктурных особенностей во времени впервые установлена для большинства формальных родов пластовых и желваковых строматолитов. Так, пластовые строматолиты группы *Irregularia* Korol. в самых низах разреза нижнекотуйканской подсвиты имеют очень простую зонально-пластинчатую микроструктуру, значительная роль в образовании которой, как и для самых древних столбчатых строматолитов, принадлежит терригенному материалу (*Irregularia zonata* Gol.). Стратиграфически выше, в верхней подсвите котуйканской свиты у других форм этого рода в связи с увеличением роли биогенного фактора микростроение усложняется до сгустково-пятнисто-пластинчатого (*Irregularia globulosa* Gol.) и еще выше в отложениях верхнеюсмастахской подсвиты, где фиксируется расцвет представителей этой группы, преобладают типично биогенные микроструктуры: ленточногубчатые (*Irregularia conusata* Gol.) и шестовато-пятнистые (*Irregularia longuriata* Gol.).

Для пластовых строматолитов группы *Stratifera* Korol. также намечается усложнение микрослоистости по мере их развития во времени. Так, в верхнекотуйканской подсвите наблюдаются пластовые постройки с простейшей микроструктурой (*Stratifera undata* Komar.), представленной чередованием очень тонких (0.03–0.05 мм) темных пелитоморфных и более мощных (0.1–0.5 мм) светлых тонкозернистых карбонатных слоев. Наряду с этими постройками здесь же встречены пластовые строматолиты с комковато-пластинчатой микроструктурой (*Stratifera kotuikani-sa* Gol.), причем комочки имеют неправильную форму, часто с нечеткими контурами, а мощность пластинчатых микрослоев непостоянна.

В нижней половине разреза нижней подсвиты юсмастахской свиты появляются пластовые постройки с четко выраженной комковатой микроструктурой (*Stratifera neculechica* Gol.). Комочки имеют большей частью правильную изометрическую форму. В верхах нижнеюсмастахской подсвиты встречены пластовые постройки с более усовершенствованной (по сравнению со *Stratifera undata* Komar.) пластинчато-пятнистой микрослоистостью (*Stratifera maculata* Gol.). Темные пластинчатые микрослои

имеют большую (0.1–0.2 мм) толщину, сложены они скрытозернистым карбонатом иногда шестоватого облика. В светлых слоях наблюдаются пятнистые обособления неправильной формы. Выше по разрезу в верхней подсвите юсмастахской свиты преобладают пластовые постройки с типичной биогенного происхождения шестоватомкомковатой микроструктурой (*Stratifera stylostomica* Gol.).

Желваковые строматолиты группы *Colleniella* Korol. на р. Котуйкан появляются в самых низах разреза нижнего рифея. Древнейшие формы этой группы имеют простейшую микроструктуру (*Colleniella* sp.), со временем она усложняется до неправильно штриховатой (*Colleniella scidulata* Gol.). Массовое развитие их приурочено к старореченской свите, где строматолитовые постройки имеют четко выраженную послынную мелкокомковатую микроструктуру биогенного происхождения (*Colleniella singularis* Komar.).

Желваковые строматолиты группы *Paniscollenia* Korol. также обнаруживают изменчивость микроструктуры во времени. В разрезе котуйканской и юсмастахской свит незначительным развитием пользуются постройки с простейшей микрослоистостью (*Paniscollenia vulgaris* Korol.). Массовое развитие представителей этой группы приурочено к старореченской свите, где господствуют формы с неравномерно-губчатым комковатым микростроением (*Paniscollenia emergens* Komar.).

Такое закономерное изменение во времени признаков столбчатых, пластовых и желваковых строматолитов в литологически однородных толщах (в доломитах) может, по-видимому, рассматриваться как следствие естественной эволюции водорослей-строматолитообразователей в рифейское и вендское время. Такие же изменения признаков столбчатых строматолитов были установлены и в других районах СССР, что позволяет считать это явление отражением закономерности эволюционного развития водорослей – строматолитообразователей в позднем докембри.

Изменяется и усложняется с течением времени строение микрофитолитов. Среди представителей группы *Osagia* Twenhofel впервые в верхнеюсмастахское время появляются чрезвычайно крупные экземпляры, значительно превосходящие по размерам желваки более древних котуйканских и нижнеюсмастахских форм. Такие экземпляры отмечаются у *Osagia grandis* Z. Zhur. Усложняется строение периферической зоны озагиевых желваков. Так, у верхнеюсмастахских форм (*O. slobini* Milstein и *O. radiosa* Milst.) в основании этой зоны возникает широкий осветленный слой. Слоистость в периферической зоне становится более четкой (*O. grandis* Z. Zhur., *O. slobini* Milst.). Отчетливее проявляется волнистость самих слоев (*O. radiosa* Milst.). В нижнеюсмастахское время появляются формы *O. anabarella* Milst. со слоисто-лучистой периферической зоной. Снизу вверх по

разрезу изменяется и характер нахождения озагиевых желваков в породе. Так, в породах наиболее молодой старореченской свиты встречена *O. svalbardica* Milst., у которой простые и сложные желваки не разрознены, как у большинства других форм группы *Osagia*, а срastaются друг с другом, образуя целые слои.

У представителей группы *Asterosphaeroides* Reitl. отмечается довольно резкое изменение от мелких примитивно устроенных форм, встречающихся спорадически в отложениях котуйканской свиты, до более сложных - в юсмастахской свите. Среди последних появляются такие формы, как *Asterosphaeroides diffluxilis* Z. Zhur. и *A. purus* Milst., у которых периферическая лучистая зона имеет уже двучленное строение. Со временем изменяется и строение темных „лучей“ в периферической зоне. В юсмастахской свите появляются формы с усложненными темными „лучами“. В числе их следует отметить *A. legibilis* Z. Zhur. и *A. diffluxilis* Z. Zhur.

Усложняется форма желваков группы *Radiosus* Z. Zhur. Если в верхнекотуйканское и нижнеюсмастахское время были распространены желваки только с овальной и шарообразной формой, то в верхнеюсмастахское время появляются формы с лапчатыми очертаниями (*Radiosus elongatus* Z. Zhur.). Наблюдается усложнение и внутреннего строения желваков группы *Radiosus*. Постепенно снизу вверх по разрезу получает широкое распространение форма *R. tereschkovae* Milst. с двучленной лучистой зоной, впервые встреченная в верхах котуйканской свиты. У верхнеюсмастахских форм *R. limpidus* Z. Zhur., *R. makarovi* Milst. и *R. diadromus* Milst. в основании периферической лучистой зоны появляется так называемый „субстрат“, в котором нижняя часть темных „лучей“ становится более тонкой или разветвляется. Большинство верхнеюсмастахских форм этой группы приобретает четкую оболочку, ограничивающую центральную зону от периферической - лучистой, свойственную ранее только *R. anabarensis* Milst. Усложняется строение темных „лучей“ в периферической зоне. Если в верхнекотуйканский период времени были распространены преимущественно формы из однолучевой (простолучевой) подгруппы с одиночными (простыми) темными „лучами“ (*R. kotuikanicus* Milst., *R. golovanovi* Milst.), то в верхнеюсмастахское время отмечается расцвет форм со сложным строением темных „лучей“ из сложнолучевой подгруппы (*R. limpidus* Z. Zhur., *R. diadromus* Milst., *R. anabarensis* Milst.).

Усложняется строение и одиночных (простых) темных „лучей“ в простолучевой подгруппе. Так, темные „лучи“ у *R. kotuikanicus* Milst. имеют прямолинейную в верхней своей части и веерообразную в нижней части форму; простые темные „лучи“ у нижнеюсмастахской формы *R. golovanovi* Milst. приобретают в нижней части у центральной зоны семявидную, а в верхней части неред-

ко веерообразную форму; простые „лучи“ у верхнеюсмастахского *R. makarovi* Milst. в основании кустообразно разветвляются, образуя „субстрат“, в верхней же части веерообразно расходятся.

Снизу вверх по разрезу усложняется строение так называемых „пузырьков“ у представителей группы *Vesicularites* Reitl. и изменяется расположение этих пузырьков в сложных желваках. Так, например, у нижнекотуйканской формы *Vesicularites rotundus* Z. Zhur. „пузырьки“ неправильные, с тонкими оболочками. Расположены они в желваках беспорядочно. Верхнеюсмастахская форма *V. sphaericus* Milst. имеет преимущественно шарообразную форму „пузырьков“. Последние лишены оболочек, но расположение их в сложных желваках уже вполне закономерное.

Старореченские везикуляриты, в отличие от более древних, чрезвычайно многообразны. Среди них отмечаются формы с отдельными „пузырьками“ и формы с простыми и сложными желваками. „Пузырьки“ имеют более разнообразную форму – от лопастной у *V. lobatus* Reitl. до неправильной, овальной и округлой у *V. compositus* Z. Zhur., *V. bothridioformis* (Krasnopee-va), *V. concretus* Z. Zhur. Расположение их в сложных желваках подчинено определенной закономерности; в ряде случаев фиксируется срастание пузырьков (*V. concretus* Z. Zhur.). Для старореченских форм характерно утолщение оболочек отдельных „пузырьков“ и появление толстых оболочек у сложных желваков.

У представителей группы *Vermiculites* Reitl. усложняется форма желвачков–телец от неправильной (*V. tomulachus* Milst.) в котуйканское – юсмастахское время до удлиненной (*V. tortuosus* Reitl.) и неправильно–угловато–лопастной (*V. sucharichus* Milst.) в старореченское время. Тонкая однослойная оболочка у более древних форм (*V. tomulachus* Milst.) утолщается и становится однослойной или двухслойной у относительно более молодых (*V. sucharichus* Milst.).

В целом в развитии верхнедокембрийских микрофитоцитов из разреза по р. Котуйкан можно выделить 3 этапа.

Первый этап (раннерифейский) отвечает нижнекотуйканскому времени и характеризуется чрезвычайно бедным составом онколитов и катаграфий.

Второй этап (позднерифейский) соответствует концу верхнекотуйканского и юсмастахскому времени и знаменуется расцветом онколитов. Группы *Radiosus*, *Asterosphaeroides* и *Osagia* получают в этот период чрезвычайно широкое развитие.

Третий этап (вендский–юдомский) соответствует старореченскому времени. На смену широко распространенным группам юсмастахского времени приходят везикуляриты, достигшие в этот период необычайного разнообразия.

Как видно из вышеизложенного, строение микрофитоцитов со временем изменялось с тенденцией к усложнению. Менялся также

и состав групп микрофитолигов. Вполне вероятно, что это в какой-то мере отражает естественную эволюцию синезеленых водорослей, результатом жизнедеятельности которых являются микрофитолиги.

В результате изучения акритарх удалось выделить шесть комплексов, каждый из которых имеет определенную стратиграфическую приуроченность. Анализ этих комплексов позволил наметить 2 последовательных этапа в развитии акритарх.

Первый этап охватывает время развития примитивной флоры ильинского, бурдурского и лабазтахского времени. Для него характерно преобладание колоний *Gloeocapsomorpha faveolata* Ilt. (до 90%) и обрывков *Prolaminarites gulosus* Ilt., а также растений типа *Contextus laevisus* Andr. Последний доминирует в верхнеильинской и бурдурской свитах. Остатки *Gloeocapsomorpha faveolata* Ilt., встречающиеся обычно группами и изредка одиночно, имеют неправильную угловатую форму, диаметр их 25–75 мк. Группы обычно состоят из 2–7 индивидуумов. Окраска *Gloeocapsomorpha faveolata* Ilt. изменяется от бурого до желтого в зависимости от их стратиграфического положения. Чем выше форма по разрезу, тем окраска ее становится светлее. В лабазтахской свите колонии *Gloeocapsomorpha faveolata* Ilt. имеют более нежную экзину, нечеткий контур очертания и более крупные размеры. В отложениях билляхской серии они встречены в единичных экземплярах. В морфологическом отношении эти остатки напоминают синезеленые водоросли *Gloeocapsomorpha prisca* Zal.

Обрывки бурых водорослей *Prolaminarites gulosus* Ilt. по морфологическому строению сходны с группой *Laminarites*. Отличаются они темно-коричневым цветом, фестончатым контуром очертания и скульптурой. Авторы считают их предками бурых водорослей, не ассимилирующих карбонат, расцвет которых наблюдается в билляхское и старореченское время.

Кроме того, для этого времени характерны единичные формы родов *Protosphaeridium* и *Trachysphaeridium*, а также большое количество обрывков растительной ткани, которая до сих пор остается неопределимой.

