

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М.В.ЛОМОНОСОВА  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ЯНИН БОРИС ТИМОФЕЕВИЧ

УДК 56.564.175

РУДИСТЫ ЮРЫ И МЕЛА

Специальность 04.00.09

Палеонтология и стратиграфия

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Москва 1985

Работа выполнена на кафедре палеонтологии Геологического факультета Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова.

Официальные оппоненты:

доктор геол.- мин. наук, академик А.Л.Цагарели,  
доктор биол. наук, ст.науч.сотр. ПИН АН СССР В.Н.Шиманский,  
доктор геол.- мин. наук, чл.-корр. АН ТадССР М.Р.Джалилов

Ведущая организация - Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт им. А.П.Карпинского (ВСЕГЕИ)

Защита состоится 29. 10. 1985 1985 г. в 15.30 час.  
на заседании специализированного совета Д 053.05.28 по палеонтологии и стратиграфии при Московском государственном университете по адресу: 119899 Москва ГСП-3, Ленгоры, МГУ, Геологический факультет, ауд. 608

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Геологического факультета МГУ, 6 этаж главного здания.

Автореферат разослан 23. 10. 1985 г.

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в 2-х экз. направлять по указанному адресу ученому секретарю.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
доктор геол.-мин.наук

/Т.Н.Горбачик/

*Т.Н. Горбачик*

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Рудисты являются своеобразной вымершей группой двусторчатых моллюсков и представляют собой интереснейший объект для исследования как в биологическом, так и в геологическом аспектах. Они широко распространены в верхнеюрских, ниже- и верхнемеловых отложениях Европы, Азии, Африки и Америки. Фауна рудистов Советского Союза составляет примерно 1/3 от общего числа родов, известных в мире. С момента появления в оксфорде до полного вымирания в конце мела рудисты испытали бурное эволюционное развитие, сопровождающееся специализацией внутреннего строения раковины, адаптацией к различным условиям существования и широкой миграцией по акваториям Мирового океана. В ряде районов Альпийского складчатого пояса они встречаются практически по всему разрезу от верхней юры до верхнего мела включительно, составляя характерную особенность руководящих видовых комплексов, что и определяет их большое значение для расчленения и корреляции разрезов, особенно в случае развития мелководных карбонатных отложений. В связи с переходом к крупномасштабному геологическому картированию территории СССР возникает необходимость разработки зональной стратиграфии верхнеюрских и меловых карбонатных отложений по рудистам. Рудисты уже давно рассматриваются в качестве прекрасных индикаторов условий осадконакопления и основных факторов палеогеографической обстановки в юрских и меловых морях. В ряде районов они являются породобразователями. Будучи теплолюбивыми организмами, рудисты в течение всего времени своего развития были приурочены к тропической и субтропической зонам Мирового океана, что разрешает применять данные по геологическому распространению родов и видов при обсуждении вопросов палеобиогеографии и палеогеографии.

Несмотря на важность данной группы для палеонтологии и геологии в упомянутых аспектах, она остается во многих отношениях недостаточно изученной. Последние сводки по рудистам были опубликованы в Советском Союзе ещё в 1960г., а в США - 1969г. За истекшие годы от-

1-1418

крыты новые местонахождения рудистов, проведено описание комплексов видов и целых фаун, выявлены многие новые особенности морфологии и палеоэкологии этих организмов, что позволяет провести переизучение рассматриваемой группы на современном уровне знаний.

Актуальность предлагаемой работы, таким образом, с одной стороны, обусловлена необходимостью обобщения результатов изучения морфологии и систематики рудистов, выявления особенностей их морфогенеза, филогенеза и экогенеза, дальнейшей разработки классификации и, в конечном итоге, создания современной сводки, а с другой стороны, она определяется задачами практического использования данных по этой группе в области стратиграфии, фациального анализа, палеобио- и палеогеографии.

Главной целью является решение научной проблемы - разработки системы и филогении и выявления закономерностей геологической истории, геохронологического и географического распространения подотряда Hippuritina. Работа по решению данной проблемы велась автором в рамках научных исследований кафедры палеонтологии по Координационным планам с Палеонтологическим институтом АН СССР (тема "Исторический морфогенез и экогенез мезозойских организмов", номер госрегистрации ОI8I300I085) и с Геологическим институтом АН СССР (тема "Разработка детальных стратиграфических схем и их палеонтологическое обоснование", ОI8I800I089).

