

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Научный совет по проблеме

**"Пути и закономерности исторического развития
животных и растительных организмов"**

Московское общество испытателей природы

Совещание по теме

**"РАЗВИТИЕ И СМЕНА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ"**

(апрель 1972 года)

Тезисы докладов и методические материалы

Москва 1972

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**Научный совет по проблеме
"Пути и закономерности исторического развития
животных и растительных организмов"**

Московское общество испытателей природы

Совещание по теме

**"РАЗВИТИЕ И СМЕНА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ"**

(апрель 1972 года)

Тезисы докладов и методические материалы

Москва 1972

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемые участникам совещания по теме "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" материалы содержат аннотации по теме с планами отдельных томов, некоторые методические указания и тезисы ряда докладов, имеющих методическое значение. Подбор последних не случаен. Вниманию участников совещания предложены сообщения по морским ежам, брахиоподам, двустворчатым моллюскам, аммонитам, динозаврам, листовой флоре, т.е. по беспозвоночным и позвоночным животным, а также растениям. Из этих групп часть существовала в мезозое и продолжала существовать в кайнозое, часть же была широко развита в мезозое, но в конце его полностью или почти полностью вымерла. Несколько различен и план построения докладов, которые в значительной степени, отражают план построения и содержание очерков по данной группе. В одних случаях дается больший упор на статистические данные по группе в целом, в других - приходится довольно детально говорить об изменении морфологических особенностей отдельных групп организмов в процессе эволюции, в третьих - давать анализ литературных данных о находках последних представителей группы с критической оценкой этих данных. Указанные различия в докладах безусловно отражают специфику материала. Совершенно очевидно, что представленные по этим группам очерки также будут довольно значительно отличаться друг от друга. В то же время необходимо обратить внимание на необходимость максимальной унификации очерков, так как только при таком условии материалы по разным группам будут сравнимы друг с другом. Большая часть докладов составлена по единому плану, что пока -

зывает возможность оставления по общему плану очерков и по другим группам.

Таким образом, материалы, предлагаемые участникам совещания, с методической точки зрения представляют единое целое. Они дают возможность всем участникам межведомственной темы, даже тем, кто составляет не целые очерки по отдельным группам, а лишь небольшие систематические или региональные разделы для этих очерков, получить представление о целях и задачах работы, об общем плане томов, плане очерков, возможном типе конкретных очерков, а также о некоторых трудностях, которые могут при этом возникнуть.

В связи с тем, что в данные материалы включены тезисы не всех докладов, ниже приводится полная программа совещания.

ПРОГРАММА СОВЕЩАНИЯ

1. В.В.Меннер. Вступительное слово.
2. М.М.Москвин. Стратиграфия пограничных отложений мела и палеогена в пределах Европейской палеозоогеографической области.
3. Б.А.Соколов. Строение переходных слоев мела-палеогена Индостана.
4. М.А.Пергамент. Пограничные отложения мела и палеогена Тихоокеанской палеозоогеографической области.
5. Р.Барсболд, Е.В.Девяткин. Вопросы стратиграфии пограничных отложений мела и палеогена Южной Монголии.
6. В.А.Вахрамеев, М.А.Ахметьев. Развитие флор на рубеже позднего мела и палеогена (по данным изучения остатков листьев).
7. А.К.Рождественский. Развитие и вымирание динозавров на рубеже мела и палеогена.
8. Д.П.Найдин. Методические вопросы уточнения границы мезозоя-кайнозоя и изучения существовавших на этом этапе групп животного мира.
9. Д.П.Найдин. Развитие и вымирание амmonoидей и белемнитидей на рубеже мела и палеогена.
10. М.М.Москвин, А.Н.Соловьев, Л.Г.Зидельман. Этапность в развитии неправильных морских ежей и их омена на рубеже мезозоя и кайнозоя.
11. Ю.И.Кац. Развитие брахиопод на рубеже мела и палеогена.
12. Н.П.Парамонова. Развитие фауны двустворчатых моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя.

13. В.Н.Лиманский. О содержании палеонтологической части работы.
14. Д.П.Найдя. О содержании заключительной части работы.
15. Г.Г.Мартинсон. Фауны пресноводных моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя.
16. С.И.Шуменко. Кокколитофориды на рубеже мезозоя и кайнозоя.

РАЗВИТИЕ И СМЕНА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ

Аннотация

Редколлегия: В.В.Меннер (главный редактор), М.М.Москвин, Д.П.Найдин, В.Н.Шиманский, А.Н.Соловьев (ученый секретарь)

В работе принимают участие сотрудники следующих учреждений: Палеонтологического института АН СССР, Геологического института АН СССР, Московского государственного университета, Киевского государственного университета, Харьковского государственного университета, Всесоюзного научно-исследовательского геологического института, Всесоюзного нефтяного научно-исследовательского геологоразведочного института, Всесоюзного научно-исследовательского геологоразведочного нефтяного института, Института минеральных ресурсов (Симферополь), Треста "Ворошиловградгеология", Дальневосточного геологического института, Института биологии моря ДВНЦ СО АН СССР, Института зоологии АН Каз.ССР, Туркменского научно-исследовательского геологоразведочного института, Института геологии и разработки нефтяных и газовых месторождений (Ташкент).

Начало работы - 1971 г., окончание - 1975 г.
(срок передачи в редколлегию рукописей авторами очерков по разделам - 1973 г.).

Общий предполагаемый объем работы около 60 п.л.
Работа будет состоять из трех частей (книг):
Часть I. Стратиграфическая. Часть II, Палеонтологическая.
Часть III. Палеогеографическая, палеоклиматическая, палеотектоническая; заключительные главы.

Часть I. СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ (Редактор - М.М.Москвин /МГУ/).

Предусматривается характеристика состава, строения и взаимоотношения пограничных отложений мела и палеогена в интервале от верхнего сенона до палеоцена (эоцена) на возможно более широких площадях континентов и океанического дна. Для территории СССР описание должно основываться на оригинальных материалах советских геологов и отличаться большей подробностью; для зарубежных стран оно будет дано более кратко, преимущественно по литературным источникам.

Большое значение в подобном описании должна иметь правильная корреляция пограничных слоев, что потребует основательного анализа содержащихся в них остатков фауны и флоры.

Этот раздел будет включать характеристику не только морских, но и континентальных отложений и, прежде всего отложений, содержащих остатки рептилий и млекопитающих. С этой точки зрения особый интерес могут представить некоторые районы Монголии, Сев.Америки, Патагонии и др.

Часть II. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ (Редактор - В.Н.Шиманский /ПИН АН СССР/) будет содержать очерки по следующим группам организмов: фораминиферам; радиоляриям; кишечнополостным; мшанкам; брахиоподам; двустворчатым, брюхоногим, лопатоногим и головоногим моллюскам; морским лилиям; морским ежам; морским звездам; остраподам; десятиногим ракам; насекомым; рыбам; пресмыкающимся; млекопитающим; известковым, диатомовым и кремнежгутиковым водорослям; высшим растениям; спорово-пыльцевым комплексам. Примерный план очерка см. в приведенной ниже "Схеме описания групп."

Часть III. ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ, ПАЛЕОКЛИМАТИЧЕСКАЯ, ПАЛЕОТЕКТОНИЧЕСКАЯ. ОБЩИЕ ГЛАВЫ (Редактор - Д.П.Найдин /МГУ/).

Глава I. Структуры земной коры в мезозое и кайнозое.

1. Основные черты развития континентов и океанов.
2. Вулканизм на суше и в океанах (количественная оценка; характеристика извержений и т.п.).

Глава должна представлять весьма краткий обзор существующих представлений (как физико-географических, так и мобилистских) о развитии земной коры в течение мезозоя-кайнозоя, с акцентом именно на рубеж между эрами (не изменялся ли вулканизм в такой степени, чтобы воздействовать на климат и т.п., и т.д.).

Г л а в а II. Палеогеография земной поверхности в конце мезозоя и в начале кайнозоя.

1. Анализ изменения основных показателей физико-географических условий в морских бассейнах: глубины, температуры, солености, характера течений, прочих параметров.
2. Анализ изменения континентальных областей: эволюция рельефа.
3. Колебания уровня Мирового океана в мезозое-кайнозое (имеющиеся данные, возможные причины).
4. Климатические условия в конце мезозоя - начале кайнозоя.

Глава (как и предшествующая I глава) должна содержать материал, который можно было бы привлечь для объяснения тех или иных изменений органического мира на рубеже мезозоя - кайнозоя: действительно ли климат существенно изменялся именно на границе мезозоя-кайнозоя, действительно ли именно к этой границе были приурочены крупные колебания уровня океана и т.п. Все выводы главы, по возможности, должны опираться на данные "неживой природы", ибо их назначение объяснить события, происходившие в органическом мире.

Г л а в а III. Палеобиогеография Мира на рубеже мезозоя и кайнозоя.

1. Общая характеристика физико-географических условий областей морского осадконакопления и

палеобиогеографии морских организмов (включая акватории современных океанов).

2. Общая характеристика физико-географических условий областей континентального осадко-накопления и расселения континентальных животных и растений.

3. Палеобиогеографическое районирование.

Графические приложения: Обзорные палеобиогеографические карты – схемы (минимум три схемы: для маастрихта, дания и палеоцена). Карты-схемы составляются на основе с современным расположением континентов и океанов. Однако не исключено, что придется дать варианты схем с реконструированным расположением континентов в соответствии с их возможно иным положением в конце мезозоя-начале кайнозоя.

Г л а в а IV. Палеобиогеография СССР в конце мезозоя и в начале кайнозоя (маастрихт – палеоцен).

В целом те же разделы, что и в гл. III, но более глубоко и детально в плане обобщения материалов I-го и 2-го томов.

Графические приложения: а. Карты-схемы фактического материала, на которых будет показано распространение основных типов осадков и даны местонахождения различных групп животных и растений.

б. Палеобиогеографические карты-схемы, на которых будет предпринята попытка отразить физико-географические условия (для морских бассейнов: их глубина, температура, соленость, направление течений и т.п.) и будут реконструированы ареалы расселения организмов – морских и континентальных.

Должно быть не менее трех карт-схемы, которые могли бы дать представление о динамике изменения физико-географических условий в палеобиогеографии.

Г л а в а У. Общая характеристика изменения органического мира на рубеже мезозой - кайнозой.

1. Обобщение материалов 2-го тома по всем группам организмов с целью выявления их отношения к рубежу мезозоя и кайнозоя: исчезающие, недоживающие, появляющиеся и т.п.
2. Что же собой представляет рубеж мезозой-кайнозой: в основном постепенное изменение, резкое изменение в результате вымирания, резкое изменение, вследствие появления новых групп или расцвета уже существовавших в конце мезозоя организмов и т.д., и т.п. Каков общий характер изменения органического мира: таксономический или экологический.
3. Возможные причины изменения органического мира на границе мезозоя-кайнозоя: эволюционные (генетические) и палеогеографические (экологические).
4. Так называемая "проблема вымирания" (в применении только к обсуждаемому рубежу).
 - а. Исторический обзор.
 - б. Основные гипотезы.
 - в. Проблема в свете полученных данных.

Графические приложения: Графики количественного и качественного изменения во времени отдельных групп организмов, совмещенные с графиками изменения отдельных физико-географических параметров. Имеется в виду группировка организмов по образу жизни, условиям обитания и т.п., т.к. графики изменения систематического состава, видимо, должны быть во 2-м томе.

С Х Е М А

ОПИСАНИЯ ГРУПП В РАБОТЕ "РАЗВИТИЕ И СМЕНА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОВОЯ"

Тип

Общие сведения о классификации; списки подтипов и классов с указанием времени их существования.