Второй этап охватывает время существования примитивной флоры усть-ильинского, котуйканского, юсмастэхского и старореченского времени. Для него характерны формы родов *Protosphaeridium*, *Trachysphaeridium*, *Orygmatosphaeridium* и *Zonosphaeridium*, а также растительные ткани типа *Laminarites*. Необходимо указать, что к этому времени исчезли колонии *Gloeocapsomorpha faveolata* Ilt., как и растения, оставившие обрывки ткани типа *Contextus laevisus* Andr. Акритархи этого типа более мелкие и представлены *Protosphaeridium debilum* Andr., *Pr. planum* Andr., *Pr. clarum* Andr., *Trachysphaeridium patellare* Tim., *Tr. ruminatum* Andr.,

Zonosphaeridium limpatum Tim. К концу второго этапа исчезают большинство вышеперечисленных форм и в основном наблюдается расцвет форм рода *Orygmato-sphaeridium* (*Orygmato-sphaeridium rubiginosum* Andr., *Or. compressum* Andr.).

Как видно из приведенных данных, изменения водорослевых образований касаются как морфологии тел, так и деталей их внутреннего строения. Часть морфологических изменений, безусловно, носит фациальный характер, однако такие, как усложнение формы строматолитовых построек, по-видимому, следует связывать с эволюцией водорослей-строматолитообразователей, ибо в течение всего позднедокембрийского времени фациальные особенности не претерпели принципиальных изменений. Но конкретно связь формы построек с внутренней организацией водорослей-строматолитообразователей установить пока не удалось. Невозможно биологически объяснить все многообразие структур и текстур¹ строматолитов, часть которых, вероятно, обязана диагенетическим и эпигенетическим превращениям карбонатного материала, весьма характерных для карбонатных пород вообще. Неясна биологическая природа изменений микрофоссилий и связь водорослей мукунской и билляхской эпох. Вместе с тем имеются и такие особенности структур пород построек из различных частей разреза, которые, несомненно, говорят об изменении внутренней организации водорослей-строматолитообразователей, так как они свидетельствуют об изменении способа формирования построек, что следует связывать, по нашему мнению, с прогрессивной эволюцией древних водорослей.

Наиболее древние из столбчатых построек, сформированные в нижнекотуйканское время, состоят из тонкозернистого доломита и постоянно содержат примесь глинисто-алевритистого материала, нередко значительную (до 50%), обогащающего невыдержанные по мощности (0,1-0,3 мм) прослои, подчеркивающие слоистое сложение пород. В пределах этих прослоев наблюдается закономерное убывание содержания глинистого и алевритистого материала от подошвы к кровле, а границы таких слоев обычно четкие, неровные и даже с мелкими карманами. Если бы не биогенные постройки, из которых взяты эти образцы, то типы структур и текстур, а также состав пород таких построек практически невозможно было бы отличить от обычных осадочных образований.

В верхах нижнекотуйканской подсветы наряду с постройками с уже охарактеризованным типом структур и текстур встречаются столбчатые строматолитовые постройки, содержащие ничтожную примесь терригенного материала и состоящие из мелкозернистого доло-

¹ Микроструктур в понимании палеонтологов, занимающихся изучением строматолитов.

мита, кристаллы которого имеют удлиненную форму прямоугольников, ориентированных длинной стороной перпендикулярно слоистости. Своеобразная форма зерен, а также закономерная ориентировка их наводит на мысль о биогенной природе этих карбонатов.

В этой же части разреза установлены столбчатые постройки, состоящие из пород с корковидно-слоистой текстурой и типичным для биогенных образований шестовато-лучистым строением большинства слоев. Кристаллы доломита ориентированы перпендикулярно слоистости, а слои имеют волнистое погасание, подобно скелетным остаткам некоторых животных фанерозоя. В юсмастакской свите очень широко распространены строматолитовые постройки с биогенными структурами и текстурами; в вышележащей - старореченской - наблюдается некоторое уменьшение построек с таким типом структур.

Охарактеризованные различия в структурах и текстурах, по всей вероятности, носят генетический характер и указывают на изменение во времени способа формирования строматолитовых построек. Так, постройки нижнекотуйканского времени, сформированные в значительной части за счет механического материала, обязаны существованию, по-видимому, наиболее низко организованных водорослей, предки которых были широко распространены в мукуновское время. Судя по характеру распределения алеврито-глинистого материала в пределах отдельных слоев, можно предполагать, что накопление его подчинено закону механической дифференциации, т.е. отражало нормальный ход осадочного процесса, а карбонатный материал этих же построек, как видно из формы и размеров зерен, наличия вокруг них глинистых пленок, скорее всего, следует связывать с процессом химического осаждения. Конечно, нельзя быть уверенным, что какая-то часть или даже весь карбонатный материал имели биохимическую природу, но это принципиально не меняет способа формирования постройки, поскольку пленка водоросли непосредственно не ассимилировала карбонат из раствора. Вполне естественно, что морфология таких построек должна быть крайне простой, так как пленки слизи всего лишь задерживали осадок, распределяя его в пространстве.

Приблизительно в конце раннекотуйканского времени и начиная с позднекотуйканской эпохи появился новый тип водорослей, ассимилировавших карбонат из водной среды и накапливавших его в виде своеобразных шестовато-лучистых образований. Соответственно усложнилась и форма строматолитовых образований, так как этот тип водорослей был в состоянии формировать самые прихотливые постройки. Данный тип строматолитообразующих водорослей, заметно преобладающий в послераннекотуйканское время, вероятно, имел более высокую организацию. Судя по постоянству режима бассейна, на протяжении всего рассматриваемого времени не менявшего солевой состав, можно предполагать, что такие изменения водорослей

являются следствием прогрессивной эволюции водорослей-стромато-литообразователей.

Особенно пышного расцвета достигли водоросли, формирующие сложные постройки, в юсмстахское время. В старореченское время наблюдается спад в их развитии. В этот период формируются преимущественно постройки пластового и желвакового типа. В палеозойскую и мезозойскую эры карбонатассимилирующие водоросли больше не достигали такого пышного расцвета, как в позднедокембрийское время.

Очень многое остается неясным в способе (или способах) формирования онколитовых и катаграфиевых желваков, вследствие чего биологический смысл усложнения их морфологии и внутреннего строения пока необъясним.

В заключение мы должны остановиться на одной из особенностей карбонатообразования, имеющей принципиально важное значение при оценке возможностей разрабатываемой методики изучения строматолитов. По мнению многих исследователей, занимающихся изучением всех типов водорослей, последние ассимилируют только кальцит, впоследствии замещающийся доломитом. Доказывается это методом аналогии с современными кальцитвыделяющими водорослями, не принимая совершенно в расчет ни геологические, ни минералогические данные по древним отложениям. Между тем чрезвычайно широкое распространение доломитовых толщ биогенно-хемогенного происхождения, доминирующих среди верхнедокембрийских карбонатных образований, исключительная однородность этих толщ, изредка переходящих в известняковые и тогда содержащие строматолитовые постройки такого же состава, что и вмещающие толщи, отсутствие кристаллографических форм зерен доломита и вообще каких-либо следов вторичного замещения, повсеместная тонкозернистость доломитового материала - все это свидетельствует о первичном характере доломита, и, следовательно, мы должны признать возможность ассимиляции водорослями двойной соли. Это обстоятельство открывает перспективу современной методике изучения строматолитов, онколитов и катаграфий, так как в случае замещения биогенного кальцита вторичным доломитом у нас остается мало шансов увидеть первичные особенности строения строматолитов, уничтоженных в результате диагенетических процессов и, таким образом, проследить истинную картину изменения внутреннего строения построек во времени.

Приведенные выше материалы об особенностях изменения водорослей в совокупности с данными о распределении их по вертикали и литологическими особенностями были использованы при расчленении верхнедокембрийских отложений в опорном разрезе р. Котуйкан, в составе которых нами выделено 15 биостратиграфических подразделений.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ
РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНОЙ ФАУНЫ И ФЛОРЫ
В РАЗЛИЧНЫХ СТРУКТУРНО-ФАЦИАЛЬНЫХ ЗОНАХ
ЗАПАДНОГО СКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА

В развитии фауны в раннекаменноугольную эпоху на западном склоне Среднего Урала выделяется два крупных этапа: турнейский и визейско-намюрский. В каждом из них намечаются фазы и субфазы, которым отвечают стратиграфические подразделения различных рангов, а рубежам между ними — стратиграфические границы. Рубежи между этапами и фазами характеризуются массовым появлением ведущих видов и родов, связанным с их становлением и расцветом (Щербаков, Шестакова и др., 1968). Эти закономерности в развитии фауны установлены главным образом по фораминиферам, кораллам и брахиоподам. Материалы по развитию остракод не отличаются полнотой и характеризуют преимущественно турнейский этап и начало визейско-намюрского. Развитие растительности изучено исключительно по изменению спорово-пыльцевых спектров конечных фаз турнейского этапа и начальных — визейско-намюрского.

В пределах западного склона Среднего Урала к началу раннекаменноугольной эпохи существовали унаследованные от фаменского века прогибы, Кизеловский и Уткинско-Серебрянский, разделявшие Красновишерский выступ Коми-Пермяцкого свода, Кыновско-Чусовское поднятие и Дружининский выступ Башкирского свода (Щербаков, 1962, 1966, 1970). Прогибы характеризовались значительной амплитудой отрицательных тектонических движений, а поднятия и своды имели тенденцию к воздыманию. Каждый из этих палеотектонических элементов представлял самостоятельную структурно-фациальную зону, отличавшуюся только ей свойственным комплексом физико-географических условий, характером осадконакопления и определенными фаунистическими сообществами.

Турнейский век

Лытвинское время характеризуется господством квазиэндоитрового комплекса многокамерных фораминифер и сопутствующих им однокамерных, переживающих в это время расцвет. Кораллы практически отсутствуют. Брахиоподы многочисленны и разнообразны, представлены лытвинским комплексом наряду с присутствием древних фаменских элементов (*Leiorhynchus*, *Cyrtospirifer* и др.). Для остракод характерно присутствие рода *Aparchites*. Более типичный турнейский облик ассоциация остракод приобретает во второй половине лытвинского времени благодаря распространению

родов *Paraparchites*, *Carboprimitia*, *Glyptopleura*, *Healdianella*.

Наиболее богатые и разнообразные фаунистические сообщества известны для прибортовых частей Кизеловского прогиба, где осадконакопление шло в условиях морского мелководного бассейна и отчасти имело рифогенный характер. Здесь присутствуют следующие виды: фораминиферы - *Earlandia elegans* (Raus. et Reithl.), *Archisphaera minima* Sul., *Parathuramina subleimanovi* Lip., *P. stellata* Lip., *P. tuberculata* Lip., *Bisphaera malevkensis* Bir., *B. irregularis* Bir., *Paracaligella antropovi* Lip., *Glomospiranella rara* Lip., *Septaglomospiranella primaeva* (Raus.), *Septatournayella rauserae* Lip., *Quasiendothyra communis* (Raus.) с вариантами, *Q. kobeitusana* Raus., *Q. konensis* Leb., *Q. mirabilis* (N. Tchern.), *Chernyshinella crassithecata* Lip. и др.; кораллы - в виде спорадически встречающихся единичных представителей *Syringopora*, *Caninia*, *Enniskillenia*, *Lophophyllum*, *Tabulophyllum*; брахиоподы - *Schizophoria chouteauensis* Well., *Rugosochonetes hardrensis* (Phill.), *Spinulicosta nigra* (Goss.), *Chonetipistula faba* Nal., *Avonia rjausakensis* (Nal.), *Plikiatifera praelonga* (Sow.), *Waagenoconcha retiformis* (Krest. et Karp.), *Cyrtospirifer acutosinuatus* Nal., *Fusella tornacensis* (Kon.), *Ambocoella unionensis* (Well.), *Ziganella ziganensis* Nal., *Athyris postangelica* Nal., *Hustedia tulensis* (Pand.); остракоды - *Paraparchites okeni* Münst., *P. sublovincensis* Posn., *P. subwhrightianus* Posn., *Coryellina triceratina* (Posn.), *Knoxiella* (?) *archedensis* Tschig., *Carboprimitia* aff. *petzi* Posn., *C. postpetzi* Posn., *C. dilatata* Step., *Glyptopleura* ex gr. *plicata* (J. et K.), *Glyptolichwinella dichotomica* Posn., *Healdianella subcuneola* Posn., *Carbonita* aff. *elongata* Posn., *Bairdia glaba* Schn., *Bairdiocypris lutea* Posn. и др.

Депрессионная часть Кизеловского прогиба представляла собой относительно глубоководный периодически опреснявшийся бассейн. Фораминиферы качественно бедны и малочисленны: *Quasiendothyra communis* (Raus.), *Q. kobeitusana* (Raus.), *Q. konensis* (Leb.). Среди брахиопод преобладают беззамковые *Lingula* и *Orbiculoidea*, из замковых присутствуют *Ambocoella*, редкие *Rugosochonetes* и *Plicatifera*, единичные *Mucrospirifer*. Определимые остатки остракод не встречены.