Основные задачи: 1. Монографическое изучение всех родов рудистов, известных с территории Советского Союза, 2. Выявление основных направлений морфогенеза, 3. Разработка классификации, 4. Изучение эволюции и этапности геологического развития, 5. Выяснение стратиграфического значения рудистов для разработки региональных и межрегиональных схем верхнеюрских и меловых отложений СССР и Евразии, 6. Изучение географического распространения рудистов.

Научная новизна: 1. Дано полное монографическое описание 60 родов юрских и меловых рудистов (из них 37 с территории Советского Союза); произведена ревизия фаун рудистов из верхней юры и нижнего мела Крыма и Кавказа, верхнего мела Кавказа и Средней Азии, 2. Определены направления морфогенеза и филогенеза главных ветвей, 3. Выявлены основные закономерности эволюции группы, 4. Предложена новая классификация подотряда Hippuritina. 5. Охарактеризовано стратиграфическое распространение верхнеюрских и меловых рудистов во всех странах в пределах Альпийской палеозоогеографической подобласти и на этой основе в отложениях верхней юры, нижнего и верхнего мела ряда стран в пределах этой подобласти выделены рудистовые комплексные зоны; для

большинства районов юга СССР установлены рудистовые слои и дано их сопоставление с западноевропейскими зонами, 6. Выявлены основные закономерности палеобиогеографии юрских и меловых рудистов мира, впервые составлена серия карт-ареалов родов практически для всех веков поздней юры, раннего и позднего мела в глобальном масштабе.

Практическое значение. Комплексы видов, а во многих случаях рудистовые слои используются в стратиграфии с целью расчленения и корреляции верхнеюрских, ниже- и верхнемеловых отложений Крыма, Северного Кавказа, Закавказья, Малого Кавказа и Средней Азии, а также для корреляции разновозрастных отложений в карбонатных фациях на значительной территории восточной части Средиземноморской палеобиогеографической области. Данные по стратиграфическому и географическому распространению рудистов могут быть применены в решении задач по международным программам "Среднемеловые события", "Эволюция северного края области Тетис" и "Меловые палеоклиматы".

Результаты изучения 180 видов и 37 родов рудистов с территории Советского Союза нашли отражение в коллективных региональных работах (монографии "Ургонские отложения Советских Карпат", 1980 и "Нижний мел Юга СССР", 1985; "Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма", 1960; "Атлас нижнемеловой фауны Азербайджана" и "Атлас верхнемеловой фауны Азербайджана" (рукописи к отчету), а также в сводном томе "Стратиграфии СССР. Меловая система" (сдана в печать). Заключение автора о возрасте отложений на основании определения видов рудистов использовались в стратиграфических и геолого-съемочных работах таких производственных учреждений, как "Крымская комплексная экспедиция", "Крымморгеология", ПГО "СевКавгеология", а также научно-исследовательских организаций (ВНИИГАЗ, ИГИРГИ, ВСЕГЕИ, Ин-ты Геологии АН Грузинской, Азербайджанской и Таджикской ССР) и высших учебных заведений (Симферопольский ун-т, МГРИ, МГУ). Результаты изучения коллекции из нижнемеловых отложений Алжира переданы во ВНИИ "Зарубежгеология", где использованы в стратиграфических заключениях, а также включены в "Атлас мезозойской и кайнозойской фауны Алжира" (готовится к печати). Составленная автором родовая и видовая картотека по рудистам юры и мела будет использована при написании справочника видов отряда Hippuritida по линии научного проблемного совета ПИН АН СССР. Новые сведения по морфологии, морфогенезу, систематике, эволюции и географическому распространению рудистов включены в учебный курс "Палеонтология беспозвоночных. Раздел Bivalvia", а данные по палеобиологии - в курс "Палеоэкология" на кафедре палеонтологии МГУ.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были доложены на заседаниях МОИП, ВПО, научных конференциях и Ломоносовских чтениях Геологического факультета МГУ, кафедры палеонтологии МГУ, кафедры исторической геологии и палеонтологии Софийского университета, кафедры палеонтологии Карлова университета в Праге, а также на международных форумах: коллоквиумы на границе юры и мела в Лионе, Франция (совместно с В.А.Захаровым), по верхней юре и границе юры и мела в Новосибирске (с В.В.Друщицем, Т.Н.Горбачик), по ургону Франции и странам Средиземноморья в Лионе, Франция - (с В.Г.Черновым); на X-XII Конгрессах КБГА - (с В.Г.Черновым). Основные положения диссертации освещены в 40 публикациях.