Класс

Общие сведения о классификации класса. В тех случаях, когда класс включает ряд больших по объему и важных для стратиграфии и понимания истории развития групп (напр., класс цефалопод), классификация приводится до подклассов или надотрядов. В тех случаях, когда класс включает небольшое количество таксонов (напр., снафоподы), приводится классификация до семейств и родов исключительно.

Подкласс, надотряд, отряд

Ранг таксона выбирается в зависимости от принятой классификации и времени существования группы (например, для цефалопод это будут надотряды аммоноидея, наутилоидея, белемноидея; для мшанок - отряды циклостомата и хейлостомата и т.д.). Очерк должен содержать все основные данные о развитии и распространении группы в конце мела и начале палеогена на Земле. Очерк иллюстрируется рисунками, к очерку должен быть приложен список литературы (см. соответствующие инструкции).

Очерк начинается с общих сведений о развитии группы: время появления, расцвета, вымирания и т.д. Далее перечисляются надсемейства и семейства, которые существовали в конце мела - начале палеогена. Приводится анализ развития семейств, и входящих в них родов с разбором морфологических особенностей. Отмечаются основные этапы развития и филогенетические связи внутри семейств, географическое

Инструкция по библиографии

Список литературы будет единым для каждого тома. Авторы сдают библиографию по своему разделу на карточках (в двух экземплярах). В список литературы включаются работы, которые указаны в тексте, а также в объяснениях к рисункам.

В карточке пишутся: фамилия, инициалы, точка, год выпуска, точка, полное название работы, тире, название журнала или периодического издания (без сокращений), серия, запятая, том, запятая, № (выпуск), запятая, страницы (работы в целом). Для непериодических изданий после полного названия работы — город и издательство, запятая, страницы.

Инструкция по иллюстрациям

Иллюстрации допускаются в виде рисунков в тексте. Среди рисунков могут быть филогенетические схемы (в том числе с отражением характерных морфологических изменений), графики, изображения отдельных наиболее важных форм и деталей их строения. Рисунки могут быть точечными, штриховыми, контурными. В филогенетических схемах продолжительность веков (условно) считается одинаковой. Рисунки даются с расчетом (по возможности) уменьшения при печати до 3/4 от оригинала. Желательна компоновка отдельных рисунков в групповые, при этом необходимо предусмотреть возможность единого уменьшения всех рисунков. При подготовке рисунков и их групп необходимо исходить из полезной площади таблиц 125x210 мм. Рисунки наклеиваются на плотную бумагу. В нижней правой части листа (на лицевой стороне) указывается желательное уменьшение рисунка (например, х 3/4). На оборотной стороне пишется фамилия автора, название работы, № рисунка. Подписи к рисункам даются на отдельной странице (страницах).

**МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ УТОЧНЕНИЯ ГРАНИЦЫ
МЕЗОЗОЯ - КАЙНОЗОЯ И ИЗУЧЕНИЯ СУЩЕСТВОВАВШИХ НА
ЭТОМ ЭТАПЕ ГРУПП ЖИВОТНОГО МИРА
(на примере аммонитов)**

1. О принципах проведения границы мезозой-кайнозой

1. Исчезновение ряда групп типичных мезозойских организмов - многих представителей наннопланктона и планктонных фораминифер, аммонитов, белемнитов, рудистов, иноцератов, динозавров - является общепринятым критерием проведения границы мезозой-кайнозой. Конечно, на этой границе появляются и новые формы, но пока нет полной ясности в выборе действительно кайнозойских групп и в выявлении отношения времени их появления к исчезновению типичных мезозойских организмов. Наблюдается определенное противоречие со сложившейся практикой проведения биостратиграфических границ по появлению новых форм, а не по исчезновению старых. По мнению автора, это обстоятельство отражает особенность рассматриваемой границы: исчезновение было значительно более резким по сравнению с появлением.

2. В значительной степени так называемая "проблема датского яруса" (т.е. именно проблема положения границы мезозой-кайнозой) возникла в результате различного подхода к ее разрешению со стороны различных исследователей: с позиций приоритета, по диастрофическим проявлениям, по смене палеогеографических условий, наконец, на основе данных развития органического мира /Найдин, 1972/.

3. К решению "проблемы датского яруса на основе данных развития органического мира" отсутствует единый подход. "Проблема" в значительной мере сводится к принципам установления биостратиграфических границ вообще. Некоторые исследователи принципиально считают невозможным проследить биостратиграфические границы на значительные расстоя-

ния. В приложении к рассматриваемой границе подобной точки зрения наиболее последовательно придерживаются Рама Рао /1950, 1960, 1964, 1968/ и его индийские коллеги. По Рама Рао, положение границы между отдельными биостратиграфическими единицами в каждом данном регионе зависит от развития физико-географических условий, оказывающихся и на распространении комплексов организмов. Поэтому палеонтологические границы по своей природе, по его мнению, не могут быть изохронными. На этом основании уже давно Рама Рао /1950/ предложил выделять переходные слои между несомненными маастрихтскими отложениями и несомненным эоценом в особую единицу **к р е о ц е н** (Sreocene).

Существуют и прямо противоположные взгляды на природу границы мезозоя-кайнозоя, согласно которым эта граница во всем Мире настолько резка и отчетлива фаунистически, что она " не может являться предметом договоренности и согласования между специалистами, как это обычно полагают, но представляет объективный биохронологический факт" /Елецкий, 1962, стр. 1010/; проблема границы не в ее положении, а в объяснении причин внезапного загадочного изменения фаунистических комплексов на границе мезозоя-кайнозоя.

4. Почти во всех ныне известных регионах, где развиты разрезы морских пограничных мел-палеогеновых слоев, охарактеризованных остатками упоминавшихся выше организмов, проведение рубежа мезозой-кайнозой (с отнесением датского яруса к кайнозой) не вызывает затруднений. Отчетливость фаунистического рубежа (и это весьма существенно) обычно подчеркивается более или менее резко выраженным перерывом в осадконакоплении.

Затруднения, как правило, возникают там, где развиты непрерывные мезо-кайнозойские толщи, в которых отсутствуют аммониты и другие мезозойские макроскопаемые.

5. По мнению автора, выделение биостратиграфических границ, синхронных во всем Мире, весьма трудная, но тем не менее практически осуществимая задача. В приложении к границе мезозой-кайнозой необходимо:

а. Разработать критерии определения степени воздействия в каждом конкретном регионе меняющихся физико-географических условий на формирование комплексов организмов. Эта очень сложная задача может быть решена при осуществлении региональных геологических и палеогеографических исследований, которые могут обеспечить проведение надежных корреляций.

б. Определить, что же такое "мезозойский облик" и что такое "кайнозойский облик" той или иной группы. До сих пор оценка "облика" ряда групп в известной степени была субъективной. Отсюда появление выражений "граница между А и Б по моллюскам", "граница между А и Б по фораминиферам" и т.д., причем эти границы могут и не совпадать, между тем граница между единицами А и Б должна иметь единственное положение.

в. Должно быть достигнуто действительно комплексное, а не декларативное научение распространения в разрезах различных групп организмов.

II. Аммониты и граница мезозой-кайнозой

1. По отношению к границе между стратиграфическими единицами А и Б организмы можно разделить на следующие типы: а.исчезающие, б.недоживающие, в.проскальзывающие (реликтовые для Б), г.переживающие (проходящие) и д.появляющиеся. Первые три типа - это вымирающие формы.

2. Уже давно известно, что по отношению к рассматриваемому рубежу аммониты являются вымирающими формами.

По данным "Treatise" /1957/, в сеномане было 22 семейств аммонитов, а в маастрихте только II: *L u t o s e r g a t i n a* - *Diplomoceratidae*, *Novtoceratidae*, *Vaculitidae*, *Scaphitidae*, *Tetragonitidae*; *A m m o n i t i n a* - *Kosmoceratidae*, *Pachydiscidae*, *Desmoceratidae*, *Sphenodiscidae*, *Placenticeratidae*; *P h y l l o s e g a t i n a* - *Phylloceratidae*. Для кампана известно 78 родов, а для маастрихта 34, причем из них только II родов достигли верхнего маастрихта /Ханкок, 1967/. Подсчет для верхнего маастрихта приблизителен, ибо зональное деление по аммонитам в целом еще слабо разработано.

Следовательно, аммониты принадлежат либо к типу "а", либо к типу "б"; имеются данные и о находках аммонитов в палеоцене (тип "в"). В процессе проведения исследования должен быть определен характер приближения к границе мезозоя-кайнозоя отдельных семейств, родов и видов аммонитов.

3. Весьма важное значение имеет степень детальности зонального деления маастрихтских отложений, учитывающего все группы организмов. Поэтому уже на первой стадии работы по теме этому вопросу должен быть уделен максимум внимания.

4. Может быть две основных причины исчезновения аммонитов: эволюционная (генетическая) и палеогеографическая (экологическая).

При анализе действия первой причины должно быть оценено место, занимаемое каждым позднемаастрихтским семейством (родом) в филогении аммоноидей; должен быть определен темп их эволюции; выявлены быстро изменяющиеся и устойчивые ветви. В этом аспекте интерес представляет тот факт, что филлоцератины, представляющиеся наиболее устойчивыми (род *Phylloceras* -- баррем-маастрихт; род *Neophylloceras* (*Neophylloceras*) --- готерив-маастрихт), исчезают раньше значительно более изменчивых групп, например, *Sphenodiscidae* (маастрихт, возможно, верхний кампан).

При выявлении характера воздействия второй причины (или, вернее, нескольких причин) необходимо уяснить роль глобальных факторов, общих изменений физико-географической обстановки земного лика (колебаний уровня Мирового океана, климатических изменений и т.п.) и факторов местного, регионального значения (связь аммонитов с определенными условиями обитания: глубиной бассейна, положением береговой линии, характером осадконакопления и т.д.).

5. Обработка литературных материалов и данных полевых исследований должна заключаться в следующем:

А. Собираются сведения о разрезах верхнемаастрихтских отложений, заключающих остатки аммонитов. Должны быть рассмотрены разрезы Закаспия, Крымско-Кавказской области, Польши, Зап. Европы, Сев. Африки, Ближнего Востока, Индостана (и особенно разрезы Белуджистана в Пакистане), Зап. Гренландии

дии, Сев.Америки (запад США, Техас, а также Мексика).

Б. Производится синонимизация (на родовом и видовом уровнях) позднемаастрихтских аммонитов, принадлежащих названным выше семействам.

В. В каждом регионе должно быть вынесено стратиграфическое распространение аммонитов.

а. Большое значение имеют сведения о их распространении в конкретных разрезах, а не обобщенные данные. Монографии, посвященные одной группе, но включающие развернутые сведения по другим организмам (напр., работа Эль-Наггара /El-Naggar, 1966/); региональные работы по стратиграфии, содержащие разрезы обнажений, сведения о фаунистических комплексах и их изменениях в разрезе (например, работы Атабекяна, 1961; Пергамента, 1961; Salvan, 1959 и др.) монографии по аммонитам; наконец, описания опорных разрезов (например, "Опорный разрез маастрихтских отложений Корякского нагорья", 1971), - очевидно, будут основными источниками информации.

При стратиграфической привязке упоминающихся в литературе форм, во-первых, должна быть выяснена стратиграфическая синонимика (часто в работе одного автора данная форма указывается из маастрихта, а в работах другого - из дания, но речь идет об одном и том же разрезе), во-вторых, возможно точно определено место находок (особенно это важно для сложно построенных и мощных толщ вроде группы Немуро - 3000 м и формации Ланс - до 2000 м).

б. Устанавливается связь форм с типом отложений, с фациями. Например, в Мексике и Техасе аммониты встречаются в основном в карбонатных фациях и почти полностью отсутствуют в глинах / Young, 1960/; в Голландском Лимбурге сфенодискусы исключительно редки в детритовых известняках стратотипа маастрихта ("туфы Маастрихта"), но отсутствуют в одновозрастных (?) Кунредских известняках, в которых нередки пахидискусы и т.п.