В Уткинско-Серебрянском прогибе в литвинское время бассейн не отличался большой глубиной и характеризовался слабо выраженным опреснением. Сообщество фораминифер здесь по богатству и видовому составу близко к предыдущему. В коралловом комплексе

известны редкие сиригопоры и единичные, плохой сохранности ругозы. Брахиоподовый комплекс сравнительно беден и довольно однообразен: *Plicatifera praelonga* Sow., *Ambocoelia urei* (Flem.), *Athyris angelica* Hall и др. Остракоды не изучены.

В прибортовых зонах прогибов в литвинское время продолжали существовать рифовые барьеры, унаследованные от позднедевонской эпохи (Щербаков, Пахомов и др., 1966). Они обособляли центральные части поднятий и сводов от остальной части бассейна. В связи с этим на поднятиях и сводах господствовали условия лагун с повышенной соленостью. Обитавшие в них фораминиферные сообщества отличались своеобразием и характеризовались преобладанием однокамерных *Asterosphaera pulchra* Reitl., *Calcisphaera plavskensis* Reitl., *Earlandia minima* (Lip.), *Archaeosphaera minima* Sul., *Parathuramina dagmarae* Sul., *P. suleimanovi* Lip., *Bisphaera malevkensis* Bir. и других, среди которых иногда спорадически встречались единичные многокамерные *Septaglomospiranella*, *Septatournayella*, *Quasiendothyra*, *Chernyashinella*, *Plectogyra* и др. Кораллы и брахиоподы здесь отсутствуют. Ассоциации остракод на поднятиях и сводах качественно беднее, чем в бортовых зонах Кизеловского прогиба, и характеризуются несколько иным видовым составом семейства *Bairdiidae*. Об этом можно судить лишь по разрезу „Дружинино“, находящемуся на Дружининском выступе Башкирского свода. На Кыновско-Чусовском поднятии остракоды в литвинское время существовали в изобилии, однако определимы из них лишь иногда *Astartae socialis* (Eichw.).

Кыновское время характеризуется становлением и расцветом чернышиеллового сообщества фораминифер, господством табулятных кораллов, расцветом брахиопод рода *Rugosochonetes* и семейства *Ambocoeliidae* и преимущественным распространением остракод родов *Paraparchites*, *Carboprimitia*, *Glyptopleura*, *Microcheilinella*, *Carbonita*, *Bairdia*.

В кыновское время за счет усилившегося притока пресных вод с суши, находившейся на северо-западе, и интенсивного приноса обломочного материала началось заполнение Кизеловского прогиба терригенными осадками. Рифы прекратили свое существование и на их месте сохранились лишь отмели. Это способствовало проникновению во внутренние части поднятий и сводов водных масс из областей и общему выравниванию солености до нормально-морской. Вследствие этого сообщества фораминифер и брахиопод характеризуются почти одинаковым разнообразием как в бортовых частях прогибов, так и на поднятиях и сводах.

Особенно богатыми были сообщества на Кыновско-Чусовском поднятии, что, по-видимому, может быть объяснено большей мелководностью этой части морского бассейна. Здесь встречены фораминиферы *Brunsia pulchra* Mikh., *Septaglomospiranella pri-*

maeva (Raus.) var. kazakhstanica Reitl., Septaglomospiranella daine Lip., Brunsiina uralica Lip., Septabrunsiina minuta (Lip.), Tournayella discoidea Dain, Chernyshinella glomiformis (Lip.) с вариантами, Ch. disputabilis Dain, Ch. paucicamerata Lip., Ch. tumulosa Lip., Plectogyra chernyshinelliformis Lip., Pl. (Latiendothyra) latispiralis (Lip.), Pl. (Lat.) tuberculata (Lip.), Palaeospiroplectamina tchernyshinensis (Lip.), P. guttula (Malakh.) и др. В ранне-кыновское время здесь, в отличие от других частей территории, отмечено обилие однокамерных фораминифер. Среди кораллов ведущая роль принадлежит сирингопорам: *Syringopora distans* (Fisch.), *S. gracilis* (Keys.); *S. porrecta* Sok., *S. reticulata* Gold., *Caninia dorlodoti* Salee, *Caninophyllum patulum* (Mich.) var. *tomiensis* (Tolm.) и др. Комплекс брахиопод богат и разнообразен: *Rugosochonetes hardrensis* (Phill.), *R. laguessianus* (Kon.) var. *tchussowensis* (Frcks), *R. upensis* (Sok.), *Linoproductus laevicostus* (White), *Fusella tornacensis* (Kon.), *Eomartiopsis baschkiricus* (Frcks), *Eudoxina media* (Leb.), *E. danaica* Frcks и др. Остракоды изучены недостаточно.

В депрессионной части Кизеловского прогиба в кыновское время продолжал существовать относительно глубоководный, временами опреснявшийся морской бассейн. Фораминиферы менее разнообразны, кораллы отсутствуют, а среди брахиопод только здесь обнаружены беззамковые *Lingula kosvensis* NaI. и *Orbiculoidea cf. sampsoni* Mill. Определенных остатков остракод не найдено.

Сообщества фораминифер и брахиопод на Дружининском выступе, так же как и в депрессионной части Кизеловского прогиба, не отличаются большим разнообразием, что связано, скорее всего, с засоленностью бассейна. Этим, по-видимому, и можно объяснить обилие остракод в кыновских отложениях Дружининского выступа. Однако удалось выделить лишь единичные *Bairdia* sp. и обломки крупных гладких форм, неопределимых из-за плохой сохранности.

Кизеловское время характеризуется расцветом турнейской фауны. Среди фораминифер ведущая роль принадлежит родам *Tournayella*, *Brunsia* и *Plectogyra*, а в составе последних - под родам *Latiendothyra* и *Spinoendothyra*. По изменению соотношения между ними и ведущими группами других фораминифер выделяются две субфазы, ранне- и позднекизеловская. Среди кораллов главенствующее значение приобретают каниноидные, а также роды *Syathoclisia* и *Synchnoeleasma*. В составе брахиопод наиболее характерны представители *Plicatifera*, *Pustula* и *Paleo-choristites*; остракод - семейства *Laperditiidae*, *Healdiidae* и *Bardiidae*. В спорово-пыльцевых спектрах ведущая роль принадлежит подгруппам *Euryzonotriletes* Naum., *Trematozonotriletes* Naum., *Hymenozonotriletes* Naum.

В раннекизеловское время на всей рассматриваемой территории, кроме депрессионной части Кизеловского прогиба, продолжали существовать морские мелководные водоемы с карбонатным, а в Уткинско-Серебрянском прогибе — с кремнисто-карбонатным характером осадконакопления. Однако не все участки этого мелководного морского бассейна были одинаково благоприятными для жизни всех групп фауны. Так, фораминиферы и кораллы наиболее разнообразны на Дружининском выступе Башкирского свода, а брахиоподы относительно богаче в Уткинско-Серебрянском прогибе. На Дружининском выступе наиболее характерны фораминиферы *Brunsia irregularis* (Moell.), *Tournayella kisella* Malakh., *T. discoidea* Dain, *Chernyshinella glomiformis* (Lip.) f. *minima*, *Plectogyra chernyshinelliformis* Lip., *Pl. corallo-vajensis* Voiz., *Pl. (Spindendothyra) tenuiseptata* (Lip.), *Pl. (Latiendothyra) latispiralis* (Lip.), *Pl. (Lat.) tuberculata* (Lip.), *Palaeospiroplectamina tschernyshinensis* (Lip.) и др. Разнообразны здесь и кораллы: *Syringopora conferta* Keys., *S. gracilis* (Keys.), *S. porrecta* Sok., *Caninia ussovi* Gab., *Clisiophyllum delicatum* Z. Smith., *Cyathoclisia medovense* (Salee), *Tabulophyllum* cf. *potakense* Rogoz. и др. Особенностью брахиоподовой фауны является обилие в ее составе *Palaeochoristites cinctus* (Keys.), существующего здесь с начала кизеловского времени. Определимые остатки остракод не установлены.

В Уткинско-Серебрянском прогибе брахиоподы встречаются спорадически. Они качественно бедны, но разнообразнее, чем в остальных структурно-фациальных зонах, и представлены *Schellwienella crenistria* (Phill.), *Rugosochonetes hardrensis* (Phill.), *Pustula pyxidiformis* (Kon.), *Dictyoclostus* ex gr. *burlingtonensis* Hall, *Fusella* ex gr. *tornacensis* (Kon.) и др. Фораминиферы однообразны, кораллы представлены единичными сирингопорами и ругозами. На Кыновско-Чусовском поднятии значительное место отведено фораминиферам и кораллам, в то время как брахиоподы представлены небольшим числом видов. Комплексы остракод не изучены. В депрессионной части Кизеловского прогиба в раннекизеловское время, несмотря на начавшееся его заполнение терригенными осадками, продолжали сохраняться значительные глубины при прогрессирующем опреснении водоема. Сложившиеся здесь условия были неблагоприятными для большинства групп фауны. Лучшими для их развития были условия в бортовых частях этого прогиба, откуда известны небогатые сообщества фораминифер, кораллов и брахиопод.

В позднекизеловское время за счет интенсивного привноса обломочного материала заканчивается заполнение Кизеловского прогиба терригенными и терригенно-карбонатными осадками, что приводит к установлению мелководья и стиранию граней между его бор-

товыми и депрессионной частями. В последней впервые за весь турнейский этап устанавливаются условия, весьма благоприятные для существования разнообразной морской фауны. Именно здесь в это время отличаются наибольшим богатством и разнообразием фораминиферы, кораллы и брахиоподы, представленные следующими видами: фораминиферы - *Glomospira gordialis* (Jon. et Park.), *Brunsia irregularis* (Moell.), *Glomospiranella latispiralis* Lip., *Gl. subglobosa* Malakh., *Tournayella discoidea* Dain f. *maxima* Lip., *T. gigantea* Lip., *T. moelleri* Malakh., *Carbonella spectabilis* Dain., *Lituo-tubella radaevkensis* Dain., *Haplophragmella* sp., *Planoendothyra vicina* (Schlyk. et Gan.), *Loeblichia urbana* (Malakh.), *Tournayellina beata* (Malakh.), *Chernyshinella glomiformis* (Lip.), *Plectogyra formosa* Schlyk., *Pl. subrotunda* (Malakh.), *Pl. (Spinoendothyra) costifera* (Lip.), *Pl. (Sp.) inflata* (Lip.) с вариантами, *Pl. (Sp.) recta* (Lip.), *Pl. (Sp.) spinosa* (N. Tchern.) с вариантами, *Pl. (Sp.) tenuiseptata* (Lip.), *Pl. (Latiendothyra) antiqua* (Raus.), *Pl. (Lat.) kosvensis* (Lip.), *Pl. (Lat.) latispiralis* (Lip.) с вариантами, *Pl. (Lat.) rjausakensis* (N. Tshern.), *Pl. (Lat.) tuberculata* (Lip.), *Dainella chomatica* (Dain.), *D. elegantula* Brazhn., *Palaeospiroplectamina parva* (N. Tchern.) и многие другие; кораллы - *Syringopora conferta* Keys., *S. gracilis* (Keys.), *Tetraporinus singularis* (Sow.), *Caninophyllum patulum* (Mich.), *Uralinia multiplex* (Ludw.), *Kayserlingophyllum obliquum* (Keys.), *Suchnoelasma coniseptum* (Keys.), *Diphyphyllum simplex* Degt. (msc.), *Tabulophyllum caninoides* Cor. и другие; брахиоподы - *Megachonetes zimmermanni* (Paeck.), *Plicochonetes praecomoides* (Nal.), *Daviesiella comoides* (Sow.), *Plicatifera humerosa* (Sow.), *Pl. hyperborea* (Nal.), *Pustula pyxidiformis* (Kon.), *Setigerites lichwini* (Liss.), *Podtcheremia ivanovi* (Nal.), *Palaeochoristites cinctus* (Keys.), *Fusella tornacensis* (Kon.) и другие, причем только здесь встречаются в значительном количестве представители групп *Plicatifera humerosa* (Kon.) и *Pl. christiani* (Kon.). В этой же зоне установлен богатый комплекс позднекизловских остракод (Степанайтыс, 1969), среди которых преобладают представители родов *Paraparchites*, *Microcheilinella*, *Bairdia* и присутствуют отдельные виды родов *Amphissites*, *Editia*, *Cavellina*, *Cribroncha*, *Healdianella*, *Bairdiacypris* и др. В терригенных отложениях встречены богатые спорово-пыльцевые спектры, представленные большим количеством видов подгрупп *Euryzonotriletes* Naum., *Simozonotriletes* Naum., *Archaeozonotrile-*

tes Naum., Trilobozonotriletes Naum., развитых в ранне- и средневизейское время (Бурылова, 1969). Специфику комплексу придают споры с нежной оторочкой *Hymenozonotriletes aurantifolius* Naum., *H. genuinus* Jusch., *H. actinomorphus* Byvsch., *H. tripartitus* Byvsch., *H. microspinosus* Jusch., *H. cultus* Byvsch. и мелкие шиповатые, бугорчатые споры подгруппы *Archaeozonotriletes*, *Lophotriletes* Naum., *Acanthotriletes* Naum. и др. Этот комплекс развит в пределах Кизеловского прогиба и Кыновско-Чусовского поднятия, отражая относительно одинаковые палеогеографические условия, установившиеся в конце кизеловского времени.