Фактический материал. Изученная коллекция рудистов насчитывает около 4500 экз., значительная часть которых собрана в течение 25 лет лично автором в основных районах юга СССР. Около 200 экз. собрано во время геологических экспедиций в Болгарии (1973) и Чехословакии (1975). Более 1000 экз. было передано автору на определение и обработку геологами и палеонтологами различных учреждений: В.Г.Черновым, Г.П.Леоновым, Д.П.Найдиным, М.Г.Ломизе, В.Л.Сивороткиным, Д.И.Пановым, Е.И.Кузьмичевой (МГУ), Н.И.Лысенко (Симферопольский ун-т), Г.А.Ткачук (ШГО "СевКавгеология"), Э.В.Котетишвили (ГИН АН ГрССР), А.Г.Халиловым, Г.А.Алиевым, О.Б.Алиевым (ГИН АН АзССР), Т.Н.Богдановой (ВСЕГЕИ), В.А.Коротковым (ИГИРГИ), В.А.Прозоровским (ЛГУ), И.Абдуазимовой (ШГО "Ташкентгеология"), М.Р.Джалиловым и Ф.Х.Хакимовым (ГИН АН ТадССР), В.В.Козловым (НПО "Аэрогеология"), К.А.Ушко (ВНИИ "Зарубежгеология"), В.М.Нероденко (Киевский ун-т) и др.

В процессе работы автором изучались оригинальные коллекции рудистов, хранящиеся в музеях: ЦМ им.Ф.Н.Чернышева (колл. В.Ф.Пчелинцева, В.П.Ренгартена, Н.Н.Бобковой, А.А.Атабекяна), ЛГУ (колл. Н.И.Каракаша, Э.Эйхвальда), ГИН АН ГрССР, Тбилиси (колл. Н.И.Иоселиани), АЗИНЕФТЕХИМ им.Азизбекова, Баку (колл. Р.А.Халафовой); МГРИ (обменные коллекции рудистов из Франции); в музеях Болгарии: монографический отдел музея при Софийском ун-те (колл. В.Цанкова, к работам 1960, 1965; А.Памукчиева - 1963-1981) и кафедра геологии Пловдивского ун-та (колл. М.Атанасовой-Делчевой, к работам 1972, 1978) и Чехословакии: монографический отдел Народного музея в Праге (колл. Ф.Почты, 1889), кафедра палеонтологии Карлова ун-та в Праге; краеведческий музей гг.Штрамберга и Опавы.

Объем работы. Диссертация включает, кроме введения и заключения, шесть глав, посвященных характеристике материала и методике его изу-

чения, морфологии и морфо-функциональному анализу раковины, морфогенезу, классификации, филогении и эволюции, стратиграфическому и географическому распространению рудистов.

Объем основного текста: 242 машинописных страниц, 6 рисунков и 7 таблиц. Приложение состоит из 450 машинописных страниц, 96 рисунков, 20 текстовых таблиц и 86 палеонтологических таблиц с изображениями 147 видов, принадлежащих 61 роду.

Список цитированной литературы насчитывает 568 названий.

Диссертация выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ. Автор считает своим приятным долгом выразить здесь большую благодарность всем лицам, содействовавшим выполнению данной работы. Он особенно признателен сотрудникам кафедры Т.Н. Горбачик, Н.И. Маслаковой, И.А. Михайловой, Т.Н. Смирновой и А.А. Алексееву, неоднократно обсуждавшим отдельные положения работы, и её заведующему, академику В.В. Меннеру, просмотревшему текст диссертации и сделавшему ряд ценных замечаний. Автор пользуется также случаем выразить слова искренней благодарности коллегам из других геологических организаций, способствовавшим проведению полевых сборов материала во время совместных экспедиционных работ в Крыму (Н.И. Лысенко), Советских Карпатах (В.Г. Чернов), Грузии (Э.В. Котетидзе), Армении (В.Д. Сывороткин, А.С. Аванесян), Азербайджане (А.Г. Халилов, Г.А. Алиев, О.Б. Алиев), Таджикистане, Узбекистане и Киргизии (Ф.Х. Хакимов), а также геологических экскурсий в Болгарии (В. Цанков, А. Памукчиев, Г. Мандов, С. Бресковски) и Чехословакии (Я. Марек).