в. Сопоставляются стратиграфические диапазоны распространения различных родов аммонитов. Так, в Марокко бакулиты поднимаются выше *Sphenodiscus* и *Libyoceras* /Ambroggi, Breistroffer, 1959; Salvan, 1959/, а на Корякском на-

горье они известны из нижней части маастрихта, тогда как самыми последними аммонитами здесь оказываются пахидисциды из группы *Pachydiscus neubergicus* (Hauer) /Дундо, 1971/. Многие западноевропейские стратиграфы рассматривают указанную группу пахидисцид в качестве характерной для нижнего маастрихта, а представителей рода *Sphenodiscus* - только для верхнего маастрихта (*Sphenodiscan* Spath, 1953). Именно на этом основании Ханкок /Hancock, 1967/ полагает, что в Крыму развит в основном нижний маастрихт (есть *P. neubergicus*, но нет *Sphenodiscus*). Отсутствие сфенодискусов во многих регионах Южного полушария дает основание Спэту /Spath, 1953/ предполагать отсутствие и верхнего маастрихта в этих регионах. С другой стороны, Елецкий /Jeletzky, 1962/ отложения формации Фокс Хилл США, заключающие сфенодискусы, сопоставляет с нижним маастрихтом Европы. В другой работе Елецкий /1968/ предлагает маастрихт делить (снизу вверх) на три зоны: *Acanthoscaphites tridens*, *Pachydiscus neubergicus* (? *egertoni*), *Sphenodiscus binckhorsti*.

г. Сравнение стратиграфических диапазонов аммонитов и других групп. Так, в южноиндийских разрезах аммониты поднимаются выше глоботрункан, но исчезают раньше динозавров /Sastry et al., 1968/. Иноцерамы в Сев.Африке /Lafite, 1939; Salvan, 1959/, в Новой Зеландии /Wellman, 1956, 1959/, на западе США /Cobban, Reeside, 1952/, на Северо-Востоке СССР /Пергамент, 1961; Дундо, 1971/ исчезают раньше аммонитов. С другой стороны, по Рейменту /Reyment, 1965/, в Нигерии маастрихт завершается зоной *Inoceramus socii*, а в Копет-Даге, по Атабекину /1961/, верхняя зона верхнего маастрихта - зона *Inoceramus tegulatus*.

д. Количественная характеристика материала (очень часто, редко и т.д. - очевидно, следует договориться о единых критериях оценки для всех групп).

е. Характер сохранности: ядра, раковины и т.д.; условия нахождения: нет ли признаков переотложения и т.п.

РАЗВИТИЕ ФЛОР НА РУБЕЖЕ ПОЗДНЕГО МЕЛА И
ПАЛЕОГЕНА (ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ ОСТАТ-
КОВ ЛИСТЬЕВ)

1. Главными компонентами наземных флор второй половины позднего мела и начала палеогена являлись хвойные и покрытосеменные растения. Для этого времени в северном полушарии выделяются два типа флор. Более северный тип занимал большую часть СССР (кроме Средней Азии, Казахстана, Кавказа и юга Украины) и Канады. В Восточной Азии граница между двумя типами флор, по-видимому, пересекала Японию. Здесь произрастали хвойно-широколиственные листопадные леса, в составе которых преобладали хвойные (*Taxodium*, *Metasequoia*) и покрытосеменные (*Trochodendroides*, *Platanus*, *Grewiaopsis*, *Zizyphus* и др.). Среди последних было много крупнолистных форм. В своем распространении эта флора доходила до самых северных пределов Евразии и Северной Америки, указывая на необычайную ширину пояса умеренно-теплого климата, в условиях которого она могла произрастать.

Более южная флора существовала в условиях субтропического, а еще южнее в условиях тропического климата, на что указывает преобладание в их составе преимущественно вечнозеленых, часто мелколистных покрытосеменных и небольшое развитие хвойных, представленных исключительно вечнозелеными формами. На протяжении интересующего нас отрезка геологического времени каждый из двух основных типов флор претерпевал изменения, распадаясь на ряд сменявших друг друга флор, существовавших более краткие отрезки времени.

2. Достаточно полную последовательность слоев, содержащих остатки листьев и соответственно флор в интервале, охватывающем конец мела - начало палеогена, можно наблюдать только в области развития умеренно-теплых флор, а

именно в северной части Тихоокеанского пояса. Это Зее-Буреинская впадина, Приморье и Сахалин на востоке СССР и различные районы Скалистых гор в Северной Америке (Британская Колумбия в Канаде, штаты Северная Дакота, Монтана, Вайоминг в США).

В Европе, где промарастала вечнозеленая субтропическая флора и где ныне располагаются стратотипы маастрихта, дания, монса и танета, отложения этого возраста, как правило, представлены морскими, большей частью карбонатными отложениями, не содержащими отпечатков листьев. Лишь отдельные горизонты палеоцена заключают здесь растительные остатки (гелинденская флора), не позволяя судить о последовательном развитии флоры.

3. Анализ изменения состава флор на основании изучения листовых остатков, проведенный для Зейско-Буреинской впадины (Бурей, Райчиха), Приморья (Маломихайловка, Тахобе) и Сахалина (рр. Августовка и Снежинка) позволяют наметить три группы таксонов (виды, а иногда и роды).

Таксоны первой группы связаны с поздне меловой эпохой и постепенно исчезают при следовании вверх по разрезу. К ним относятся *Asplenium dicksonianum*, различные виды *Nilssonia*, *Cephalotaxopsis intermedia* и покрытосеменные (различные *Protophyllum*, *Grewiopsis*, *Pterospermites*, *Menispermites*, *Platanus heerii*, *P. guilmae*, *P. schmidtii*, *Viburnum anadyrensis*, *V. multinerve*, *V. schmidtianum*, *Zizyphus hyperborea*, *Z. fibrillosus*, *Tiliaephyllum* (*Tilia*) *tzagajanicum*.

Вторая группа представлена родами и видами, получающими свое развитие в палеогене. Эти группы представлены папоротником *Woodwardia* и многочисленными покрытосеменными, принадлежащими родам - *Alnus*, *Betula*, *Corylus* (*C. insignis*, *C. keneana*), *Castanea*, *Quercus*, *Juglans* (*J. tachobensis*), *Ulmites* (*U. furcinervis*), *Ulmus* (*U. longifolia*), *Prunus scottii* и др. К этой же группе принадлежат и такие виды платанов как *Platanus aceroides*, *P. nobilis*.

Третья группа заключает таксоны, встречающиеся по всему рассматриваемому интервалу (маастрихт - палеоцен),

причем многие из них доминировали в растительности этого времени. Это прежде всего роды *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* и *Trochodendroides*.

Сравнение систематического состава оменяющих друг друга в разрезе комплексов, определяющих лицо соответствующих флор, позволяет наметить следующую последовательность. Относительно более древний комплекс, связанный с отложениями цагаанской свиты (вероятно, без ее верхней части) Зее-Буреинской впадины (см. таблицу) и со средней частью бошняковской свиты Сахалина (в объеме, предложенном Э.П.Потаповой) состоит из представителей первой и второй групп. Представители третьей группы могут встречаться только в виде исключения.

Второй комплекс связан с отложениями кивдинской свиты Зее-Буреинской впадины, тахобинской свиты Приморья и верхней части бошняковской свиты Сахалина. В нем еще сохраняются элементы первого комплекса, как например единичные *Nilssonia*, а также *Protophyllum*, *Grewiopsis* и *Pterosperrmites*, *Menispermmites*, наряду с ними появляются представители третьей группы, получающие свое развитие в палеогене (*Woodwardia*, *Alnus*, *Corylus*, *Betula*, *Ulmus*, *Ulmites*). Особенно много палеогеновых элементов в тахобинской свите Приморья. Наряду с этими элементами значительную роль во втором комплексе продолжают играть нейтральные элементы *Metasequoia*, *Trochodendroides* и др.

Облик наиболее молодого комплекса, из числа рассматриваемых нами, создают элементы третьей группы, тогда как представители первой группы практически отсутствуют. Совершенно исчезает *Nilssonia* и очень редки *Protophyllum* и *Pterosperrmites*. Этот комплекс характеризует конгломератовую (снежинскую) свиту Сахалина и тигильскую свиту Камчатки.

Нижний комплекс, заключающий формы, распространенные либо в меловых отложениях, либо в верхах мела и палеогена, относится к маастрихту. Это косвенно подтверждается находками маастрихтских аммонитов и иноцерамов в слоях, подстилающих флороносную часть бошняковской свиты. Средний комплекс, в котором заметное участие принимают палеогеновые формы, при

| Районы Возраст | Сикотэ- Алинь | Сахалин | Вее-Буреин- ская впадина | Канада (Альберта) | С Ш А (Дакота, Вайоминг, Монтана) |
|-------------------|--|--|--------------------------------|--|---|
| Палеоцэн | | Конгломерат- ная (нижняя часть) | | Паскапу (верхняя часть) | Форт - Унион (верхняя часть) |
| Даний | Тахобин- ская ----- Маломихай- ловская | Бошняковская (верхняя часть) | Кивдинская | Паскапу (нижняя часть без слоев с Triceratops) | Форт-Унион (нижняя часть) Фон Кэннон- Болл |
| Маастрихт | ----- Маломихай- ловская | Бошняковская (нижняя и средняя части) | Цагаянская | Эдмонтон | Ланс Хелл- Крик ----- Фоко - Хилл |

резком сокращении меловых, вероятно имеет датский возраст. Определения абсолютного возраста туфов тахобинской свиты (К/А по валовым пробам) дало в среднем 64 млн. лет, что соответствует границе мела и палеогена согласно шкале абсолютного возраста, принятой в СССР (Афанасьев и др., 1964). Явно палеогеновый облик верхнего (третьего) комплекса позволяет относить его к палеоцену. Палеоценовый возраст комплекса подтверждается присутствием его в слоях Атанекердлул Гренландии, содержащих моллюски этого возраста.

4. На западе Северной Америки пока отчетливо выделяются только два флористических комплексы, соответствующих нижнему (первому) и верхнему (третьему) комплексам Дальнего Востока и Сахалина. Первый из них распространен в свите Эдмонтон Британской Колумбии и в свите Лано и ее аналоге свите Хелл-Крик США (штаты Северная Дакота, Вайоминг, Монтана). Отмеченные отложения богаты остатками динозавров.

Верхний комплекс связан с отложениями свиты Паскапу Британской Колумбии и свиты Форт-Юнион тех же районов США: Для Северной Америки остается невыясненным вопрос о присутствии там среднего (переходного) комплекса, установленного для восточных районов СССР. Весьма вероятно, что его аналоги будут обнаружены в верхах свиты Лано или низах свиты Форт-Юнион и соответственно в их возрастных аналогах.

5. Если в наиболее древней из рассмотренных флор, а именно во флоре маастрихта, в составе которой доминируют *Metasequoia*, *Taxodium* и *Trochodendroides*, еще нередко присутствуют *Nilssonia* и многочисленные крупнолистные *Protophyllum*, *Pterosperrmites*, *Grewiopsis*, а также *Cissites*, *Menispermities* и др., то более молодая палеоценовая флора лишена нильссоний и большинства других древних элементов. С другой стороны, в ней, наряду с *Trochodendroides*, уже заметную роль играют различные *Betulaceae* (особенно *Betula*, *Alnus*, *Corylus*) и *Ulmaceae*, представители которых почти не встречаются во флорах маастрихта, но зато широко известны в палеогене.

Наличие отложений с листовой флорой, в состав которых входят как поздне меловые, так и палеогеновые элементы (флоры кивдинской, тахобинской и верхней части бошняково-

кой свит), что подтверждается и промежуточным положением вмещающих отложений в разрезе, позволяет предполагать их возрастное соответствие датскому веку. Вместе с тем, переходный характер этого комплекса не дает оснований для безоговорочного отнесения к мелу или палеогену.