В области Кыновско-Чусовского поднятия в позднекизеловское время морской режим также сменяется прибрежно-морским. Видовое разнообразие фораминифер, кораллов и брахиопод здесь невелико. Еще более скудными являются их сообщества в бортовых частях Кизеловского прогиба. Остракоды Кыновско-Чусовского поднятия, известные по разрезу „Красный“, представлены *Paraparchites armstrongianus* (J. et K.), *P. okeni* (Münst.), *P. aff. porrectus* Zan., *Microcheilinella posneri* Tsch., *M. angusta* Tsch., *M. subcorbuloides* J. et K., *Bairdia hisingeriformis* Posn., *B. glaba* Schn., *B. aff. confragosa* Salm. et Sm., *B. nata* Tsch., *B. galeiformis* Zan. и др. Здесь также обращает на себя внимание преимущественное развитие видов родов *Paraparchites*, *Microcheilinella* и особенно *Bairdia*. Спорово-пыльцевые спектры с территории поднятия так же, как и в Кизеловском прогибе, качественно разнообразны, но представлены меньшим количеством крупных экземпляров.

Нормально-морские мелководные условия в позднекизеловское время продолжали сохраняться лишь в Уткинско-Серебрянском прогибе и на Дружининском выступе. Терригенный материал сюда не доносился. Фаунистические сообщества небогаты. Однако своеобразием брахиопод Дружининского выступа является обилие *Palaeochoristites cinctus* (Keys.), существующего здесь на протяжении всего кизеловского времени, и отсутствие типичных представителей кизеловских брахиопод, в том числе и *Plicatifera hyperborea* (Nal.), не пользующегося широким распространением и в Уткинско-Серебрянском прогибе. Остракоды в этих двух структурно-фациальных зонах присутствуют в большом количестве, но определенных остатков их пока не найдено. Споры отсутствуют либо встречаются в весьма небольшом количестве, в основном мелкие формы или разрушенные крупные экземпляры, что, скорее всего, можно объяснить удаленностью места захоронения от береговой линии.

Радаевское и бобриковское время ознаменовалось установлением в Кизеловском прогибе и на сопряженных с ним поднятиях и сводах прибрежно-континентального и континентального режима (Пахомов, Щербаков, 1964). Максимального развития континентальный режим достиг в бобриковское время. Морские и прибрежно-морские условия сохранились лишь в Уткинско-Серебрянском прогибе и на Дружининском выступе Башкирского свода. Вследствие этого в Кизеловском прогибе и на Кыновско-Чусовском поднятии радаевские и бобриковские отложения содержат почти исключительно споры. На фоне богатого позднекизеловского комплекса ведущей подгруппой радаевского времени является *Trematozonotriletes* Naum. Впервые появились *Trematozonotriletes punctatus* Naum., *T. commutatus* (Waltz) Naum., *T. intermedius* (Waltz) Naum., *Euryzonotriletes variabilis* Naum., *E. lasius* Naum., *E. duplicatus* Naum. и др. В бобриковское время подгруппа *Trematozonotriletes* достигает расцвета. Представители подгрупп *Euryzonotriletes* Naum., *Stenozonotriletes* Naum., *Hymenozonotriletes* Naum., *Trilobozonotriletes* Naum. и другие в различных количествах постоянно присутствуют в бобриковских спектрах, но доминирующими являются *Trematozonotriletes variabilis* (Waltz) Naum. В Кизеловском прогибе отмечаются повышенное содержание мелких спор *Hymenozonotriletes pusillus* (Ibr.) Naum., характерных для тульского времени. Для Кыновско-Чусовского поднятия наблюдается некоторое сокращение количества крупных спор подгруппы *Euryzonotriletes* Naum. и *Hymenozonotriletes* Naum. В пределах Уткинско-Серебрянского прогиба и Дружининского выступа, как и в кизеловское время, встречаются мелкие единичные формы плохой сохранности.

Физико-географические условия в Уткинско-Серебрянском прогибе и на Дружининском выступе были более благоприятными для развития фораминифер, остракод и в меньшей степени кораллов и брахиопод. Наибольшего разнообразия в радаевское время фораминиферы достигают в Уткинско-Серебрянском прогибе, откуда определены (Гарань и др., 1966) представители родов *Lituotubella*, *Naplophragmella*, *Loeblichia*, *Plectogyra*, *Globoendothyra*, *Endothyranopsis*, *Dainella*, *Pseudoendothyra*, *Mediocris*, *Eostaffella*, *Planoarchaediscus* и др.

Одновозрастные фораминиферы Дружининского выступа были изучены З.Г. Поповой (1963) и М.В. Постоялко (Гарань и др., 1966). Они представлены в основном теми же видами, что и в комплексе Уткинско-Серебрянского прогиба. Некоторое своеобразие придают Дружининскому сообществу турнейеллы, латизендотиры и спиноэндотиры, а также большое разнообразие плектогир, зоштаффелл и однокамерных фораминифер. Эти особенности сообщества фораминифер сохраняются и в бобриковское время.

Бобриковские кораллы известны только из района Дружининского выступа и отнесены Д.Д. Дегтяревым к четырем видам: *Eolithostrotionella utkae* Degt. (msc.), *Thysanophyllum druzhininae* Degt. (msc.), *Th.* cf. *minus* Thomas, *Th. vermiphormis* Degt. (msc.).

Радаевско-бобриковский комплекс брахиопод беден и содержит (по определениям И.М. Гарань) такие формы, как *Megachonetes zimmermanni* (Paeck.), *Echinoconchus* cf. *punctatus* (Mart.), *E.* cf. *subelegans* (Thom.), *Fluctuaria undata* (Defr.), *Camarotoechia multirugata* (Kon.). Среди радаевско-бобриковских остракод большинство относится к родам *Paraparchites*, *Glyptopleura*, *Healdia*, *Schobicula*, *Bairdia*. Наиболее многочисленны радаевские остракоды на Дружининском выступе, откуда определены *Paraparchites porrectus* Zan., *Paraschmidtella* (?) *pistrakae* Tschig., *Glyptopleura posneri* Tschig., *G.* *mesocostata* Step., *Healdia mosquini* Tschig., *H.* *subcuneola* Posn., *Microcheilinella subcorbuloides* J. et K., *Scrobicula scrobiculata* (J.K. et B.), *Bairdia alta* G. et K. var. *curvirostris* Posn., *B.* *pulchra* Sam. et Sm., *B.* *sculpta* Tschig., *B.* *zaninae* Posn., *Fabalicypriis jokosa* (Tschig.) и др. Значительно менее разнообразны разновозрастные остракоды Уткинско-Серебрянского прогиба.

Бобриковские остракоды, известные только с Дружининского выступа, довольно многочисленны, среди них характерны *Paraparchites armstrongianus* (J. et K.), *P.* *inornatus* (M'Coy), *P.* *porrectus* Zan., *Amphissites mosquensis* Posn., *Knoxiella angulata* (Posn.), *Glyptopleura concentrica* Posn., *G.* *expressa* Buschm., *G.* *mesocostata* Step., *Healdia* (?) *archedensis* Tschig., *H.* (?) *mosquini* Tschig., *Healdianella subcuneola* Posn., *Microcheilinella subcorbuloides* J. et K., *Scrobicula asymmetrica* Kotsch., *Bairdia hisingeri* (Münst.), *B.* *hisingeriformis* Posn., *B.* *curta* (M'Coy) var. *gabaeus* Posn., *B.* *nicomlensis* Posn. var. *munda* Tschig., *B.* *sculpta* Tschig., *B.* *subampla* Posn., *B.* *zaninae* Posn. и др. Бобриковские остракоды отличаются от радаевских увеличением числа видов почти всех родов и особенно ярко выраженным видообразованием скульптурированных форм *Anphissites*, *Glyptopleura*, *Scrobicula* и видов *Bairdia*.

Тульское и окское время характеризуется обилием фораминифер, главным образом эндотирид и фузулинид, в меньшей степени — аммодисцид, и быстрым развитием архедисцид. Комплекс фораминифер мало изменяется на протяжении этого времени. Более значительные изменения отмечены среди брахиопод, особенно среди гигантопродуктосов. Остракоды и спорово-пыльцевые спектры уста-

новлены только для тульского времени. В составе первых отмечаются представители родов *Amphissites*, *Glyptopleura*, *Bairdia* и *Fabalicyparis*; вторые характеризуются резким преобладанием мелких спор: *Hymenozonotriletes pusillus* (Ibr.) Naum. (в массовом количестве), многочисленных *Trematozonotriletes bialatus* (Waltz.), *T. dentatus* и спор без оторочки при небольшом количестве крупных, с плотной оторочкой, форм и пыльцы *Perisaccus primigenius* Naum., *Brachytriletes patulum* Isch., *Tetraporina* Naum.

В начале тульского времени на Кыновско-Чусовском поднятии и в Кизеловском прогибе еще господствовали прибрежно-морские условия. Отложения этого возраста здесь охарактеризованы почти исключительно отмеченными выше спорами, присутствующими в большом количестве. Отложения Уткинско-Серебрянского прогиба и Дружининского выступа содержат опять же мелкие единичные споры плохой сохранности. К концу тульского времени море, занимавшее в начале его только Уткинско-Серебрянский прогиб и Дружининский выступ, распространилось на всю рассматриваемую территорию, и окское время характеризуется повсеместным господством мелководного морского бассейна с нормальным солевым и газовым режимом (Щербаков, Подстанищкая и др., 1966). Последний, возможно, нарушался временами в пределах Кизеловского прогиба, что способствовало формированию здесь пачки тонкослоистых битуминозных известняков, охарактеризованных специфической фауной веневского возраста. В конце тульского и в окское время наибольшее разнообразие фораминифер, кораллов и брахиопод отмечено для Кыновско-Чусовского поднятия. Фораминиферы здесь представлены видами *Forschia michailovi* Dain, *Litotubella glomospiroides* Raus., *L. magna* Raus., *Plectogyra prisca* (Raus. et Reitl.), *Pl. similis* (Raus. et Reitl.), *Pl. omphalota* (Raus. et Reitl.), *Globoendothyrā globulus* (Eichw.), *Gl. numerabilis* (Viss.), *Endothyranopsis crassus* (Brady), *End. compressus* (Raus. et Reitl.), *Bradyina rotula* Eichw., *Eostaffella ikensis* Viss., *E. mosquensis* Viss., *E. proikensis* Raus., *Pseudoendothyrā struvei* Moell., *Ps. spectata* Durk., *Mediocris mediocris* Viss., *Archaeodiscus karreri* Brady, *Ar. krestovnikovi* Raus., *Ar. moelleri* Raus., *Asteroarchaeodiscus rugosus* (Raus.) и др. Различия в комплексах фораминифер отдельных горизонтов незначительны и заключаются в размерах и количестве форм. Так, для тульского времени характерны мелкие особи, для алексинского более крупные, для михайловского — еще более крупные; веневский комплекс является обедненным.

Наблюдается четкая закономерность в миграции основных групп фораминифер с юга на север. Плектогиры, турнейеллы, глобоэндотиры, архедисциды в тульское время наиболее многочисленны и раз-

нообразны на юге, в Уткинско-Серебрянском прогибе, затем мигрируют на север и в михайловское время становятся обильными на Кыновско-Чусовском поднятии, а в конце окского времени - в Кизеловском прогибе. Фузулиниды (эштафеллы, псевдоэндоцитры, медуокрисы) в тульское время были распространены равномерно по всей площади, а во второй половине окского времени они наиболее многочисленны на Кыновско-Чусовском поднятии.

Кораллы Кыновско-Чусовского поднятия представлены видами *Syringopora distans* Fisch., *Palaeosmia murchisoni* E. et H., *P. murchisoni stutchburyi* E. et H., *Dibunophyllum bipartitum craigianum* (Thoms.), *Lithostrotion* cf. *caespitosum* (Mart.), *L. portlocki* E. et H., *L. proliferum* Thoms. et Nick., *L. rossicum* Stuck., *Diphyphyllum latetabulatum* Volk., *D. simplex* Thoms., *Lonsdaleia floriformis* (Mart.), *L. percrassa* Dobr. и др. В других структурно-фациальных зонах их комплексы близки, но в Кизеловском прогибе присутствуют виды рода *Palaeosmia*, а в Уткинско-Серебрянском прогибе - сирингопоры.