## СО Д Е Р Ж А Н И Е   Р А Б О Т Ы

### ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

В основу диссертации положены результаты изучения коллекции рудистов, насчитывающей 4500 экз., происходящих из 123 местонахождений. Наиболее массовые послонные сборы проведены автором в титоне и валанжине Крыма, барреме Советских Карпат, Азербайджана и Армении, коньяке Азербайджана и Армении, кампане востока Средней Азии. Кроме того, автором проводились сборы рудистов в Болгарии и Чехословакии, а также изучались музейные коллекции (см. выше). Лично автором изучен палеонтологический материал по 43 родам, 24 подсемействам, 19 семействам и 6 надсемействам.

Сохранность большинства раковин в коллекции автора позволяет изучить внешние и внутренние особенности строения подавляющего большинства родов. В работе применены следующие методы изучения раковинного материала: морфологический, тафономический, палеоэколо-

гический, микроструктурный и онтогенетический. Исследование микроструктуры проводилось нами лишь для радиолитоидей и лаперузиоидей, у которых тип строения стенки имеет очень важное таксономическое значение. Просмотрено 150 пришлифовок и 50 шлифов. Онтогенетический метод применялся при изучении гипсуритоидей, обладающих тремя внутренними складками.

## ГЛАВА 2. МОРФОГЕНЕЗ.

### 1. Морфология, морфо-функциональный анализ и таксономическое значение основных структур раковины.

Дана краткая характеристика и проведена типизация внешних и внутренних элементов строения раковины рудистов: формы, соотношения створок, скульптуры, главной полости, замочного аппарата, мест прикрепления мускулов-аддукторов, лигаментной структуры, дополнительных полостей, паллиальных каналов, пилляров, псевдопилляров, мультипилляров, вторичных складок, радиальных полосок, пор, радиальных каналов, оскулумов, мультиоскулумов и микроструктуры. Предложены новые обозначения для некоторых внутренних элементов. Для многих структур приведены данные морфо-функционального анализа. Разные филогенетические ветви рудистов характеризуются, как правило, своим спектром морфологических признаков, и наоборот, один и тот же признак в разных группах может иметь неодинаковое таксономическое значение, поэтому выделение таксонов всех рангов производится по комплексу признаков. По данным зарубежных авторов приведены новые палеобиологические реконструкции для родов *Diceras*, *Requienia*, *Toucasia*, *Radiolites*, *Hippurites*, *Durania*, *Osculigera*.

### 2. Уровни морфологической организации.

На основании изучения морфогенеза основных структурных элементов раковины рудистов, с учетом имеющихся палеобиологических данных, выделено 7 практически последовательных уровней морфологической организации (по времени возникновения соответствующих структур): дицедратовый (вторая половина среднего оксфорда) - цементное прикрепление к субстрату левой или правой створкой, декстродонтный замок; моноплевровый (поздний кимеридж) - синистродонтный замок, прикрепление правой створкой здесь и далее; капротиновый (поздний готерив) - дополнительные полости; радиолитовый (поздний готерив) - внутренний лигаментный гребень, клеточная микроструктура стенки; каприновый (ранний апт) - паллиальные каналы и обособленная срединная полость; гипсуритовый (ранний турон) - пилляры, поры, радиальные каналы, оскулумы; лаперузиевый (ранний сантон) - псевдопилляры, мультипилляры, мультиоскулумы.



Каждый уровень морфогенеза знаменует собой появление новой естественной группы рудистов, как правило, в ранге надсемейства. Изучение морфологии и морфологических признаков изменений подавляющего большинства родов рудистов Альпийской подобласти показывает, что за период со второй половины среднего оксфорда до сантона включительно в общем поступательно сформировались все главные структурные элементы раковины этих организмов. Морфогенез рудистов протекал, на наш взгляд, по пути идиоадаптации (по Северцову), так как изменения в строении раковины не приводили к повышению общего уровня организации животных. Большинство структур можно рассматривать как особые приспособления к частным условиям существования, что в итоге приводило многие формы к узкой специализации. Полученные данные по морфогенезу использованы при разработке классификации рудистов, выявлении генетических связей между отдельными филогенетическими ветвями и восстановлении общего хода эволюции группы.