РАЗВИТИЕ БРАХИПОД НА РУБЕЖЕ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА

1. Среди позднемеловых и палеогеновых брахиопод насчитывается более 500 видов, принадлежащих 70 родам, 22 семействам, 12 надсемействам: *Linguloidea* (отряд *Lingulida*), *Discinoidea* (отряд *Acrotretida*), *Craniocidea* (отряд *Craniida*), *Thecideoidea*, *Megathyroidea* (отряд *Strophomenida*), *Rhynchonelloidea*, *Cyclothyridoidea*, *Dimerelloidea*, *Vasilioloidea* (отряд *Rhynchonellida*), *Terebratulocidea*, *Platidicoidea*, *Dallinoidea*, *Terebratelloidea* (отряд *Terebratulida*).

2. В верхнемеловых отложениях известны остатки 20 родов брахиопод, представители которых живут в современных морях, составляя 30% известных ныне родов. К рубежу поздне-го мела и палеогена относится зарождение современной глубоководной фауны *Abyssothyris* (маастрихт) - *Frieleia* (датский век), формирование Тихоокеанской и Индо-Пацифической фаун (поздний сенон). К началу датского века исчезли представители двух семейств ринхонеллидных брахиопод, элиминировали представители трех семейств теребратулидных и двух семейств беззамковых брахиопод. Существенные преобразования имели место и в составе родов: из 50 маастрихтских родов этих организмов в датском веке вымерло и элиминировало около 70% родов и, наряду с этим, возник лишь один новый род - *Frieleia*; на 90-95% обновился видовой состав брахиопод. Обедненный комплекс датских брахиопод составляет резкий контраст с разнообразной маастрихтской фауной.

3. В конце датского века, в палеоцене и раннем эоцене вымерло 5 родов брахиопод и вновь появилось 3 рода. В целом датско-эоценовый комплекс брахиопод отвечает этапу элиминации этих ископаемых.

4. Конец палеогена, неоген и четвертичный период

ознаменовались новой вспышкой в развитии рассматриваемой группы организмов, выразившейся в общем увеличении числа родов и видов, возникновении новых групп теребрательид и появлении крауссинид.

5. Данные развития брахиопод свидетельствуют, что граница между меловой и палеогеновой системами приурочена к кровле маастрихтского яруса.

6. Для оценки биохронологической значимости рубежа мезозоя и кайнозоя в свете данных эволюции брахиопод проанализировано развитие этих организмов, начиная с конца палеозоя.

На рубеже пермского и триасового периодов произошло вымирание и резкое сокращение большинства групп палеозойских брахиопод (*Productida*, *Strophomenida*, *Spiriferida*). В середине и в конце триаса существовала своеобразная фауна, тяготеющая к палеозойской (Дагис, 1971). В это же время появились "новые строфомениды" - текоспириды, конинкиниды, тецидеиды, имеющие, вероятно, ранг подотряда.

На рубеже триасового и юрского периодов систематический состав фауны брахиопод существенно изменился. Вымерло большинство архаических ринхонеллид и теребратулид, а в начале юры полностью исчезли спирифериды и триасовые группы строфоменид. Их место заняли новые группы ринхонеллид, теребратулид, строфоменид, определяющие в целом мезокайнозойский (альпийский) этап развития брахиопод. По степени эволюционных преобразований брахиопод рассматриваемый рубеж сопоставим с рубежом ордовика и силура в палеозое.

Рубеж мела и палеогена по характеру изменений в составе фауны брахиопод весьма сходен с рубежом перми и триаса.

Рассматриваемые рубежи ознаменовались крупными палеогеографическими перестройками и проявились в виде резких гиатусов в развитии брахиопод. Палеозойская, мезозойская и кайнозойская эры не соответствуют общей картине периодичности эволюции брахиопод и других групп организмов. Они представляют собой не эквивалентные друг другу естественно-исторические этапы, охраняемые правилом приоритета.

**СТАПНОСТЬ В РАЗВИТИИ НЕПРАВИЛЬНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ
И ИХ СМЕНА НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОВОЯ**

1. Класс морских ежей представляет собой группу, широко распространенную в морских бассейнах позднего мела и палеогена. Обилие ископаемых остатков морских ежей часто в весьма полных разрезах дает благоприятный материал для прослеживания линий развития многих семейств и родов. Сложное строение внутреннего скелета, довольно полно отражающего организацию животного, позволяет хорошо прослеживать необратимые изменения в эволюции многих групп и наметить этапы в их развитии. Наибольший интерес в этом отношении представляют неправильные морские ежи.

2. Неправильные морские ежи весьма важны для стратиграфии верхнего мела, а для расчленения морских отложений датского яруса и палеоцена они имеют первостепенное значение, так как в этих отложениях отсутствуют, как известно, такие важные для стратиграфии группы, как аммониты, белемниты, иноцерамы и др.

3. Выводы по развитию неправильных морских ежей на рубеже мезозоя и кайнозоя сделаны с учетом мирового материала, но следует отметить, что большинство имеющихся данных касаются Северного полушария, а наиболее отчетливо и последовательно эти изменения можно проследить на материалах из двух палеозоогеографических областей: Европейской (с двумя провинциями – Средне- и Южноевропейской) и Средиземноморской. На территории СССР большинство районов, где представлены фауны морских ежей этого стратиграфического диапазона относятся к Европейской области (Прикарпатье, Донбасс, Крым, Кавказ, Мангышлак, Зап.Туркмения); к Средиземноморской – лишь восточная часть Средней Азии.

4. При характеристике групп использована с незначи-

тельными изменениями система, принятая в "Основах палеонтологии" (для отрядов *Hololeptypoida* и *Spatangoida*) и "Treatise on Invertebrate Paleontology", также с некоторыми изменениями и уточнениями (для отрядов *Cassiduloida* и *Scleroasteroida*).

5. Основной задачей, определяемой рамками темы, является освещение изменений, которые произошли в рассматриваемой группе на рубеже мела и палеогена, т.е. в интервале от позднего мела (сенона) до палеоцена (или эоцена). Однако для понимания изменений, которые произошли на данном рубеже, представляется целесообразным рассмотреть основные этапы их развития, начиная со времени появления, т.е. с ранней юры.

6. Этап понимается как отрезок времени, характеризующийся определенной стадией развития группы (эволюционном уровне), появлением или преобладанием (расцветом) семейств и родов, которым свойственны характерные черты в организации, отражающие этот эволюционный уровень.

7. В развитии этих групп морских ежей нами выделяются юрский, "раннемеловой", "среднемеловой", "позднемеловой", "раннепалеогеновый" (датско-палеоценовый) и "кайнозойский" (эоценово-четвертичный) этапы.

8. Ю р с к и й э т а п начинается с ранней юры (синембра), когда появляются первые представители отряда *Hololeptypoida*, несколько позднее, в тоаре, появляются первые представители *Cassiduloida*, а первые достоверные представители *Spatangoida* известны из средней юры (байоса), и продолжается до конца юры. У морских ежей перчисленных отрядов на этом этапе происходит формирование экзодикличности и перемещение перипрокта в 5-й интерамбулак, начинается перестройка тела по двустороннесимметричному плану.

Отряд *Hololeptypoida* представлен 3 семействами и 5 родами (из которых 2 вымирают). Характерные черты - все представители с хорошо выраженным перигнатическим пояском и челюстным аппаратом; крупный перистом и хорошо выраженные жаберные щели у большинства родов; преобладание форм с верхним перипроктом, контактирующим с верхним

щитком (последний с 5 генитальными пластинками и 4 генитальными порами) и с однорядным расположением пор в амбулакрах; с поздней юры появляются формы с развитыми полупластинками и трехрядным расположением пор на оральной поверхности (*Rugosyrina*).

Отряд *Cassiduloida* представлен 3 семействами (1 вымирает) и 10 родами (6 вымирают). Для юрских кассидулоидов характерно простое строение флюселли (галеропигиды, нуклеолитиды), усложнение ее у клипейд; формирование петалоидных амбулакров; наличие дополнительных пластинок в вершинном щитке, постепенная их редукция; тетрабазальный вершинный щиток и двойные поры в амбулакрах вне петалоидов.

Отряд *Spatangoida* представлен 2 семействами, являющимися родоначальниками 2-х подотрядов, и 12 родами (8 вымирают в юре, 2 - в самом начале мела, 2 доживает до конца неокома). Характерные черты юрских спатангоидов - разорванный вершинный щиток (обычно с дополнительными и катенальными пластинками), протостернальный или гапlostернальный пластрон, полное отсутствие фасциол, центральный или передний перистом.

9. "Р а н н е м е л о в о й" э т а п начинается с берриаса и продолжается до баррема включительно.

В отряде *Holactypoida* насчитывается 4 семейства (1 новое) и 7 родов (4 новых). Характерно - преобладание форм с краевым и нижним перипроктом; появление достоверных представителей с 5 генитальными порами; распространение полупластинки в амбулакрах на аборальную поверхность (*Holactypidae* и *Echinoneidae*); первое появление форм с развитыми внутренними перегородками (*Discoididae*).

В отряде *Cassiduloida* - 3 семейства (1 новое) с 10 родами (6 новых). Принципиальных отличий в организации по сравнению с юрским этапом почти нет. Происходят лишь частные преобразования, связанные с изменением структуры филлодиев, положения перипрокта и т.д.

Отряд *Spatangoida* представлен 4-мя семействами и 14 родами (10 новых). Два новых семейства, *Holasteriidae* и *Toxasteridae*, относящиеся соответственно к подотрядам *Meridosternina* и *Amphisternina*, характери-

зуются принципиальной новой чертой — "сомкнутым" вершинным щитком. Диаастериды и коллиритиды с разорванным вершинным щитком угасают в течение этого этапа (? один род доживает до альба). Токсастериды характеризуются гапlostернальным или протамфистернальным пластроном, этмофрактным вершинным щитком; холастериды — гапlostернальным или меридостернальным пластроном, удлинённым вершинным щитком. Фасциолы отсутствуют, кроме появляющейся впервые в истории отряда анальной фасциолы у рода *Tetragomana*.

Ю. "Среднемеловой" этап начинается с апта и продолжается до нижнего турона.

Отряд *Holcysteroidea* представлен 6 семействами (2 новых, одно из которых вымирает в конце сеномана), 13 родами (6 новых). Этап характеризуется появлением новых черт — косоугольного перипрокта, этмолитического вершинного щитка (*Anorthopygia*); у ряда форм хорошо выражен косоугольный перистом. Происходит сокращение количества форм с жаберными вырезами. Расцвет родов с 5 генитальными порами (6 родов).

Отряд *Cassiduloidea* представлен 7 семействами (4 новых), 20 родами (10 новых). Происходят перестройки в строении петалоидов и флюселли. Преобладают формы с двойными амбулакральными порами вне петалоидов. Все представители с тетрабазальным вершинным щитком. Появляются (в сеномане) первые роды с буккальными порами, но с сохранением двойных пор вне петалоидов, а также формы с буккальными порами и с единичными порами вне петалоидов.

Отряд *Spatangoidea* представлен 6 семействами (3 новых, одно из которых появляется в сеномане? и представлено одним родом *Guettaria*) и 22 родами (18 новых). Вымирает последний род коллиритид (альб). Меридостернины характеризуются меридостернальным пластроном и появлением первой маргинальной фасциолы (*Guettaria*, *Cardiaster*). Амфистернины характеризуются протамфистернальным пластроном, развитием углублённых петалоидов, появлением перипетальной фасциолы (у хемиастерид, с апта) и субанальной фасциолы (у микроастерид, с сеномана). Широко представлены формы без фасциол.

II. "Позднемеловой" этап начи-

нается в позднем туроне и продолжается до конца маастрихта.