Из брахиопод на Кыновско-Чусовском поднятии встречены *Megachonetes zimmermanni* (Paeck.), *Echinoconchus elegans* (M'Coy), *E. punctatus* (Mart.), *Daviesiella comoides* (Sow.), *Gigantoproductus mirus* (Frecks.), *G. crassus* (Mart.), *G. giganteus* (Mart.), *G. striatosulcatus* (Schw.), *Striatifera striata* (Fisch.), *Semiplanus semiplanus* (Schw.), *Martinia glabra* (Mart.), *Daviesiella* sp., *Athyris adpressiora* Ein., *Ath. variabilis* (Moell.) и др. На остальной площади брахиоподы представлены в основном этими же видами, хотя в южной части бассейна, по нашим данным, отсутствовали *Daviesiella* и *Davidsonina*, но заметно разнообразнее были представители родов *Linoproductus* и *Canocrinella*.

Остракоды в тульских отложениях обнаружены пока только на Дружининском выступе: *Aphissites batalinae* Posn., *A. ex gr. genea* Roth, *Glyptopleura* sp., *Bairdia angulata* Posn., *B. legumen* J. et K., *Fabalicypriis* sp.

Серпуховское время по-прежнему характеризуется господством визейских фораминифер (*Plectogyra*, *Endothyranopsis*, *Globoendothyra*, *Eostaffella ikensis* Viss., *Pseudoendothyra struvei* (Moell.), *Archaeodiscus moelleri* Raus., но появляются и новые виды, развивающиеся позднее (*Pseudoendothyra parasphaerica* Reitl., *Eostaffella protvae* Raus., *E. postmosquensis* Kir. и др.). Коралловые комплексы имеют много общего с более молодыми, протвинскими, и являются типично визейскими (роды *Lithostrotion*, *Lonsdaleia*, *Palaeosmia* и др.). Из брахиопод обычны *Gigantoproductus latissimus* (Sow.), широко распространены *Striatifera striata*

(Fisch.), заметную роль играют спирифериды и представители родов *Antiquatonia* и *Marginifera*. Остракоды не обнаружены.

В серпуховское время на западном склоне Среднего Урала отмечается прогрессирующее обмеление морского бассейна за счет превышения величины осадконакопления над прогибанием. Оно затронуло главным образом территорию Кизеловского прогиба и сопряженных с ним поднятий и сводов. Наблюдается дальнейшая миграция на север основных групп фораминифер.

Наиболее богатые и разнообразные фаунистические сообщества отмечены для территории Кизеловского прогиба. Здесь определены фораминиферы: *Plectogyra prisca* (Raus. et Reitl.), *Pl. similis* (Raus. et Reitl.), *Globoendothyra globulus* Eichw., *Endothyranopsis sphaericus* (Raus.), *Bradyina cribristomata* (Raus. et Reitl.), *Pseudoendothyra struvei* (Moell.), *Ps. proninqua* Viss., *Ps. parasphaerica* Reitl., *Eostaffella ex gr. protvae* Raus., *E. prisca* Raus., *E. proikonsis* Raus., *Mediocris mediocris* Viss., *Archaeodiscus convexus* Grozd. et Leb., *Ar. donetzianus* Sosn., *Ar. krestovnikovi* Raus., *Ar. moelleri* Raus., *Asteroarchaeodiscus baschiricus* (Krest. et Theod.), *Neoarchaeodiscus timanicus* (Reitl.), *Howchinia gibba* (Moell.) и другие кораллы: *Dibunophyllum bipartitum* (M. Coy), *Aulophyllum fungites* (Flem.), *Gangamophyllum boreale* Gors., *Diphyphyllum latisepatum* M'Coy, *Paralithostrotion talkaense* Rakshin; брахиоподы, комплекс которых близок к таковым других структурно-фациальных зон: *Schizophoria resupinata* (Mart.), *Paekelmannia polita* (M'Coy), *Echinoconchus elegans* (M'Coy), *E. punctatus* (Mart.), *Gigantoproductus latisimus* (Sow.), *G. krasnopolskii* (Ein.), *Striatifera striata* (Eisch.), *Productus productus* (Mart.), *Marginifera cf. lobata* (Sow.), *M. praecursor* (M.-W.), *Antiquatonia insculpta* (M.-W.), *Ant. khimenkovi* (Jan.), *Spirifer botscharovensis* Semich., *Sp. pseudotrigonalis* Semich., *Martinia glabra* (Mart.), *Athyris adpressiora* (Ein.) и др.

Распределение фораминифер и кораллов по структурно-фациальным зонам показывает, что на Кыновско-Чусовском поднятии фораминиферовый комплекс беден, а среди кораллов, как и в окское время, много видов *Palaeosmilia*. В южной части морского бассейна западного склона Среднего Урала почти неизвестны эндотиранопсисы и глобоэндотиры; среди кораллов много литостротионов и очень редки *Palaeosmilia*.

С наступлением намюрского века на западном склоне Средне-го Урала усиливается дифференциация тектонических движений в прогибах и на поднятиях. Вновь становится заметной разница в физико-географических условиях и характере осадконакопления в разных структурно-фациальных зонах. Обмеление морского бассейна достигло в намюрский век максимума. Наибольшим оно было на Кыновско-Чусовском поднятии и несколько меньшим - в Кизеловском прогибе. Для конца намюрского века на этих площадях отмечается перерыв в осадконакоплении. Только на юге морской бассейн существовал непрерывно и не был подвержен существенному обмелению. Естественно, что наиболее богатые в видовом отношении фаунистические сообщества обнаружены именно здесь. Так, протвинский комплекс образуют фораминиферы: *Plectogyra bradyi* Mikh., *Endothyranopsis sphaericus* (Brady), *Mediocris mediocris* (Vils.), *Eostaffella protvae* Raus., *E. paraprotvae* Raus., *E. prisca* Raus., *Pseudoendothyra parasphaerica* Reitl., *Palaeotextularia longiceptata* Lip., *Archaeodiscus convexus* Grozd. et Leb., *Asteroarchaeodiscus baschkiricus* (Krest. et Theod.) и др.; кораллы: *Palaeosmilia murchisoni* E. et H., *P. murchisoni stut-chburyi* E. et H., *Lithostrotion volkovae* Dobr., *Lytho-phyllum dobroljubovae* Vass., *Paralithostrotion talkaense* Rakshia, *Curwenia* aff. *rugosa* (M'Cooy); брахиоподы: *Gigantoproductus* cf. *edelburgensis* (Phill.), *G. latissimus* (Sow.), *Striatifera angusta* (Jan.), *Str. magna* (Jan.), *Str. striata* (Fisch.), *Productus concinnus* Kon., *Athyris davidsoni* Ein. (in coll.), *Ath. adepres-siora* (Ein.) и др. Для южной части площади характерны фузули-ниды, *Striatifera magna* (Jan.) и *Str. angusta* (Jan.), и мигрировавшие с севера *Palaeosmilia*. На севере фаунистические ассоциации менее богаты и отличаются от южных обилием глобоз-нотир и эндотиранопсисов.

Краснополянские комплексы фауны известны только из Уткинско-Серебрянского прогиба. Из фораминифер здесь преобладают зоштаффеллы, представленные как визейскими видами, так и типично среднекаменноугольными. Среди псевдоэндоотир снижается число визейских видов и тоже появляются молодые элементы. В числе фораминифер, характеризующих краснополянский горизонт, следует отметить *Eostaffella postmosquensis* Kir. с вариантами, *E. pseudostruvei* Raus. et Bel. с вариантами, *E. parva*, *E. protvae* Raus., *Archaeodiscus convexus* Grozd. et Leb., *Asteroarchaeodiscus baschkiricus* (Krest. et Theod.), *Neoarchaeodiscus gregorii* Dain, *N. postrugosus* (Reitl.) и др.

Кораллы изучены недостаточно. Комплекс брахиопод обеднен и резко отличен от протвинского. В нем отсутствуют стриаиферы и гигантопродуктусы, относительно много линопродуктусов и появляются первые хориститы – *Choristites pseudobisulcatus* (Rot.) – и среднекаменноугольные *Paeckellmannia bugulminica* Jul. Таким образом, краснополянский комплекс брахиопод является в значительной мере среднекаменноугольным.

Л и т е р а т у р а

- Б у р ы л о в а Р.В. Этапность в развитии раннекаменноугольной растительности по спорово-пыльцевым комплексам. – В кн.: Геология и полезные ископаемые Западного Урала. Пермь, 1969.
- Г а р а н ь И.М., П о п о в а З.Г., П о с т о я л к о М.В. О карбонатных аналогах угленосной толщи в южной части бассейна р. Чусовой на Среднем Урале. – В кн.: Вопросы палеогеографии карбона, 1966 (Научн. тр. Пермск. политехн. инст., сб. 23).
- П а х о м о в И.В., Щ е р б а к о в О.А. Палеогеография ранневизейского времени на западном склоне Среднего Урала и в Пермском Прикамье. – Научн. тр. Пермского политехн. инст., 1964, сб. 12, вып. 2 (геол. науки).
- П о п о в а З.Г. Некоторые новые данные о нижнем карбоне Магнитогорского синклиория. – Докл. АН СССР, 1963, т. 150, № 1.
- С т е п а н а й т ы с Н.Е. Новые виды ископаемых остракод из турнейских и визейских отложений западного склона Среднего Урала. – В кн.: Геология и полезные ископаемые Западного Урала. Пермь, 1969.
- Щ е р б а к о в О.А. Кыновско-Чусовское поднятие и его развитие в каменноугольный период. – Научн. труды Пермского политехн. инст., сб. 12, вып. 1 (геол. науки), 1962.
- Щ е р б а к о в О.А. Палеотектоника и палеогеография территории западного склона Среднего Урала и Пермского Прикамья в турнейский век. – В кн.: Вопросы палеогеографии карбона, 1966.
- Щ е р б а к о в О.А. Основные особенности осадконакопления и распространения фауны в турнейский век на западном склоне Среднего Урала. Автореферат диссертации на соискание уч. степени канд. геол.-минер. наук. Пермь, 1970.
- Щ е р б а к о в О.А., П а х о м о в И.В., Ш а р о н о в Л.В., Ю н у с о в М.А. и др. Палеотектоника и фации позднего девона и раннего карбона западного склона Среднего и Южного Урала и Приуралья. – „Литология и полезные ископаемые“, 1966, № 2.

Ш е р б а к о в О.А., П о д с т а н и ц к а я Э.В., П и р о ж к о в а З.А. О расчленении и условиях образования верхневизейских и намюрских отложений на западном склоне Среднего Урала. — В кн.: Вопросы палеогеографии карбона. Пермь, 1966 (Научн. тр. Пермск. политехн. инст., сб. 23).

Ш е р б а к о в О.А., Ш е с т а к о в а М.Ф., Ш е р б а к о в а М.В., Б у р ы л о в а Р.В., С т е п а н а й - т ы с Н.Е. Этапность в развитии флоры и фауны как основа биостратиграфического расчленения нижнекаменноугольных отложений западного склона Среднего Урала. — В кн.: Исследования по горному делу. Пермь, 1968.

И.М. Маловецкая, Н.И. Новожилов,
Г.Н. Садовников

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФЛОРЫ И ПРЕСНОВОДНОЙ ФАУНЫ ТУНГУССКОГО БАССЕЙНА В ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ И РАННЕМ ТРИАСЕ

Можно выделить четыре крупных этапа в развитии органического мира Тунгусского бассейна (по материалам центральной его части¹) в поздней перми и триасе. Первый этап охватывает пеляткинское время, второй — дегалинское, третий — корвунчанское, четвертый — позднебугариктинское, нидымское и кочечумское время.

П е р в ы й э т а п (пеляткинский) характеризуется во флоре резким преобладанием кордаитовых, а среди них *Rufloria*, отсутствием сульцивных кордаитов и весьма небольшой ролью *Rapillophyllites* (Мейен, 1966, 1967²). Известную роль играют членистостебельные, представленные главным образом узколистными *Phyllothesa* и *Koretrophyllites*. Встречаются папоротники родов *Todites* и *Prynadaeopteris*, но роль их крайне мала. Спорово-пыльцевые комплексы, по Е.К. Обоничкой, содержат споры *Leiotriletes*, *Trachitriletes*, *Acanthotriletes*. Среди пыльцы преобладают *Cordaitina*, присутствуют *Ginkgocycado-*

¹ Под центральной частью Тунгусского бассейна понимается часть бассейна р. Нижней Тунгуски, входящая в Эвенкийский национальный округ Красноярского края.