### ГЛАВА III. КЛАССИФИКАЦИЯ.

#### 1. Разработка систематики.

Рассмотрена история изучения систематики и основные системы рудистов, предложенные Мюнье-Шальма (1873), Дувийе (1887-1902), Кюном и Кутасси (1932, 1934), Дешазо (1952), Бобковой и Пчелинцевым (1960), в Treatise (1969), Невесской (1971), Скарлато, Старобогатовым (1979), Скелтоном (1978) и др.

#### 2. Принципы систематики.

При разработке системы рудистов автор руководствовался комплексом критериев: сравнительно-морфологическим, морфогенетическим, палеобиологическим, филогенетическим, геохронологическим и географическим. Не все из них в равной степени применялись при выделении таксонов разного ранга. Особенно широко перечисленные критерии использовались при обосновании самостоятельности надсемейств и семейств. Выделенные таксоны надродового ранга представляют собой определенные группировки организмов, возникшие в ходе исторического развития подотряда Hippuritina, таким образом, система, их объединяющая, по существу является филогенетической. Она построена по принципу филогенетических классификаций, т.е. методом прослеживания генетических связей отдельных таксонов. В отличие от существующих ныне классификаций в предложенной классификации:

- а) группа рудистов более четко обособлена от группы мегалодонтид,
- б) введение таксона подотрядного ранга позволяет шире использовать таксон надсемейственного ранга; в результате увеличилось число

надсемейств с I до 6, семейств - с 7 до 19, подсемейств - с 7 до 24 ,

в) произведено повышение на I-2 уровня большинства таксонов семейственного ранга,

г) число родов в подсемействах оказалось незначительным: максимум до 5 (Toucasinae, Gyropleurinae, Radiolitinae).

### 3. Предлагаемая система рудистов.

Нами предложено разделить отряд Hippuritida Newell, 1965 на два подотряда: Hippuritina и Megalodontina, subordo nov. Синонимом первого является группа Rudistae Lam., 1819. Подотряд Hippuritina объединяет 6 надсемейств, 19 семейств и 24 подсемейства. В данную систему включено подавляющее большинство таксонов, которые встречены в Альпийской палеозоогеографической подобласти. Из 98 родов, известных в верхней юре и мелу подобласти, в диссертации монографически описано 60.

#### Система рудистов:

Отряд Hippuritida Newell, 1965

Подотряд Hippuritina Newell, 1965

Раковина неравносторчатая, с декстродонтным D ( $\frac{I}{2} : \frac{3}{2}$ ) или синистродонтным S ( $\frac{3}{2} : \frac{4}{2}$ ) замком; у ранних форм лигамент L внешний, мускульные отпечатки ma, mp обычно ниже или на уровне замочной площадки; у поздних - L у большинства форм внутренний, могут присутствовать дополнительные полости O, паллиальные каналы ps, днища tb, миофорные апофизы ama, amp, пилляры Sp, Ep, псевдопилляры Spv, Epv, мультипилляры mlp, поры, радиальные каналы, оскулюмы So, Eo, мультиоскулюмы mlo; стенка компактная, канцеллятная или ретикулятная; цементно прикрепляются одной из створок, реже свободно лежат на грунте. Средний оксфорд - поздний маастрихт.

Надсемейство Diceratoidea Dall, 1895

Замок D, L наружный, в узкой и длинной краевой борозде, ma и mp поверхностные или на миофорных подставках; стенка компактная; раковины спиралевидные, обычно прикрепляются левой, реже правой створкой. Средний оксфорд - поздний маастрихт. Состав: семейство Diceratidae Dall, 1895 (роды Diceras<sup>x</sup> Lam., 1805, Macrodiceras<sup>x</sup> Karcz., 1969); Epidiceratidae Reng., 1950 - Epidiceratinae (Epidiceras<sup>x</sup> Douv., 1935, Eodiceras<sup>x</sup> Pchel., 1959, Megadiceras<sup>x</sup> Pchel., 1959), - Paradiceratinae Yanin, subfam. nov. (Paradiceras<sup>x</sup> Pchel., 1959);

---

x - Роды, описанные в работе.