Он характеризуется развитием обширных морских трансгрессий и широким распространением тонких известковых осадков, что явилось важной предпосылкой для небывалого до этого времени расцвета многих групп неправильных морских ежей, прежде всего — спатангоидов. Конец маастрихта знаменуется довольно сильной регрессией и вымиранием ряда семейств, большинства родов и почти всех видов неправильных морских ежей.

Отряд *Holasteroidea* представлен 5 семействами (I новое) и 9 (? II) родами (I новый), к концу этапа вымирают представители 4 семейств и все роды, кроме одного. Характерно — отсутствие форм с верхним перипроктом и жаберными вырезками; преобладают формы с редуцированным челюстным аппаратом и вершинным щитком с 4-мя генитальными порами, с развитыми полупластинками в амбулакрах и четко выраженным трехрядным расположением пор (*Copulus*), но вместе с тем приобретают распространение и формы с простыми амбулакральными пластинками (*Galerites*).

Отряд *Cassiduloidea* представлен 6 семействами (I новое) и 25 родами (17 новых), к концу этапа вымирают 2 семейства и 24 рода. Характерно преобладание форм с единичными амбулакральными порами вне петалоидов и буккальными порами. В сеноне появляются первые роды с монобазальным и угасают (к концу маастрихта) все роды с тетрабазальным вершинным щитком.

Отряд *Spatangoidea* представлен II семействами (7 новых) и 48 родами (35 новых). К концу этапа вымирает 3 семейства и 35 родов. Для этого отряда этап характеризуется широкой адаптивной радиацией групп, связанной главным образом с выработкой приспособлений к закапывающемуся образу жизни (предпосылки — эволюционный уровень спатангоидов к началу этапа и наличие благоприятных условий — широкое распространение карбонатных илов). Большинство спатангоидов характеризуется наличием различных типов фасциол — субанальной (микрастериды и роды *Galeaster*, *Basseaster*), перипетальной (хемиастериды, корастериды, сомалиастериды), маргинальной (стегастериды); впервые появляются формы с

сочетанием перипетальной и субанальной фасциол (*Plesias-
ter*, цивластериды) и с сочетанием перипетальной и латеро-
анальной фасциол (схивастериды). У большинства представи-
телей подотряда *Amphisternina* развит пластрон мезам-
фистернального типа; у подотряда *Meridosternina*, наряду
с меридостенальным, появляются ортостернальный и метастер-
нальный пластроны. Для первого подотряда характерен этмо-
фрактный тип вершинного щитка, но появляется первый этмо-
литический щиток (*Linthia* - с сенона); для второго под-
отряда - удлинённый щиток. В сеноне появляется тенденция
к редукции генитальных пор (*Ornithaster*, *Cyclaster*
с 3-мя генитальными порами). К концу маастрихта вымирает
большинство характерных меловых родов подотряда *Meridos-
ternina*; в самом конце маастрихта появляются весьма
своеобразные представители этого подотряда - роды *Vasse-
aster* и *Galeaster*, которые по ряду признаков (суб-
анальная фасциола, меридоплакоидные интерамбулакры и др.)
тяготеют к современным абиссальным семействам *Urechin-
idae* и *Pourtalesidae*. Необходимо отметить вымирание в
маастрихте микростерид, весьма специализированных предста-
вителей подотряда *Amphisternina*, группы весьма распро-
страненной и в значительной мере определяющей облик поздне-
меловой фауны морских ежей.

12. "Р а н н е п а л е о г е н о в ы й" (датско-
палеоценовый) э т а п.

С начала датского века отмечается трансгрессия мо-
ря, правда не столь обширная как в позднемеловую эпоху. В
областях, где были развиты карбонатные, обычно мелководные,
фации (органогенно-обломочные известняки, песчанистые из-
вестняки) также были довольно обильны неправильные морские
ежи. Монский век характеризовался общей регрессией, значи-
тельным сокращением областей обитания морских ежей. В ряде
районов (на территории СССР - это Крым, некоторые районы
Кавказа, Мангышлак, Зап.Туркмения) монские отложения завер-
шают собой единый датско-монский цикл осадконакопления и
также неплохо охарактеризованы фауной морских ежей, весь-
ма сходной с датской, но с исчезновением ряда датских и
появлением некоторых типично монских видов. Рубеж между

мономом и танетом почти повсеместно характеризуется пере-
рывом в осадконакоплении, а трансгрессия танетского моря
знаменуется, в основном, накоплением терригенных, реже
терригенно-карбонатных осадков. Позднепалеоценовые морские
ежи известны из ограниченного числа районов, наиболее до-
стоверные в отношении стратиграфической датировки и наибо-
лее богатые видами комплексы позднепалеоценовых (танетских)
морских ежей известны с территории СССР (Крым, Абхазия, Да-
гестан, Мангышлак). Эти комплексы по родовому составу близки
к датско-нижнепалеоценовым, но характеризуются появле-
нием немногочисленных новых родов и, по-видимому, почти
полной сменой видового состава. В целом для датско-палео-
ценовых фаун неправильных морских ежей характерно сильное
обеднение систематического состава по сравнению с поздним
мелом, существование небольшого числа позднемеловых родов
(представленных иными, чем в позднем меле, видами), существо-
ванием ряда специфических датско-палеоценовых родов, не-
которые из которых появились в самом конце маастрихта, по-
явлении первых немногочисленных, но очень характерных,
представителей типично кайнозойских групп, расцвет которых
падает уже на следующий этап.

Отряд *Holactypoida* представлен I семейством с
одним родом *Globator* s.l. Его представители на данном
этапе несут ряд новых черт - поперечно скошенный перистом,
отсутствие челюстного аппарата; неконтактирующие друг о
другом задние глазные пластинки в вершинном щитке; по-
лупластинки в амбулакрах только на оральной стороне, где
трехрядное расположение пор выражено не четко.

Отряд *Cassiduloida* представлен 4 семействами и
7 родами (все новые). Все представители отряда characterизу-
ются единичными амбулакральными порами вне петалоидов, бук-
кальными порами и монобазальным вершинным щитком, т.е. име-
ют уже "кайнозойский облик".

Отряд *Spatangoida* представлен 10 семействами
(2 новых, 3 появились в самом конце мела - маастрихте), 29
родами (16 новых, 17 вымирают в датском веке и палеоцене);
ряд родов - эндемичные, имеющие узко провинциальное рас-
пространение. Для *Meridosternina* характерны - меридо-

стернальный и ортостернальный пластроны (отсутствует метастернальный), меридоплакоидное строение интерамбулакров (у урехинид и пурталезинид), слияние передних генитальных пластинок (*Galeaster*), ? отсутствие форм с маргинальной фасциолой. Для представителей *Amphisternina* характерно преобладание форм с мезамфистернальным пластроном; значительное распространение форм с этмолитическим верхним щитком (схизастериды, сомалиастериды, перикосмиды), наряду с существованием форм с этмофрактным щитком. Почти все опатангоиды обладают фасциолами, кроме редких холастерид и новой своеобразной типично кайнозойской группы (*Isaster*). Впервые появляются роды с сочетанием перипетальной и маргинальной фасциол. Широко представлены формы с 3-мя и 2-мя (*Kertaster*, *Brightonia*) генитальными порами. Очень характерно распространение в дат-палеоцене и исчезновение к концу палеоцена родов, которые можно считать предками современных абиссальных урехинид (*Garrupaster*, *Romas - ter*) и пурталезинид (*Galeaster*) и батинального рода *Isopatagus* (*Isaster*).

13. "К а й н о з о й с к и й" (эоценово-четвертичный) этап начинается с раннего эоцена, но наиболее ярко черты этого этапа проявляются со среднего эоцена, когда отмечаются обширные трансгрессии и отложение на больших территориях карбонатных илов и органогенных (нуммулитовых) известняков. Можно сказать, что с эоцена все группы неправильных морских ежей характеризуются "кайнозойским обликом". С этого времени известно большинство семейств современных неправильных морских ежей и многие современные роды (мы сознательно опускаем данные по смене родового состава внутри этого этапа, в частности на рубеже палеогена и неогена, т.к. это не представляется важным в рамках настоящего обзора).

Отряд *Holactypoida* представлен 3 семействами (*Echinoneidae*, и 2 новых - *Conoclypidae*, *Oligorygidae* *)

*) Эти два семейства настолько сильно отличаются от других *Holactypoida*, что, по-видимому, должны быть выведены из состава этого отряда. Так, П.М.Кир (Кир, 1967) предложил олигопигид выделить в самостоятельный отряд *Oligorygoida*.

и 9 родами (6 новых). Характерные черты новых семейств - наличие челюстного аппарата, монобазального вершинного щитка, петалоидных (субпеталоидных) амбулакров, пищевых желобков (*Солослюрис*). Формы с редуцированным челюстным аппаратом (*Echinoneidae*) являются позднемеловыми реликтами и известны, в основном, из современной фауны.

Отряд *Clupeasteroidea* представлен 17 семействами и 72 родами - все появляются в эоцене и позднее, за исключением одного семейства *Fibulariidae* с двумя родами - *Fibularia* и *Echinocyathus*, для которых имеются сведения о появлении их в конце маастрихта (данные о присутствии их в Датском ярусе и палеоцене отсутствуют). Эта типично кайнозойская группа характеризуется наличием уплощенного панциря, челюстного аппарата, сложного внутреннего скелета, монобазального вершинного щитка и пищевых желобков на оральной стороне. Характерны переход к пассивному питанию (сестонофаги-седиментаторы) и освоение грубых песчаных грунтов на мелководье.

Отряд *Cassiduloidea* представлен 5 семействами (I новое, с плиоцена) и 15 родами (II новых); многие роды угасают в течение палеогена и неогена и до современности доживает лишь 6 родов. Все представители, как и в предыдущем этапе, характеризуются "кайнозойскими чертами", т.е. единичными амбулакральными порами вне петалоидов, буккальными порами и монобазальным вершинным щитком.

Отряд *Spatangoida* представлен 15 семействами (7 новых, 3 известны только по современной фауне - калимиды, астеростоматиды, эропсиды; урехиниды на этом этапе представлены единственным родом *Chelonechilus* из миоцена, а пурталезиды и изастериды неизвестны совсем - можно предположить, что последние три группы уже в палеоцене и эоцене перешли к существованию на больших глубинах и потому отсутствуют в ископаемом состоянии), 159 родами (152 новых). На этом этапе представители подотряда *Meridosternina* являются реликтовой группой (всего 18 родов, из которых 15 являются современными батинальными и абиссальными формами), характеризуются ортостернальным пластроном, удлинненным вершинным щитком, сильно измененным у многих

абиссальных форм (редукция генитальных пор до двух, слияние генитальных пластинок, отрыв задних глазных пластинок и т.д.), субанальной и редко маргинальной фасциолами, весьма необычной бутылкообразной формой панциря у пурталезид. Этот этап можно считать эпохой расцвета подотряда *Amphisternina* (появляется 6 новых семейств, а в других пяти почти полностью обновляется родовой состав). Представители этого подотряда характеризуются фасциолами всех типов (впервые появляется внутренняя фасциола), большинство имеют этмолитический вершинный щиток, у ряда групп наблюдается редукция генитальных пор до 2-х и образование монобазального щитка; широко представлены формы с пластроном ультрафистернального типа; появляются и получают широкое развитие формы с сильно дифференцированными "первичными" иглами. Все эти особенности отражают разнообразие приспособления к закапывающему образу жизни и связаны с освоением различных грунтов (в том числе и грубых, песчаных) и различных глубин моря.