² Здесь и ниже приводятся данные С.В. Мейена, занимавшегося специальным изучением кордаитов.

phythus. Фауна пелелипод состоит исключительно из *Palaeandonta* и *Abiella*.

Второй этап (дегалинский) характеризуется флорой со столь же резким преобладанием кордаитовых, присутствием тех же групп членистостебельных и папоротников. Но среди кордаитовых резко уменьшается роль *Rufloria*, появляются сульцивные кордаиты, резко возрастает значение *Papillophyllites*. Характерно появление *Yavorskia*. Спорово-пыльцевые комплексы, по Е.К. Обоничкой, характеризуются большим видовым разнообразием спор, резким сокращением роли и разнообразия *Cordaitina*, появлением хвойных и кейтониевых (?). Пелелиподы представлены в основном родами *Microdontella*, *Anthraconauta*, *Abiella*. Бедная фауна остракод состоит (по определениям Е.М. Мишиной) из *Darwinula*, *Suchonella*, *Tomiella*. Фауна конхострак также весьма бедная: это немногочисленные представители *Bairdestheriidae*.

В пределах дегалинского этапа можно выделить три подэтапа. Для первого (раннедегалинского) характерно присутствие среди кордаитовых последних представителей *Rufloria* и широкое развитие *Papillophyllites*. Роль папоротников невелика. Среди пелелипод преобладают *Microdontella*. Второй подэтап, охватывающий начало позднедегалинского времени, характеризуется исчезновением *Rufloria* и резким сокращением роли *Papillophyllites*, так что кордаитовые здесь представлены почти исключительно сульцивными формами. Папоротники по-прежнему играют небольшую роль. Фауна пелелипод состоит преимущественно из *Anthraconauta*. Третий подэтап обнимает конец позднедегалинского времени. Его флора характеризуется возрастанием роли папоротников и некоторым изменением состава кордаитовых. Пелелиподы редки и представлены родами *Microdontella* и *Abiella*.

Третий этап, корвунчанский, характеризуется отсутствием кордаитовых, значительной ролью членистостебельных, птеридоспермид (*Linguifolium*, *Madygenia*) и хвойных, присутствием тапиоптероидных форм, но главное — резким преобладанием папоротников. Среди последних основная роль принадлежит осмундовым (*Todites*, *Acrostichides*), сфеноптероидным и лекоптероидным папоротникам неясного систематического положения (*Lobatopteris*). Палинологическими данными (Е.К. Обоничкая) подтверждается преобладание в это время осмундовых и хвойных. Кроме того, в спорово-пыльцевых комплексах появляются *Nevesisporites*, *Eleganopteris* и *Gnetaceapollenites*. Пелелиподы относятся к иным, чем в первом этапе, видам *Palaeandonta*. Остракоды часто многочисленны и представлены видами родов *Darwinula* и *Suchonella*. Фауна конхострак весьма разнообразна, ее характеристика приведена ниже.

В корвунчанском этапе можно наметить три подэтапа.

Первый отвечает тутончанскому времени. Фауна пелеципод и остракод (характеризуется присутствием своеобразных видов) известна лишь для самого начала подэтапа; не исключено, что этот комплекс фауны имеет связь с дегалинским. Флора характеризуется резким доминированием папоротников, незначительной ролью птеридосперид и хвойных. Среди членистостебельных преобладают *Neokoretrophyllites*. Конхостраки представлены немногими родами и видами *Bairdestheriidae*, *Lioestheriidae*, *Cyclestheriidae*, известными и в более молодых отложениях.

Второй подэтап – учамское, начало раннебугариктинского времени – по флоре, состоящей в основном из мелкоперышковых кладофлебидных папоротников широкого вертикального распространения, отличается лишь отсутствием многих характерных форм. Конхостраки чрезвычайно богаты и разнообразны, наряду с видами, существовавшими ранее, появляется много новых видов и родов, в том числе представители *Limnadiidae* и *Leaiidae*.

Третий подэтап – конец раннебугариктинского времени – характеризуется во флоре сокращением папоротников, в частности мелкоперышковых, при одновременном появлении крупноперышковых густонервных пекоптерид и увеличением роли птеридоспермид (в том числе появлением *Madygenia*), тэниоптероидных форм и хвойных. Комплекс конхострак близок к комплексу предыдущего подэтапа, но несколько более бедный и характеризуется увеличением роли *Bairdestheriidae* за счет *Limnadiidae* и *Leaiidae*.

Ч е т в е р т ы й э т а п (позднебугариктинское, нидымское и кочечумское время) характеризуется во флоре сокращением роли птеридоспермид и тэниоптероидных форм, но доминированием хвойных и папоротников. Среди последних значительно резкое сокращение роли осмундовых, появление и значительное распространение глейхениевых и, что особенно важно, матониевых. Спорово-пыльцевые комплексы, по мнению Е.Н. Обионцкой, близки к мезофитным комплексам третьего этапа, отличаясь увеличением роли стриатной пыльцы, и для них характерны *Leiotriletes adantoides* Pot. et Kr., *Ventosella leioptera* Mal., *Lycospora* sp., *Naumovasporea* sp. и др. (Ярошенко, 1967). Пелециподы представлены в основном родом *Palaeonodonta*, своеобразными *Anthraconaia*, отчасти *Microdontella*. Остракодовая фауна (по Е.М. Мишиной) характеризуется почти полным исчезновением *Suchonella*, сменой видового состава *Darwinula* и, главное, появлением представителей рода *Gerdalia*, часто в значительных количествах. Среди конхострак наряду с видами, свойственными корвунчанскому этапу, появляются *Lioestheria*, *Cyclo-tunguzites*, *Ragozinia*, *Bipemphigus*, почти полностью исчезают *Bairdestheriidae*.

В четвертом этапе может быть намечено два подэтапа. Первый, соответствующий позднебугариктинскому и началу нидымского времени, характеризуется существенной ролью папоротников, в большинстве случаев мелкоперышковых. Второму подэтапу (конец нидымского времени и кочечумское время) свойственно увеличение роли хвойных, которые почти всегда преобладают, а среди папоротников — крупноперышковых густонервных кладофлебоидных форм.

Из вышеизложенного следует, что пока не все выделенные этапы и подэтапы охарактеризованы достаточно полно, большинство встреченных видов существовало в течение нескольких подэтапов, но, несмотря на это, учет количественных соотношений и данных по нескольким группам организмов позволяет в большинстве случаев уже сейчас уверенно распознавать принадлежность того или иного комплекса к выделенным этапам и подэтапам и использовать фауну пресноводных беспозвоночных и флору для создания детальной региональной биостратиграфической шкалы. Толщи, охарактеризованные соответствующей подэтапам фауной и флорой, могут быть выделены как биостратиграфические горизонты или слои. Пеляткинский этап давно и уверенно фиксируется на всей территории синеклизы и (решением Межведомственного совещания 1964 г.) отвечающие ему отложения было решено выделять в пеляткинский горизонт, установленный по пеляткинской свите. В Кузбассе пеляткинскому горизонту соответствуют казанково-маркинский и ускатский горизонты (Бенедиктова, Халфин, 1967). Дегалинский этап в целом также хорошо распознается на всей территории Тунгусской синеклизы и сопоставляется с ерунаковским временем, хотя выделение двух его подэтапов возможно не всегда и требует очень богатых сборов флористических остатков или применения новой методики изучения кордаитовых, еще не всеми палеоботаниками используемой. Однако четкость флористических характеристик и отчетливое соответствие первого подэтапа ленинскому, а второго и третьего — грамотинскому и тайлуганскому времени позволяет выделить два горизонта: усть-дегалинский (стратотип тот же, что и для дегалинской свиты) и гагареостровский (взамен не соответствующего правилам стратиграфической номенклатуры названия гагарийский (Садовников, 1967), в последнем выделяются слои, соответствующие второму и третьему подэтапам.

Биостратиграфические сопоставления вулканогенных отложений чрезвычайно затруднены из-за малого количества палеонтологических публикаций и отсутствия в опубликованных работах количественных характеристик фаунистических и флористических комплексов. Тем не менее некоторые сопоставления дать можно. Комплекс пелеципод, характерный для начала корвунчанского этапа, отмечен в хаканчанской свите на оз. Хантайском и р. Имангде (Сухов и др., 1966; Владимирович и др., 1967). В списках видов наряду с другими приводятся виды *Microdontella*, более характерные для

дегалинского этапа. Если эти формы встречаются отдельно от *Raiaeanodonta* и в массовых количествах, то, вероятно, к хақанчанской свите отнесены разновозрастные породы, время формирования которых соответствует дегалинскому (частично или полностью) и началу корвунчанского этапа. Пространственная выдержанность отложений с фаунистическим комплексом начала корвунчанского этапа дает основание выделить их в самостоятельное биостратиграфическое подразделение – бильчанские слои (по р. Бильчаны, левому притоку р. Тутончаны). Фаунистический комплекс, соответствующий первому (тутончанскому) подэтапу корвунчанского этапа за пределами центральной части Тунгусского бассейна, пока достоверно неизвестен. Поэтому соответствующие отложения следует называть тутончанскими слоями. Отложения с фауной и флорой второго и третьего подэтапов корвунчанского этапа распространены широко, но пока достоверно установлены лишь в пределах центральной части Тунгусского бассейна. Их предлагается выделить как экинские слои, названные по одноименному литостратиграфическому подразделению, установленному В.П. Белозеровым (устное сообщение). Название происходит от скал Экса на правом берегу Нижней Тунгуски между устьями рек Ямбухан и Виви, где собрана большая коллекция ископаемых остатков растений. Флористический комплекс верхней части экинских слоев (третий подэтап) характеризует нижнюю часть двурогинской свиты северо-запада Тунгусского бассейна, хотя во флористическом комплексе последней указаны уже формы (*Asterotheca* sp.), которые могут быть аналогичны глейхениевым и матониевым, характерным для флоры четвертого этапа. Что касается флористического комплекса с р. Горбиачин, который одни исследователи (Владимирович и др., 1967) связывают с хақанчанской, а другие (Сухов и др., 1966) – с надеждинской свитой, то он, бесспорно, относится к корвунчанскому этапу, но не содержит форм, которые позволили бы однозначно сопоставить вмещающие отложения с какими-нибудь из выделенных слоев.

Говоря о сопоставлении с Кузбассом, следует отметить, что большая часть общих видов растений пользуется в Тунгусском бассейне широким вертикальным распространением (третий и отчасти четвертый этапы). Характерный флористический комплекс тараканихинских слоев Кузбасса в Тунгусской синеклизе пока достоверно не установлен. Но пеллециподы, известные из этих отложений, свойственны концу третьего и четвертого этапов, а конхостраки – только четвертому. Таким образом, присутствие в Кузбассе отложений, соответствующих по времени образования корвунчанскому этапу, нельзя считать доказанным. Однако весьма широкое площадное распространение в пределах Тунгусского бассейна позволяет выделить их в самостоятельный корвунчанский горизонт, включающий тутончанские, экинские и, вероятно, бильчанские слои.

Отложения, соответствующие четвертому этапу, присутствуют как на северо-западе Тунгусского бассейна (хоннамакитская и другие свиты), так и в Кузбассе (кедровские и рябокамешковские, возможно тараканихинские и барсучьи слои). Поэтому они могут быть выделены в горизонт, по объему близкий к мокулаевскому горизонту (Сухов и др., 1966), для которого может быть принято это название. Однако в мокулаевский горизонт следует включать не всю бугариктинскую свиту, а лишь верхнюю ее часть и в соответствии с этим несколько изменить палеонтологическую характеристику. Выделить аналоги подэтапов четвертого этапа на северо-западе Тунгусской синеклизы пока не представляется возможным. Что касается сопоставления с Кузбассом, то некоторые основания для него дают остатки пельтаспермовых, которые в Кузбассе приурочены к верхам барсучьих слоев. В центральной части Тунгусского бассейна пельтаспермовые характерны для третьего подэтапа корвунчанского этапа и второго подэтапа мокулаевского этапа (середины нидымского времени). В первом случае достоверно известны только *Madygenia*, во втором — только *Lepidopteris*. Из барсучьих слоев Кузбасса указываются *Madygenia*. Однако сопоставлению их с эксинскими слоями противоречат данные по конхостракам. Изображение кузнецких *Madygenia* не публиковалось, вероятно, из-за неполной их сохранности. Но, с одной стороны, обрывки *Lepidopteris* и *Madygenia* чрезвычайно похожи, с другой стороны — не исключено, что флора мокулаевского этапа наряду с *Lepidopteris* содержала и *Madygenia*. Это дает основание для условного отнесения верхней части барсучьих слоев ко второму подэтапу мокулаевского этапа, и тогда нижнюю часть барсучьих и тараканихинские слои можно относить к первому подэтапу мокулаевского этапа, а кедровские и рябокамешковские слои — ко второму подэтапу.