14. На основании пранализированного выше материала можно отчетливо видеть, что на рубеже мезозоя и кайнозоя происходит резкая смена (масштаб изменений гораздо более значительный, чем на любом рубеже между предшествующими этапами) в группах неправильных морских ежей, которая проявляется "ступенчато":

1) на рубеже маастрихтского и датского веков вымирает большинство мезозойских (позднемеловых) групп (всего вымирает 9 семейств и 69 родов); вымирание и угасание подотрядов, семейств и родов происходит постепенно, начиная с позднего сенона; более резкой представляется смена видового состава, который, по-видимому, полностью обновляется на этом рубеже;

2) датско-палеоценовые фауны образуют самостоятельный, очень характерный, "промежуточный" комплекс с небольшим количеством позднемеловых элементов (вспышка в видообразовании в некоторых позднемеловых родах, как например *Echinocoelus*, преобладание этих видов в некоторых разрезах датского яруса, нередко приводило к ложному представлению о "меловом" облике датских фаун морских ежей), со своеобраз-

ными родами, свойственными только датскому и палеоценовому векам и небольшим количеством типично кайнозойских родов, появившихся в это время (иногда в самом конце маастрихта) и давших начало группам, основное развитие которых происходит в эоцене и позднее; к этому времени относится также распространение родов, давших, по-видимому, начало некоторым современным глубоководным семействам спатангоидов;

3) начало эоцена характеризуется исчезновением почти всех сохранившихся меловых реликтов и знаменуется появлением (всего в эоцене появилось II семейств и 99 родов) и расцветом новых типично кайнозойских групп.

РАЗВИТИЕ И ВЫМИРАНИЕ АММОНОИДЕЙ И БЕЛЕМНОИДЕЙ НА РУБЕЖЕ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА

1. Все имеющиеся в литературе указания о находках в датских и более высоких отложениях аммонитов (попутно следует отметить — и белемнителлид, рудиотов и иноцерамов, а также динозавров) при проверке не подтверждаются, что объясняется следующими причинами:

а. Переотложением верхнемеловых форм (например, ростров белемнитов в основании дания Крыма и Польши, ядер скафитов в основании датских отложений Дании и т.п.) в датских или палеогеновых слоях.

б. Недоразумениями, основанными на "суммарных" (не послонных) сборах фауны из разрезов (например, Седум отмечал, что из разрезов мыса Стевенс на о. Зеландия, вскрывающих верхние горизонты маастрихта и датские отложения, в прежнее время — в XIX в. и в начале XX в. — фауну собирали без строгой привязки к отдельным горизонтам; поэтому в литературе появлялись указания о находках аммонитов в нижней части дания).

в. Неверным определением возраста (занижением нижней границы дания) выделяемых стратиграфических подразделений в разрезах ряда регионов (в Ю. Франции — Даген, Сен и др.; в Сев. Африке и на Ближнем Востоке первые стратиграфы — Циттель, Бланкенгорн и многие другие — к "данию" отнесли аммонитоносные слои, которые впоследствии оказались маастрихтскими, а частично даже кампанскими).

г. Слишком большим значением, которое придавалось при межрегиональных корреляциях некоторым отдельным формам. Так например, в литературе укрепились представления только о датском возрасте *Herzoglossa danica* (Schloth.), а для Индии и Северной Африки еще и *Venericardia beaumonti* (d'Arch. et Haime). Затем было показано, что помимо *V. beaumonti* существует еще ряд весьма близких видов

и подвидов, трудно различающихся и распространенных от маастрихта до палеоцена включительно. Сказанное полностью относится и к *H. danica*. Обычно каждый из названных видов понимался "широко", включая родственные формы. А это приводило к неверным стратиграфическим корреляциям, ибо из разрезов одного региона *V. beaumonti* описывалась с иноцерамами и аммонитами, тогда как в другом регионе она указывалась из слоев, охарактеризованных палеогеновыми моллюсками.

2. Все это случаи были рассмотрены в специальной статье /Найдин, 1960/, после опубликования которой появились новые сведения о находках остатков типичных поздне-меловых групп в датских и палеогеновых слоях. Имеющиеся в литературе сведения о находках динозавров в датских отложениях различных районов Мира рассмотрены в статьях Елецкого /Jeletzky, 1960, 1962/. По его данным, все утверждения о находках "датских" динозавров основаны на ошибочном определении возраста отложений, заключающих остатки этих рептилий.

а. По Мацумото /Matsumoto, 1964/, в отложениях группы Немуро на о.Хоккайдо вместе с фораминиферами датского облика (*Globigerina triloculinoidea* Plum., *G. pseudobulloidea* Plum., *G. daubjergensis* Brönn.) находятся макроископаемые маастрихтского типа: иноцерамы и аммониты - *Pachydiscus* aff. *obsoletus* Mats., *Anagaudryceras* aff. *mikobokense* Collign., *Neophylloceras* sp. (*N. hetonaiensis* Mats. --- по Yoshida, 1961). Большая часть отложений группы Немуро, по Йошида /1961/, относится к верхнему хетонаю (маастрихту), но не исключено, что верхняя ее часть принадлежит палеогену (данию). По Йошида, датские фораминиферы и аммониты заключены в различных горизонтах отложений группы (их мощность 3000 м!).

б. По Рейменту /1961; Reumont, 1960, 1964, 1965/, в датских отложениях Нигерии, охарактеризованных *Globigerina daubjergensis* Brönn., *G. triloculinoidea* Plum., *G. pseudobulloidea* Plum., были найдены обломки аммонитов (определения не приводятся). В работе 1960 г. Реймент сообщает о находке одного обломка аммонита в датских отло-

жениях, вскрытых скважиной Арароми (юго-западная часть Нигерии), причем отмечается возможность его переотложения. В работах 1964 и 1965 гг. говорится уже о нескольких аммонитах, сохранность которых, по-видимому, исключает их переотложение (сохранилась арагонитовая раковина).

в. Появились данные о находках в Республике Мали нескольких ядер *Indoceras africanense* Iljin в отложениях, заключающих комплекс фораминифер датского яруса — основания нижнего палеоцена /Крашенинников, Трофимов, 1969; Ильин, Крашенинников, Трофимов, 1970/.

3. Сведения о находках аммонитов в датских и даже еще более молодых отложениях представляют исключительный интерес. Вполне вероятно, что отдельные представители аммонидей существовали еще в начале кайнозоя. Подобную возможность исключить нельзя, особенно в свете полученных в последние десятилетия достоверных данных о существовании в современных океанах реликтовых групп (*Neopilina* из моноплакофор, *Latimeria* из кистеперых и др.).

Не исключено, что именно в Африке при общей регрессии в конце позднего мела возникли условия, благоприятные для переживания аммонитов. В частности, Реймент /1965/ объясняет локальное распространение отдельных видов либикоцерасов существованием в маастрихте изолированных провинций, в которых развивались самостоятельные виды.

Все случаи находок реликтовых мезозойских групп в постмаастрихтских отложениях должны быть всесторонне проанализированы. Прежде всего должно быть тщательно прослежено изменение фаунистических комплексов в тех разрезах, в которых найдены аммониты или другие реликтовые для кайнозоя группы. В случае Мали осуществлен, проведенный "сверху", анализ изменения бентосных фораминифер. Но нет представления о последовательной смене снизу вверх по разрезу как бентосных фораминифер, так и других групп организмов. Правда, подстилающие отложения верхнего мела бедны органическими остатками, а горизонт с *Indoceras* на больших пространствах отсечен снизу толщей континентальных песчаников, но тем осторожнее следует формулировать выводы о стратиграфической принадлежности отдельного комплекса в данном ре-

гионе. Очевидно, также следует иметь в виду, неоднократно подчеркивавшуюся Дижченко /1968, 1969/, связь организмов и особенно комплексов микрофауны с условиями осадконакопления. Если возможно допустить "доживание" аммонитов в отдельных районах до кайнозоя, то в равной мере (и, пожалуй, даже с большим основанием) можно предположить появление комплекса бентосных фораминифер опять-таки в отдельном районе значительно раньше, чем в остальных регионах Мира.

4. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что представители отдельных родов позднемеловых аммонитов подходят к рубежу мезозоя-кайнозоя "ступенчато". Очень существенным является то обстоятельство, что "последними аммонитами" в различных регионах могут быть представители различных родов. Так, например, в Марокко "последними аммонитами" являются бакулиты, а пахидискусы исчезают еще в кампане, тогда как соотношение этих родов на Коржковом нагорье обратное: бакулиты исчезают ранее пахидискусов. Это связано с тем, что пространственное и вертикальное распространение аммонитов контролировалось фациальной обстановкой, т.е. на общую картину изменения аммонитов в конкретных регионах накладывалось воздействие местных физико-географических условий.

5. Из белемнитид рубеж мезозоя-кайнозоя переходят лишь представители семейства *Bayanoteuthidae* Naef, 1922 см. Jeletzky, 1966, в составе которого известен только один род *Bayanoteuthis* Munier-Chalmas, 1872. Виды этого рода чрезвычайно редко были находимы в эоценовых отложениях Зап.Европы. Весьма узкий фрагмкон (угол его конуса 90°), отсутствие брюшной щели, необычайно длинный ростр, покрытый продольной штриховкой и ряд других признаков байанотейтисов исключает возможность генетически связать их с двумя последними позднемеловыми семействами — белемнителлидами (Сев.полушарие) и димитобелидами (Южн.полушарие). Еще Неф / Naef, 1922/ отмечал, что по форме ростра байанотейтисы напоминают юрских цилиндротейтисов. Несомненно, корни этого загадочного и вне всякого сомнения реликтового для кайнозоя рода следует искать на ранних стадиях развития ствола белемнитид.

6. Автор присоединяется к точке зрения Гроссуэра /Grossouire, 1897 /, предлагающего фиксировать кровлю меловой системы по исчезновению аммонитов. Действительно, по исчезновению аммонитов, рудистов, иноцерамов и ряда других групп организмов граница маастрихт — даний устанавливается с необычайной отчетливостью. Это вовсе не означает, что все перечисленные группы исчезают внезапно на указанном рубеже. Очевидно, более правильно говорить об относительно быстром их сокращении в течение маастрихтского века. Никким образом не исключается возможность находок реликтов этих типичных позднемеловых групп в датских и более молодых отложениях.

РАЗВИТИЕ ФАУНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛУСКОВ НА РУБЕЖЕ
МЕЗОЗОЯ И КАЙНОВОЯ

1. Двустворчатые моллюски были очень широко распространены в поздне меловых и палеоценовых бассейнах и характеризовались огромным разнообразием форм. В это время обитали представители всех трех надотрядов, выделенных в составе класса *Bivalvia*. Л.А.Невесской, О.А.Скарлато, Я.И. Старобогатовым и А.Г.Эбервиным (1971) по строению каберного аппарата, пищеварительной системы и замочного аппарата раковины; из 14 отрядов отсутствовали лишь виды отряда *Placocardida*, вымершие в карбоне, и *Verticordiida*, появившиеся в третичное время.

2. Л.А.Невесская (1972), проследившая эволюцию двустворчатых моллюсков по отдельным геологическим периодам, пришла к выводам, очень важным как для понимания всей истории становления класса, так и для особенностей его развития на границе мезозоя и кайнозоя. По ее данным граница эта отмечается с одной стороны "пиком" вымирания родов, семейств и подсемейств в меловой период (особенно таксонов первых двух рангов), с другой стороны — увеличением появления новых родов и семейств в третичное время и достижением наибольшего разнообразия класса. Период ускоренного формообразования в кайнозое, последовавший за периодом ускоренного вымирания в мелу, автор связывает с радиацией в освободившиеся экологические ниши. В меловой период для надотрядов *Autobranchia* и *Protobranchia* отмечено уменьшение числа новых семейств, для *Septibranchia*, наоборот, этот период характеризуется "пиком". В третичное время интенсивное образование новых семейств отмечается лишь для *Autobranchia*. Меловой "пик" для отрядов является предшественником "пика" числа новых родов, семейств и надсемейств в третичное время, причем появление новых отрядов в этот период сокращается. С мелового времени господство от групп эпифауных и инфауных фильтраторов без хо-

Изменение родового состава двуклассовых моллюсков в поздней пре-эocene

Таблица 1

| Мезозойская | Эпохи | Э р ы | |
|---------------|-------------------------------|---|-------|
| | | Эпохи | Эпохи |
| Позднеюрская | Позднеюрская | Общее число родов | 201 |
| | | % от всех родов класса (степень разнообразия) | 10,2 |
| | | Число новых родов | 38 |
| | | % новых родов (степень обновления) | 18,9 |
| | | Число специфичных родов | 23 |
| | | % специфичных родов (степень специфичности) | 11,4 |
| | | Число вымерших родов | 79 |
| | | % вымерших родов (степень обеднения) | 39,3 |
| | | Число проходящих родов | 107 |
| | | % проходящих родов (степень стабильности) | 53,2 |
| | | Число современных родов | 36 |
| | | % современных родов (степень рецентности) | 17,9 |
| Кайнозой-ская | Палеоценовая (включая Даниил) | Общее число родов | 190 |
| | | % от всех родов класса (степень разнообразия) | 9,6 |
| | | Число новых родов | 65 |
| | | % новых родов (степень обновления) | 34,2 |
| | | Число специфичных родов | 3 |
| | | % специфичных родов (степень специфичности) | 1,6 |
| | | Число вымерших родов | 7 |
| | | % вымерших родов (степень обеднения) | 3,7 |
| | | Число проходящих родов | 121 |
| | | % проходящих родов (степень стабильности) | 63,8 |
| | | Число современных родов | 130 |
| | | % современных родов (степень рецентности) | 68,4 |
| Позднеюрская | Позднеюрская | Общее число родов | 381 |
| | | % от всех родов класса (степень разнообразия) | 19,3 |
| | | Число новых родов | 141 |
| | | % новых родов (степень обновления) | 37,0 |
| | | Число специфичных родов | 57 |
| | | % специфичных родов (степень специфичности) | 15,0 |
| | | Число вымерших родов | 65 |
| | | % вымерших родов (степень обеднения) | 17,0 |
| | | Число проходящих родов | 232 |
| | | % проходящих родов (степень стабильности) | 61,5 |
| | | Число современных родов | 241 |
| | | % современных родов (степень рецентности) | 63,3 |
| Позднеюрская | Позднеюрская | Общее число родов | 427 |
| | | % от всех родов класса (степень разнообразия) | 21,6 |
| | | Число новых родов | 244 |
| | | % новых родов (степень обновления) | 57,2 |
| | | Число специфичных родов | 194 |
| | | % специфичных родов (степень специфичности) | 45,4 |
| | | Число вымерших родов | 303 |
| | | % вымерших родов (степень обеднения) | 71,0 |
| | | Число проходящих родов | 74 |
| | | % проходящих родов (степень стабильности) | 17,3 |
| | | Число современных родов | 90 |
| | | % современных родов (степень рецентности) | 21,0 |
| Позднеюрская | Позднеюрская | Общее число родов | 274 |
| | | % от всех родов класса (степень разнообразия) | 13,9 |
| | | Число новых родов | 143 |
| | | % новых родов (степень обновления) | 52,2 |
| | | Число специфичных родов | 46 |
| | | % специфичных родов (степень специфичности) | 16,8 |
| | | Число вымерших родов | 73 |
| | | % вымерших родов (степень обеднения) | 26,7 |
| | | Число проходящих родов | 104 |
| | | % проходящих родов (степень стабильности) | 38,0 |
| | | Число современных родов | 67 |
| | | % современных родов (степень рецентности) | 24,5 |

рово развитых сифонов переходит к группе инфузных фильтраторов с развитыми сифонами (отряд *Venerida*). В меловой период очень разнообразно была представлена группа эпифузных прикрепляющихся фильтраторов (отряд *Hippuritida*).

3. Для детализации картины смены фауны двустворчатых моллюсков на границе мезозоя и кайнозоя были прослежены изменения в составе их родов и семейств в течение отдельных эпох (т.е. за более короткие промежутки времени, чем период). Данные по распространению родов и семейств во времени взяты из *Treatise on Invertebrate Paleontology (vol.1,2,3)*, где в принятой стратиграфической схеме верхний мел заканчивается маастрихтом, датий же отнесен к палеоцену. Анализ родового состава двустворчатых моллюсков от поздней при до эоцена включительно (таблица I) показал, что позднемеловая эпоха характеризовалась наибольшим общим числом родов - 21,6% от 1974 всех известных родов двустворчатых моллюсков (палеоценовая соответственно наименьшим - 9,6% от числа всех известных родов); наибольшим процентом новых родов - 57,2 (в палеоценовую эпоху он был значительно меньше - 34,2, но не минимальным, т.к. в позднемеловую эпоху он составлял 18,9%); наибольшим процентом специфических родов (т.е. родов, свойственных только этому времени) - 45,4 (палеоценовая соответственно наименьшим - 1,6); наибольшим процентом вымерших родов - 71 (палеоценовая соответственно наименьшим - 3,7); наименьшим процентом проходящих родов - 17,3 (палеоценовая соответственно наибольшим - 63,8). Наконец, на границе позднего мела и палеоцена произошло резкое возрастание содержания современных родов - от 21 до 68,4%.

4. Следовательно, в родовом составе двустворчатых моллюсков позднемеловой эпохи (исключая датский век) по сравнению с ближайшими по времени, произошли огромные изменения. Появилось значительное количество новых родов, подавляющая часть которых была свойственна только данному времени. Особенно много специфических родов было в очень своеобразном по своему строению отряде *Hippuritida*. Процесс вымирания родов в это время был еще более грандиозным, особенно в отрядах *Astartida*, *Cyrtodontida*, *Venerida* и *Hippuritida*, относящихся к подотряду *Autobranchia*. Про-

Таблица 2

Вымирание и появление семейств и родов *Vivalvia*
на рубеже мезозоя и кайнозоя

| оеноман - маастрихт | | | | даний - верхний палеоцен | | | |
|---|---------------------------------------|--|-----------------------------------|--------------------------|---------------------------------------|---|--------------------------------|
| Вымершие семейства | Число вымерших родов в данных сем-вах | Число вымерших родов в других сем-вах отряда | Общее число вымерших родов отряда | Новые семейства | Число новых родов в данных семействах | Число новых родов в других сем-вах отряда | Общее число новых родов отряда |
| | | | | | | | |
| <u>Надотряд</u> Protobranchia Pelseneer | | | | | | | |
| Отряд Stenodontida Douville | | | | | | | |
| Isoarcidae | 1 | 3 | 4 | Tindariidae | 1 | 3 | 4 |
| <u>Надотряд</u> Autobranchia Grobben | | | | | | | |
| Отряд Actinodontida Douville | | | | | | | |
| Trigonioididae | 2 | 32 | 34 | - | - | 10 | 10 |
| Отряд Cyrtodontida Scarlato et Starobogatov | | | | | | | |
| Chondrodontidae | 1 | | | - | - | | |
| Posidonidae | 1 | | | - | - | | |
| Oxytomidae* | 1 | | | - | - | | |
| Inoceramidae* | 6 | | | - | - | | |
| Buchiidae* | 3 | 50 | 62 | - | - | 3 | 2 |
| Отряд Pectinida H. Adams et A. Adams | | | | | | | |
| Terquemidae* | 1 | 4 | 5 | - | - | - | - |
| Отряд Pholadomyida Newell | | | | | | | |
| - | - | 4 | 4 | - | - | 1 | 1 |

(Продолжение таблицы 2)

| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|----|----|-----|-----------------------|---|----|----|
| Отряд <i>Astartida</i> Scarlato et Starobogatov | | | | | | | |
| <i>Neomionotidae</i> | 1 | | | <i>Erycinidae</i> | 2 | | |
| <i>Tancrediidae*</i> | 1 | 22 | 24 | <i>Kelliidae</i> | 1 | 16 | 19 |
| Отряд <i>Carditida</i> Scarlato et Starobogatov | | | | | | | |
| <i>Musconchidae</i> | 1 | 6 | 7 | - | - | 7 | 7 |
| Отряд <i>Hippuritida</i> Newell | | | | | | | |
| <i>Requienidae*</i> | 7 | | | - | - | | |
| <i>Monopleuridae*</i> | 6 | | | - | - | | |
| <i>Caprotinidae*</i> | 6 | | | - | - | | |
| <i>Caprinidae*</i> | 17 | | | - | - | | |
| <i>Hippuritidae*</i> | 18 | | | - | - | | |
| <i>Radiolitidae</i> | 38 | - | 92 | | - | 1 | 1 |
| Отряд <i>Venerida</i> H.Adams et A.Adams | | | | | | | |
| <i>Pollicidae</i> | 2 | | | <i>Kelliellidae</i> | 1 | | |
| <i>Ptychomyidae</i> | 1 | | | <i>Glossidae</i> | 1 | | |
| <i>Dicercocardiidae*</i> | 2 | | | <i>Tridacnidae</i> | 1 | | |
| <i>Icanotidae*</i> | 1 | 62 | 68 | - | - | 15 | 18 |
| Надотряд <i>Septibranchia</i> Pelseneer | | | | | | | |
| Отряд <i>Verticordiida</i> Scarlato et Starobogatov | | | | | | | |
| - | - | - | - | <i>Verticordiidae</i> | 1 | - | 1 |
| Отряд <i>Poromyida</i> Newell | | | | | | | |
| - | - | 3 | 3 | - | - | - | - |
| Отряд <i>Cuspidariida</i> Scarlato et Starobogatov | | | | | | | |
| - | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| Итого: семейств | | | 21 | | | | 7 |
| родов | | | 303 | | | | 65 |
| ----- | | | | | | | |
| *) Семейства, вымершие в маастрихте | | | | | | | |

цент проходящих родов (степени стабильности) в позднем мелу был незначителен. Современные роды в общем составе фауны играли скромную роль. Напротив, в палеоценовую эпоху роль современных родов (степень рецентности) резко возросла, вымирание родов было небольшое, новые же роды появились в гораздо большем числе, особенно в отрядах *Astartida* и *Venerida*, причем специфичные среди них практически отсутствовали. Процент проходящих родов (степень стабильности) был значительно более высокий. В целом количество родов было приблизительно в два раза меньше.

5. Установленный Л.А.Невсской (1972) меловой "пик" вымирания родов и семейств (также и надсемейств) был приурочен в основном к позднемеловой эпохе, когда вымерло 303 рода и 21 семейство (таблица 2). При этом более половины указанных семейств (12) прекратило свое существование в течение маастрихтского века (уточнить время вымирания родов в течение позднего мела пока не представляется возможным). Вымирание семейств, как и родов, происходило преимущественно в отрядах *Astartida*, *Venerida*, *Cyrtodontida* и *Hippuridida*. Увеличение появления новых родов и семейств в третичный период начинается с палеоцена, но еще более значительным оно было в эоцене (в палеоцене появляется 7 новых семейств и 65 новых родов, в эоцене соответственно 16 семейств и 141 род).

6. Таким образом, в первом приближении можно говорить о резкой смене в составе родов и семейств двустворчатых моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. Оно произошло в основном за счет их вымирания в течение позднего мела, особенно в маастрихтский век, когда прекратило свое существование наибольшее число семейств, и значительного появления рецентных групп в последующее время.

РАЗВИТИЕ И ВЫМИРАНИЕ ДИНОЗАВРОВ НА РУБЕЖЕ
МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА

1. Надотряд динозавров (*Dinosauria*), рассматриваемый многими палеонтологами, как два филогенетически независимых друг от друга отряда - ящеротазовые (*Saurischia*) и птицетазовые (*Ornithischia*), насчитывает суммарно около 30 семейств, объединяющих несколько сотен хорошо изученных видов. Динозавры были наиболее многочисленной группой мезозойских наземных позвоночных на протяжении всего мезозоя. Бесспорным временем появления динозавров в геологической летописи следует считать поздний триас, хотя их значительная радиация в эту эпоху позволяет предположить их появление раньше - в среднем триасе, но достоверных находок пока нет.