Значительная условность сопоставления биостратиграфических схем вулканогенных отложений Тунгусской синеклизы с Кузбассом заставляет пока воздержаться от применения в Тунгусской синеклизе стратиграфической номенклатуры, разработанной Г.П. Радченко в Кузбассе. Однако нет оснований сомневаться в том, что массовый сбор и изучение дополнительного материала, более полная палеонтологическая характеристика всех частей разреза, дальнейшее изучение различных групп организмов с применением современной методики, вовлечение в сферу детальных исследований новых групп (в том числе относительно часто встречающихся гастропод, рыб, харофитов) позволит в недалеком будущем более твердо обосновать и значительно детализировать предложенную схему, увереннее сопоставить ее со стратиграфической схемой Кузбасса, выделить как в угленосных, так и в вулканогенных отложениях единые для Средней Сибири биостратиграфические горизонты.

Л и т е р а т у р а

- Б е н е д и к т о в а Р.Н., Х а л д ф и н Л.Л. Современное состояние стратиграфической изученности каменноугольных и пермских отложений Средней Сибири. - В кн.: Стратиграфия палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1967.
- В л а д и м и р о в и ч В.П., Л е б е д е в В.М., П о п о в Ю.Н., Р а д ч е н к о Г.П., Ш в е д о в Н.А. Стратиграфия триасовых отложений Средней Сибири. - В кн.: Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1967.
- М е й е н С.В. Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии. - Труды Геол. инст. АН СССР, 1966, вып. 150.
- М е й е н С.В. О сопоставлении разрезов верхнепалеозойских отложений Тунгусского и Кузнецкого бассейнов по кордаитам. - В кн.: Стратиграфия палеозоя Средней Сибири. Новосибирск, 1967.
- С а д о в н и к о в Г.Н. Стратиграфия верхнепермских угленосных отложений бассейна р. Нижняя Тунгуска. - Изв. АН СССР, 1967, сер. геол., № 3.
- С у х о в Л.Г., Б е с п а л а я Е.А., Д о д и н Д.А. Биостратиграфия вулканогенных образований западной части Тунгусской синеклизы. - Докл. АН СССР, 1966, т. 169, № 6.
- Я р о ш е н к о О.П. Спорово-пыльцевые комплексы и возраст туфогенных отложений Тунгусского бассейна. - Изв. АН СССР, 1967, сер. геол., № 3.

УДК 56.01

Проблема признака в филогенетической систематике. Хозацкий Л.И. — В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 8–18.

Рассматриваются различные особенности животных организмов и обосновывается предложенное автором ранее определение вида как „племенной общности организмов“. Библ. — 23 назв.

УДК 56.016

Следы жизнедеятельности организмов и их классификация: Вялов О.С. — В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 18–25.

Показана необходимость систематизации следов жизнедеятельности организмов и предложена обобщающая система их классификации. Библ. — 7 назв., рис. — 5.

УДК 56.01

О колебаниях в скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой. Иванов А.Н. — В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 25–36. Используя вариационную статистику, автор приходит к выводу, что варьирование скорости онтогенеза и его пределы хотя и обусловлены филогенезом, но не являются его конкретным выражением, а лишь указывают на эволюционные пути. Библ. — 6 назв., рис. — 1.

УДК 56.01

О центрах происхождения и гетерогенности склерактиний. Краснов Е.В. — В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 36–48.

Рассматривая развитие различных групп коралловых полипов-ругоз и склерактиний, автор приходит к выводу о гетерогенности последних и показывает, что три основных ствола склерактиний произошли от различных групп ругоз. Библ. — 13 назв.

УДК 56.01

О педоморфозе как одном из возможных путей видообразования у двустворчатых моллюсков. Невеская Л.А. — В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 48–52.

Рассматривается неотения как один из типов педоморфоза, и показано ее значение в качестве одной из причин образования видов сарматских моллюсков. Библ. – 6 назв.

УДК 56.01

Внутривидовая изменчивость и межвидовые отношения некоторых сарматских кардиумов. Парамонова Н.П. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 52–61. Рассматривается группа *Cardium plicatum*, характеризующаяся широкой внутривидовой изменчивостью и повсеместным распространением в ранне- и среднесарматское время. Библ. – 18 назв.

УДК 56.01

О соотношении приспособительных форм и систематических категорий на примере некоторых двустворчатых моллюсков. Собецкий В.А. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО, Л., „Наука“, 1976, с. 61–70.

На примере мезокайнозойских пектинид автор делает вывод о самостоятельности таксономического значения различных морфологических элементов скелета для отдельных ветвей данной группы, т.е. для определенных этапов ее исторического развития, подчеркивая, что определение систематического ранга той или иной группы невозможно без сравнительно-морфологического анализа всей совокупности скелетных элементов. Библ. – 20 назв.

УДК 564.3(119)(262.5)

Изменчивость и формообразование на примере позднечетвертичных гастропод Черного моря. Ильина Л.Б. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 70–76.

В результате поэтапного изучения групповой и индивидуальной изменчивости в тесной связи с изменениями условий их обитания выявлены определенные закономерности, подтверждающиеся и при изучении раннемэотических видов. Библ. – 5 назв.

УДК 565.33(113)

К вопросу о под родах у палеозойских остракод. Горак С.В. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 77–86.

Доказывается естественность подродовых группировок и предлагается выделение их для ряда позднепалеозойских родов остракод. Библ. – 11 назв., рис. 12.

УДК 565.33:551.8(47)

Влияние фациальных условий и географической изоляции на видообразование кунгурских остракод Приуралья. Гусева Е.А. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., "Наука", 1976, с. 86-92.

Выявлена тесная зависимость внутривидовой изменчивости и видообразования изученных остракод от местных эколого-фациальных условий, направленно менявшихся на территории Приуралья в артинский и кунгурский века. Рис. - 1.

УДК 561.01

О классификации органов ископаемых растений. Красилов В.А. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., "Наука", 1976, с. 92-101.

Рассматривается правомочность терминов "естественная" и "искусственная" классификация, соотношение терминов "орган-род" и "формальный род", приводится характеристика дисперсных органов гаметофита и спорофита и обсуждается вопрос о необходимости классификации дисперсных органов. Библ. - 19 назв.

УДК 56.017(484.81)

Географическая изоляция раннемеловых флор Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа как фактор их эволюции. Буданцев Л.Ю. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., "Наука", 1976, с. 102-109.

На основании анализа неокомской и аптско-альбской флоры Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа сделан вывод о том, что длительная географическая изоляция таофлор приводит к обеднению их состава и торможению эволюции. Убыстрение темпов эволюции таофлор зависит от возможности межфлористического обмена таксонами. Библ. - 10 назв., рис. - 1.

УДК 56.07:561(116)(575)

Значение эпидермального анализа для систематики мезозойских растений Средней Азии. Гомолицкий Н.П. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., "Наука", 1976, с. 109-113. Эпидермальный анализ таких сборных родов, как *Elatocladus*, *Taxocladus*, *Pityophyllum*, приводит к сокращению их объемов. На примере изучения *Czekanowskia latifolia* показана необходимость сравнения экземпляров, равноценных по признакам. Анатомическое изучение мезозойских голосеменных вызывает необходимость пересмотра их систематического положения. Библ. - 15 назв.

УДК 561:581.331.2.332(113.6)(571.5+470)

Опыт применения биометрических данных при видовых определениях спор и пыльцы из пермских отложений Русской и Сибирской платформ. Пашкевич Н.Г. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 113-120.

Дано краткое изложение методики биометрического изучения палинологических объектов и в качестве примера описание одного вида спор и одного вида пыльцы. Библ. - 6 назв., рис. - 5.

УДК 56.01

Появление жизни и ее эволюция на Земле. Нехорошев В.П. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 122-138.

Дан обзор существующих представлений о появлении и развитии жизни на Земле и приведены некоторые палеонтологические данные, подтверждающие влияние таких факторов, как географическая разобщенность, климатическая зональность, рельеф и т.п., на процессы эволюции животных. Библ. - 18 назв.

УДК 561(47+57)

Достижения советской палеоботаники за 50 лет (1917-1967). Толмачев А.И., Ильинская И.А., Самылина В.А. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 138-149.

В статье рассматривается история развития отечественной палеоботаники за послереволюционное время.

УДК 562(47+57)

Полвека советской палеонтологии беспозвоночных. Друщиц В.В. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 149-161.

Дается краткое изложение истории развития отечественной палеонтологии (главным образом беспозвоночных) за годы Советской власти.

УДК 56.017(574)

Этапная синхронность и асинхронность развития разных позднемерзлотных групп организмов Северной Эмбы. Беньямовский В.П., Копаевич Л.П. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 162-168.

Выделяя в поздне меловое время три цикла осадконакопления, авторы рассматривают смены комплексов фораминифер и моллюсков в качестве обоснования биостратиграфических зон, подзон, слоев и горизонтов, подчеркивая, что цикличность изменений различной фауны не обязательно одновременна и это надо учитывать при биостратиграфических построениях и корреляции отложений. Библ. - 3 назв.

УДК 56.074.6

О дополнительной возможности экологического изучения морских осадков на основе палеогеоморфологических исследований. Романенко Б.И. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 169-170.

Рассматривается возможность палеоэкологических исследований на основе восстановления палеогеографии прошлых эпох вне связи с вещественным составом морских отложений и предлагаются в качестве объектов изучения поверхности, ограничивающие литофациальные формирования.

УДК 563.719(113)

Распространение граптолитов в палеозойских морях и типы граптолитосодержащих пород. Зима М.Б. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., 1976, с. 171-179.

На основании положения о соответствии распространения граптолитов в палеобассейнах распространению зоопланктона в современных морях и посмертного распределения их остатков распределению органического вещества в осадках доказывається, что разногласия в вопросе об условиях образования „граптолитовых фаций“ беспочвенны. Предполагается различать среди граптолитосодержащих пород три типа, условно названных прибрежным, промежуточным и глубоководным. Библ. - 29 назв.

УДК 563.911.001.33

Зависимость стратиграфического значения стеблей криноидей от различных принципов их классификации. Стукалина Г.А. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 179-189.

Изучение стеблей древних криноидей на филогенетической основе позволяет использовать их в широких корреляциях и при обосновании возраста. Вновь характеризуется предложенная ранее автором классификация, иллюстрирующая возможные генетические связи семейств отряда *Angulata* группы *Pentamerata*. Библ. - 18 назв., рис. - 2.

УДК 564.581(116.2/3)

Об эволюционном прогрессе в развитии белемнитид. Али-Заде А.А. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 190-196.

Эволюционный процесс развития юрских и меловых белемнитид выражался в постепенном уменьшении размеров роста и фрагмокона. При этом редукция фрагмокона протекала значительно быстрее, благодаря чему относительные размеры роста возрастали. В результате происходило упрочение скелета одновременно с облегчением его веса. Параллельно рост утрачивал эксцентриситет апикальной линии, а брюшная бороздка превращалась в брюшную щель. Все эти изменения приводили к увеличению подвижности животного. Библ. - 8 назв., рис. - 1.

УДК 564.1(116.2)(470.3)

Некоторые закономерности стратиграфического и географического распределения палеоценозов келловейских двустворчатых моллюсков на территории Курских магнитных аномалий. Дядин В.П. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 197-204.

Рассматривается приуроченность определенных родов двустворчатых моллюсков к различным литофациям. Наблюдавшаяся зависимость дает дополнительный критерий для расшифровки палеогеографической обстановки формирования различных толщ. Библ. - 4 назв.

УДК 551.88(478.9)

К вопросу о палеогеографической обстановке в Молдавии в среднем плиоцене (в свете изучения ископаемых остатков позвоночных). Давид А.И. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 204-208.

На основании литературных данных сделан вывод о рельефе и климате территории Молдавской ССР в среднем плиоцене. Библ. - 12 назв.

УДК 551.3.051:564:551.791(571.1)

Роль фаций в формировании комплексов морских моллюсков в плейстоцене Западной Сибири. Суздальский О.В. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 208-214.

Установлена связь состава комплексов моллюсков с условиями осадконакопления в плейстоценовом бассейне на севере Западной Сибири. Рис. - 9.

УДК 561:581.331.2/332

Основные особенности истории Байкала в свете задач палеолимнологии. Дмитриев Г.А. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука”, 1976, с. 214–218.

Высказано сомнение в правильности представлений о присутствии среди фауны озера Байкал морских реликтов. Приведены соображения о миграции континентальной фауны в морские бассейны и показано, как данные геологии могут помочь решению вопросов, не разрешимых средствами чисто палеонтологическими. Библ. – 5 назв.

УДК 551.761(57-18)

О зональном расчленении норийского яруса Северо-Восточной Азии. Афицкий А.И. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., 1976, с. 219–222.