2. Динозавры в целом представляют чрезвычайно разнообразную группу в морфологическом, экологическом и эволюционном планах. Они населяли сушу, крупные пресные водоемы (реки, озера), а некоторые (зауроподы), вероятно, и прибрежную часть моря, лагуны по крайней мере. По способу питания среди динозавров были крупные и мелкие хищники, всеядные и растительноядные, адаптированные к разной растительной пище. Передвигались динозавры по суше на двух и четырех ногах; были и лазавшие по деревьям и хорошо плававшие по воде, где некоторые проводили большую часть жизни. Поэтому для разных групп динозавров появление, расцвет и угасание или вымирание приходится на разное геологическое время и на разные географические области, в зависимости от наличия (или нарушения, исчезновения) благоприятных условий существования.

3. Ни один из видов динозавров не переходит в палеоген. Для конца мела, имея в виду в Старом Свете маастрихт, а в Америке - время, соответствующее формациям Эдмонтон и

Лано, из которых последняя ранее сопоставлялась с данием, а теперь помещается обычно в маастрихт (но по формальным, а не по палеонтологическим данным), могут быть указаны 13 семейств динозавров: в подотряде Theropoda - Ornithomimidae, Deinocoelidae, Dromaeosauridae, Tyrannosauridae и Therizinosauridae; в подотряде Sauropoda - Cetiosauridae, в подотряде Ornithopoda - Hadrosauridae и Thescelosauridae; в подотряде Ankylosauria - Ankylosauridae и Pachycephalosauridae; в подотряде Ceratopsia - Protoceratopsidae, Ceratopsidae и Pachyrhinosauridae. За исключением Cetiosauridae, известного начиная с юры, и Dromaeosauridae, появившегося в конце раннего мела, все остальные II семейств ограничены лишь поздним мелом.

4. Представители перечисленных семейств концентрировались в основном в двух районах земного шара - в Центральной Азии (Гоби) и на западе Северной Америки. На территории СССР (Крым) известна единственная весьма неполная находка (задняя конечность) орнитоподного динозавра, обнаруженная в кровле маастрихтского яруса (ранее эти слои принимались за даточки). Редкие и фрагментарные остатки известны также из сенона Западной Европы, позволяя допустить существование здесь реликтовых, возможно, островных фаун. По имеющимся из Европы остаткам сенонских динозавров невозможно установить их филогенетическую связь с центрально-азиатской или северо-американской фаунами, между которыми, по-видимому, в начале маастрихта существовала фаунистическая связь и происходил обмен отдельными элементами из наиболее многочисленных семейств - гадрозавров и хищных динозавров, а также, возможно, анкилозавров, о чем свидетельствует общность или близость родов. Но зауроподы маастрихта неизвестны в Северной Америке, тогда как цератопсиды оказались ее эндемиками.

5. Общее число родов (и даже видов) динозавров в конце мела невелико. Наиболее разнообразны морфологически и экологически хищные динозавры (тероподы), среди которых есть мелкие формы (Dromaeosaurus и др.), гигантские карнозавры (Albertosaurus, Tarbosaurus, Tyrannosaurus)-величайшие наземные хищники нашей планеты, и утратившие озуб-

ление птицеподобные орнитомимиды (*Ornithomimus* и др.), ставшие, вероятно, всеядными, а также адаптированные, возможно, к питанию общественными насекомыми теризинозавры (*Therizinosaurus*), вооруженные огромными когтями на задних конечностях и, возможно, приспособившиеся к жизни на деревьях дейнохеирусы (*Deinocoelurus*), с невероятно длинными передними конечностями и кривыми когтями. Разнообразны утконосые динозавры, или гадрозавры (*Sauroporphus*, *Cheneosaurus*, *Anatosaurus*) – обитатели крупных пресных водоемов, подобно современным бегемотам, и цератопсы, или рогатые динозавры (*Leptoceratops*, *Anchiceratops*, *Triceratops*, *Torosaurus* и др.). Остальные семейства представлены 1–2 родами.

6. В состав динозавровых фаун в конце мела (и на протяжении мезозоя) входили обычно также крокодилы и черепахи. В местонахождениях динозавров встречаются изредка остатки лепидозавров, птерозавров и мелких примитивных млекопитающих, а из других групп (притом довольно часто) – пресноводные и прибрежно-морские рыбы, пресноводные моллюски (преимущественно двустворки), членистоногие (филлоподы, остракоды и насекомые) и, наконец, растения – как правило, в виде стволов или ветвей. Большинство динозавровых местонахождений, не только позднего мела, но и мезозоя в целом, приурочено к континентальным фациям, но на контакте с морскими, а иногда остатки динозавров встречаются и в морских мелководных фациях (Крым и др.). Это объясняется тем, что большинство динозавров, о которых нам известно, обитало на прибрежно-морских равнинах, где было обилие растительной и животной пищи.

7. Самые последние динозавры происходят из формации Ланс (или ее аналога Хелл-Крик) Северной Америки. Они немногочисленны и из 13 семейств, упоминавшихся для маастрихта в целом, можно назвать лишь 6: *Ornithomimidae*, *Tyrannosauridae*, *Nadrosauridae*, *Thescelosauridae*, *Ankylosauridae* и *Ceratopsidae*, причем каждое представлено единственным родом (и, как правило, одним видом), за исключением *Ceratopsidae*, состоящего из 2-х родов, которые насчитывают несколько видов. Остатки динозавров – *Ornitho-*

minus velox, *Tyrannosaurus rex*, *Anatosaurus annectens*, *Theoscelosaurus neglectus*, *Ankylosaurus magniventris*, *Triceratops calicornis*, *Torosaurus gladius* и др., найдены близ кровли формации Лано. Выше - с незначительным стратиграфическим перерывом (штаты Вайоминг и Нью-Мексико) или даже без такового (штаты Колорадо и Юта), следует формация Форт-Динон с остатками раннепалеоценовых млекопитающих в основании, отделенными от костей динозавров интервалом всего в 10-12 м. Таким образом, здесь наиболее ярка и достаточно явна смена типично мезозойской фауны (динозавров) явно кайнозойскими млекопитающими. Сходная картина наблюдается и в юго-западных штатах Канады (Альберта и Саскачеван), но здесь фауна пока менее изучена.

8. Анализируя историю динозавров в целом, можно наметить четыре больших этапа в их развитии.

В начале позднего триаса появляются первые динозавры, и в течение этой короткой эпохи происходит их быстрая радиация в нескольких эволюционных направлениях: среди ящеротазовых обособляются целурозавры, карнозавры и прозауруподы и наряду с ними - примитивные птицетазовые - гетеродонтозавры. Первые две группы (инфраотряды) - хищники, третья - их вероятный дериват, развивается через всеядность в направлении растительноядности, утрачивая постепенно свойственное всем первым динозавам бипедальное передвижение. Гетеродонтозавры - исходная группа для всех птицетазовых - обладают смешанным типом зубов: передние - хищные, задние - приспособлены к перетиранию растительности. Вопрос об их происхождении от хищных динозавров или непосредственно от текодонтов, параллельно с другими отрядами архозавров, является открытым. Все триасовые динозавры - сухопутные формы и очень быстро расселяются по всей Гондване, перебираясь также и в южные части Лавразии.

В юре хищники (карнозавры) заметно увеличиваются в размерах, а растительноядные формы, также крупные (стегозавры), вооружаются мощными шипами на спине. Однако, если о ранне- и среднеюрских динозаврах почти ничего неизвестно, то поздняя юра - эпоха крупных трансгрессий, изобилует всесветным распространением зауропод (потомков прозауро-

под) - водных гигантов. Это - второй этап.

В раннемеловую эпоху, характеризующуюся общим осушением материков, число зауропод и ареалы их распространения сильно сокращаются (семейство брахиозавров вымирает), стегозавров сменяют поиттакозавры и анкилозавры и широко распространяются орнитоподы - игуанодонты, в конце раннего мела, однако, вымирающие. Ранний мел - эпоха угасания водных и обновления сухопутных форм - третий этап.

Сеноманская трансгрессия затопливает большинство ареалов распространения раннемеловых динозавров, за исключением Центральной Азии - устойчивой суши, откуда происходит очередное расселение динозавров в Среднюю Азию и Казахстан (возможно, и далее в Южную и Центральную Европу, если здесь только не уцелели свои реликты раннемеловой фауны) и на северо-восток - в Северную Америку, где, как и в самой Центральной Азии, во второй половине позднего мела происходит сначала быстрое развитие разнообразных групп - хищников, гадрозавров (потомки игуанодонтов), анкилозавров и цератопсов, испытывающих затем угасание и полное вымирание. Это последний - четвертый этап.

9. Перечисленные этапы отнюдь не носят случайного характера: появление, расцвет или вымирание отдельных групп динозавров хорошо увязывается с крупными геологическими событиями на поверхности Земли, в частности трансгрессивными или регрессивными эпохами, определявшимися постоянным движением земной коры. Именно здесь - на границе суши и моря, в зоне наибольшего распространения динозавров, происходили и наиболее резкие изменения условий их существования (климат, пищевые ресурсы и др.), нарушение общего баланса. Это неизбежно должно было приводить, как правило, к вымиранию большинства обитавших здесь динозавров, как высоко организованных и узко специализированных форм, более чувствительных, по сравнению со своими современниками и собратьями - крокодилами и черепахами, - к изменениям внешней среды.

10. Быстрая смена динозавров во времени (сохранение каждого вида, а часто и рода, не дольше геологического века) и широкое географическое распространение (все материки,

кроме Антарктиды) служат показателями их высокой ценности в качестве руководящих форм континентальных отложений мезозоя вообще и верхнего мела в частности, давая надежную палеонтологическую основу для стратиграфического расчленения и межматериковой корреляции. Приуроченность большинства динозавровых местонахождений к границе суши и моря облегчает корреляцию континентальных отложений с морскими и представляет существенный интерес для палеогеографических построений.

II. Следует считать удачным проведение границы между мелом и палеогеном (мезозоем и кайнозоем), приходящейся на время, когда в фауне позвоночных вымирает большинство рептильных групп мезозойского облика, в том числе важнейшая из них — динозавры, и на смену им появляются многие отряды плацентарных млекопитающих.

СОДЕРЖАНИЕ

| | стр. |
|---|------|
| Предисловие | 3 |
| Программа совещания | 5 |
| Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Аннотация | 7 |
| Схема описания групп в работе "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" | 12 |
| Д.П.Найдин. Методические вопросы уточнения границы мезозоя-кайнозоя и изучения существовавших на этом этапе группы животного мира | 15 |
| В.А.Вахрамеев, М.А.Ахметьев. Развитие флор на рубеже позднего мела и палеогена (по данным изучения остатков листьев) | 21 |
| Ю.И.Кац. Развитие брахиопод на рубеже мела и палеогена | 27 |
| М.М.Москвин, А.Н.Соловьев, Л.Г.Эндельман. Этапность в развитии неправильных морских ежей и их смена на рубеже мезозоя и кайнозоя | 29 |
| Д.П.Найдин. Развитие и вымирание аммонитов и белемонитов на рубеже мела и палеогена | 40 |
| Н.П.Парамонова. Развитие фауны двусторчатых моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя | 45 |
| А.К.Рождественский. Развитие и вымирание динозавров на рубеже мела и палеогена | 51 |

Редакторы - В.Н.Шиманский, А.Н.Соловьев

Подписано к печати 21/1У-1972 г.
Т-03545 Объем 3,75 п.л. Тир. 280 экз. Зак. 191
Цена 20 коп.

Офсетное производство типографии № 3
издательства "Наука"
Москва, Центр, Армянский пер., 2