Приводится палеонтологическая характеристика разрезов по рр. Большой Анжуй и Вилига, на основании анализа встреченных аммоноидей и пелелипод предлагается принять трехчленное деление норийского яруса, выделяются три зоны и сделан вывод о том, что рэтский „ярус” представляет собой фацию верхней части норийского. Библ. – 5 назв.

УДК 56.01

О биостратиграфических единицах. Ливенталь В.Э. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука”, 1976, с. 223–226.

При рассмотрении изменения организмов во времени предлагается ввести в обиход термин „стирпис” вместо общепринятых „ряды форм”, „ряды мутаций”, „филогенетические ряды”. Основной биостратиграфической единицей автор считает „онтозону”, как лишенную элементов субъективности, и то, что границы онтозон для разных стирписов могут не совпадать, рекомендует в качестве положительного факта, служащего целям детализации геохронологии. Библ. – 5 назв., рис. – 2.

УДК 563.12:551.762(571.1)

Этапность развития позднеюрских фораминифер Западной Сибири. Левина В.И. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука”, 1976, с. 226–231.

По смене видового состава во времени выделено и охарактеризовано 6 этапов в эволюции позднеюрских фораминифер, с тремя стадиями внутри каждого этапа. В развитии западносибирского позднеюрского бассейна установлено четыре этапа. Библ. – 1 назв.

УДК 564.82/85

Главнейшие этапы развития замковых брахиопод. Ковалева Н.П. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 231–234.

Анализируются главнейшие направления эволюции раковин замковых брахиопод с точки зрения коррелятивных связей с развитием определенных органов мягкого тела, на основании чего для этих животных устанавливаются три крупных этапа эволюции, смена которых приурочена к рубежам перми и триаса, мела и палеогена. Библ. – 5 назв.

УДК 565.33:551.734(470.342+470.41)

Этапность развития остракод как один из критериев проведения стратиграфических границ в девоне. Шевцов С.И. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 234–240.

На основании изучения вертикального распространения остракод в девоне Татарии и Кировской области в их развитии установлены шесть этапов, в каждом из которых различаются три фазы. Этапы отвечают ярусу или подярусу, фазы – более мелким подразделениям стратиграфической шкалы. При этом подтверждается приуроченность границы между девонской и каменноугольной системами к подошве зоны *Quasiendothyra kobeitusana*. Библ. – 7 назв.

УДК 565.33:551.782(477.9+574)

К оценке этапности развития плиоценовых остракод в Черноморско-Каспийской области. Кармишина Г.И. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 240–249. Рассматриваются два типа этапности в развитии остракод – изменения сообществ и популяций и филогенетические изменения таксонов различных рангов. Первый приводит к биостратиграфическому обоснованию детальной стратиграфии и корреляции плиоцена региона; второй позволяет сделать вывод о ранге понта, который, по мнению автора, следует считать отделом системы, и заставляет присоединиться к мнению о ярусном ранге четвертичной системы. Библ. – 24 назв., рис. – 2.

УДК 561:551.781/.782(47)

Об изменчивости состава флористических комплексов по простирающему флороносному горизонту и свите (по отпечаткам листьев, плодов и семян). Ильинская И.А. – В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 250–254.

Детальный анализ состава флористических комплексов, проведенный по простирацию флорносоного горизонта верхнего олигоцена г. Ашутас и плиоцена Закарпатья, показал зависимость числа видов от числа собранных отпечатков, дискретность и пестроту изменчивости состава флоры. Сделан вывод о минимальном количестве образцов при изучении монотопных и политопных комплексов, необходимым для получения уверенных результатов анализа.

УДК 561(116.3)(574)

Этапы развития меловой флоры в Тургайском прогибе (на примере Краснооктябрьского бокситоносного района). Евлентьева Н.С. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 254-258.

На основании палинологического анализа в развитии флоры указанного региона выделяются сеноманский, туронский и коньяк-сантонский этапы и доказывается близкий к тропическому климат этого времени, способствовавший образованию бокситов. Библиография - 1 назв.

УДК 561(116.3)(571.6)

Основные этапы эволюции меловой флоры на территории Дальнего Востока. Битюцкая П.И., Брызгалова Е.Г., Будрин В.С., Вербицкая З.И., Маркевич В.С. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 258-263.

Намечены по данным спорово-пыльцевого анализа основные этапы эволюции флоры в меловое время, примерно совпадающие с веками этого периода и могущие служить одним из критериев обоснования региональной стратиграфической шкалы для севера Тихоокеанской биостратиграфической области и для расчленения меловых отложений советского Дальнего Востока.

УДК 561(116)(574.5)

Раннемезозойские палеофлористические комплексы юга Казахстана. Сакулина Г.В., Орловская Э.Р. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 263-267.

На основании палинологических данных и определения крупных растительных остатков выделяется шесть палеофлористических комплексов, сменяющих друг друга на протяжении позднетриасового и юрского времени в различных районах Южного Казахстана.

УДК 561:581.331.2/.332(116.1)(47+57)

К вопросу о границе палеофлористических областей на территории СССР в позднем триасе. Ровнина Л.В. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 267-271.

На основании анализа литературных данных и материалов палинологического изучения верхнего триаса Западной Сибири предлагается внести изменения в положение границы между Индо-Европейской и Сибирской палеофлористическими областями, отнеся к первой северо-западные районы Сибирской платформы. Библ. - 10 назв.

УДК 561.26(112)(571.56)

О некоторых особенностях эволюции позднедокембрийских водорослей. Кабаньков В.Я., Голованов Н.П., Ильченко Л.Н., Мильштейн В.Е. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 272-281.

На материале из оловянного разреза верхнедокембрийских отложений р. Котуйкан в Анабарском поднятии намечены признаки, отражающие особенности изменения внутренней организации водорослей во времени, что позволяет выделить в изученном разрезе 15 биостратиграфических подразделений.

УДК 56:551.735(470.5)

Особенности распространения раннекаменноугольной фауны и флоры в различных структурно-фациальных зонах западного склона Среднего Урала. Щербаков О.А., Щербакова М.В., Шестакова М.Ф., Степанайтыс Н.Е., Бурылова Р.В. - В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 282-296. Дается фаунистическая характеристика турнейских, визейских и намюрских отложений различных районов региона на фоне палеогеографических данных. Библ. - 11 назв.

УДК 56:(551.736+551.761)(571.51)

Этапы развития флоры и пресноводной фауны Тунгусского бассейна в поздней перми и раннем триасе. Маловещкая И.М., Новожилов

Н.И., Садовников Г.Н. В кн.: Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Труды XIII и XIV сессий ВПО. Л., „Наука“, 1976, с. 296-302.

В развитии флоры на протяжении позднепермского-раннетриасового времени выделяется четыре этапа, подразделяемые на подэтапы. В качестве дополнительной характеристики использованы делцеиподы, остракоды и конхостраки. Оспаривается правомочность названий „нижнедегалинский“ и „верхнедегалинский“ горизонты, которые предлагается заменить названиями „устьдегалинский“ и „гагарьеостровский“. Делается попытка сопоставления вулканогенных отложений, при этом выделяются „бильчанские“, „тутончанские“, „эксинские“ слои. На основании сопоставления изученной части разреза с Кузбассом предлагается выделять единые корвучанский и мокулаевский горизонты (последний в новом объеме). Библ. - 7 назв.

П р е д и с л о в и е	3
Резолюция XIII сессии Всесоюзного палеонтологического общества (23-28 января 1967 года)	4
Л.И. Х о з а ц к и й . Проблема признака в филогенетической систематике	8
О.С. В я л о в . Следы жизнедеятельности организмов и их классификация	18
А.Н. И в а н о в . О колебаниях в скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой	25
Е.В. К р а с н о в . О центрах происхождения и гетерогенности склерактиний	36
Л.А. Н е в е с с к а я . О педоморфозе как одном из возможных путей видообразования у двустворчатых моллюсков	48
Н.П. П а р а м о н о в а . Внутривидовая изменчивость и межвидовые отношения некоторых сарматских кардиумов	52
В.А. С о б е ц к и й . О соотношении приспособительных форм и систематических категорий на примере некоторых двустворчатых моллюсков	61
Л.Б. И л ь и н а . Изменчивость и формообразование на примере позднечетвертичных гастропод Черного моря	70
С.В. Г о р а к . К вопросу о под родах у палеозойских остракод	77
Е.А. Г у с е в а . Влияние фациальных условий и географической изоляции на видообразование кунгурских остракод Приуралья	86
В.А. К р а с и л о в . О классификации органов ископаемых растений	92
Л.Ю. Б у д а н ц е в . Географическая изоляция раннемеловых флор Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа как фактор их эволюции	102

Н.П. Г о м о л и ц к и й . Значение эпидермального анализа для систематики мезозойских растений Средней Азии	109
Н.Г. П а ш к е в и ч . Опыт применения биометрических данных при видовых определениях спор и пыльцы из пермских отложений Русской и Сибирской платформ	113
Резолюция XIУ годичной сессии Всесоюзного палеонтологического общества (январь 1968 года)	120
В.П. Н е х о р о ш е в . Появление жизни и ее эволюция на Земле	122
А.И. Т о л м а ч е в , И.А. И л ь и н с к а я , В.А. С а м ы л и н а . Достижения советской палеоботаники за 50 лет (1917-1967)	138
В.В. Д р у щ и ц . Полвека советской палеонтологии беспозвоночных	149
В.П. Б е н ь я м о в с к и й , Л.П. К о п а е в и ч . Этапная синхронность и асинхронность развития разных позднемеловых групп организмов Северной Эмбы	162
Б.И. Р о м а н е н к о . О дополнительной возможности экологического изучения морских осадков на основе палеогеоморфологических исследований	169
М.Б. З и м а . Распространение граптолитов в палеозойских морях и типы граптолитосодержащих пород	171
Г.А. С т у к а л и н а . Зависимость стратиграфического значения стеблей криноидей от различных принципов их классификации	179
А.А. А л и - З а д е . Об эволюционном прогрессе в развитии белемнитид	190
В.П. Д я д и н . Некоторые закономерности стратиграфического и географического распределения палеоценозов келловейских двустворчатых моллюсков на территории Курских магнитных аномалий	197
А.И. Д а в и д . К вопросу о палеогеографической обстановке в Молдавии в среднем плиocene (в свете изучения ископаемых остатков позвоночных)	204
О.В. С у з д а л ь с к и й . Роль фаций в формировании комплексов морских моллюсков в плейстоцене Западной Сибири	208
Г.А. Д м и т р и е в . Основные особенности истории Байкала в свете задач палеолимнологии	214
А.И. А ф и ц к и й . О зональном расчленении норийского яруса Северо-Восточной Азии	219
В.Э. Л и в е н т а л ь . О биостратиграфических единицах	223

В.И. Л е в и н а . Этапность развития позднеюрских фораминифер Западной Сибири	226
Н.П. К о в а л е в а . Главнейшие этапы развития замковых брахиопод	231
С.И. Ш е в ц о в . Этапность развития остракод как один из критериев проведения стратиграфических границ в девоне	234
Г.И. К а р м и ш и н а . К оценке этапности развития плиоценовых остракод в Черноморско-Каспийской области	240
И.А. И л ь и н с к а я . Об изменчивости состава флористических комплексов по простиранию флороносного горизонта и свиты (по отпечаткам листьев, плодов и семян)	250
Н.С. Е в л е н т ь е в а . Этапы развития меловой флоры в Тургайском прогибе (на примере Краснооктябрьского бокситоносного района)	254
П.И. Б и т ю ц к а я , Е.Г. Б р ы з г а л о в а , В.С. Будрин , З.И. В е р б и ц к а я , В.С. М а р к е в и ч . Основные этапы эволюции меловой флоры на территории Дальнего Востока	258
Г.В. С а к у л и н а , Э.Р. О р л о в с к а я . Раннемезозойские палеофлористические комплексы юга Казахстана	263
Л.В. Р о в н и н а . К вопросу о границе палеофлористических областей на территории СССР в позднем триасе	267
В.Я. К а б а н ь к о в , Н.П. Г о л о в а н о в , Л.Н. И л ь ч е н к о , В.Е. М и л ь ш т е й н . О некоторых особенностях эволюции позднедокембрийских водорослей	272
О.А. Ш е р б а к о в , М.В. Ш е р б а к о в а , М.Ф. Ш е с т а к о в а , Н.Е. С т е п а н а й т ы с , Р.В. Б у р ы л о в а . Особенности распространения раннекаменноугольной фауны и флоры в различных структурно-фациальных зонах западного склона Среднего Урала	282
И.М. М а л о в е ц к а я , Н.И. Н о в о ж и л о в , Г.Н. С а д о в н и к о в . Этапы развития флоры и пресноводной фауны Тунгусского бассейна в поздней перми и раннем триасе	296
Р е ф е р а т ы	303

2 р. 23 к.

1909



ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