Heterodiceratidae Pchel., 1959 - Heterodiceratinae (Heterodiceras<sup>x</sup> Mun.-Chalm. in Hebert, 1870, Mesodiceras<sup>x</sup> Pchel., 1959), - Plesiodiceratinae Pchel., 1959 (Plesiodiceras<sup>x</sup> Mun.-Chalm., 1882); Requienniidae Douv., 1914 - Requienniinae (Requienia<sup>x</sup> Math., 1842, Matheronia<sup>x</sup> Mun.-Chalm., 1873), - Toucasinae Yanin, subfam. nov. (Toucasia<sup>x</sup> Mun.-Chalm., 1873, Hypelasma<sup>x</sup> Paq., 1897, Pseudotoucasia<sup>x</sup> Douv., 1911, Apricardia<sup>x</sup> Guer., 1853, Kugleria<sup>x</sup> Bouw., 1938); Bayleiidae Mun.-Chalm., 1873 (Bayleia<sup>x</sup> Mun.-Chalm., 1873).

#### Надсемейство Caprotinoidea Gray, 1848

Замок S, L наружный, в узкой длинной или короткой борозде, та и mp поверхностные или на миофорных подставках, в плоскости комиссуры или выше нее; у некоторых групп в нижней створке присутствует O; стенка компактная; раковина спиралевидной или плагиоконической формы, прикрепляются правой створкой. Поздний кимеридж-поздний маастрихт. Состав: Monopleuridae Mun.-Chalm., 1873 - Monopleurinae (Monopleura<sup>x</sup> Math., 1842, Petalodontia<sup>x</sup> Pocta, 1889, Himeraelites<sup>x</sup> Stef., 1889), - Gyropleurinae Paq., 1905 (Valletia<sup>x</sup> Mun.-Chalm., 1873, Gyropleura<sup>x</sup> Douv., 1887, Paragyropleura<sup>x</sup> Yanin, gen. nov., Artigesia<sup>x</sup> Frenais et Sornay, 1974, Araeopleura<sup>x</sup> Pocta, 1889); Caprotinidae Gray, 1848 - Caprotininae (Caprotina<sup>x</sup> Orb., 1842, Chaperia Mun.-Chalm., 1873, Pachytraga<sup>x</sup> Paq., 1905, Sellaea Stef., 1889), - Horiopleurinae Yanin, subfam. nov. (Horiopleura<sup>x</sup> Mun.-Chalm. in Douv., 1889, Parapachytraga<sup>x</sup> Yanin, 1985, Polyconites<sup>x</sup> Roull., 1829), - Rethinae Yanin, subfam. nov. (Retha<sup>x</sup> Cox, 1965).

#### Надсемейство Caprinoidea Orbigny, 1850

Замок S, L наружный, в борозде или внутренний, в лигаментной выемке, та и mp поверхностные или на подставках, O в обеих створках, их число варьирует, ps в одной, верхней или в обеих створках; стенка компактная; раковины обычно плагиоконической формы, прикрепляются правой створкой. Ранний апт-поздний маастрихт. Состав: Caprinidae - Caprininae (Caprina<sup>x</sup> C.Orb., 1822, Praecaprina<sup>x</sup> Paq., 1905, Sphaerucaprina<sup>x</sup> Gemm., 1865, Orthoptychus<sup>x</sup> Futt., 1892), - Caprinulinae Yanin, subfam. nov. (Caprinula<sup>x</sup> Orb., 1847, Offneria<sup>x</sup> Paq., 1905, Neocaprina<sup>x</sup> Plen., 1960); Plagioptychidae Douv., 1888 - Plagioptychinae (Plagioptychus<sup>x</sup> Douv., 1888), - Mitrocaprininae Yanin, subfam. nov. (Mitrocaprina<sup>x</sup> Boehm, 1895).

#### Надсемейство Radiolitoidea Gray, 1848

Замок S, реже редуцирован, обычно внутренний, в виде гребня, ама и амр хорошо развиты, как правило, симметричные, tb обычно имеют-

ся; стенка канцеллятная или ретикулятная; раковины преимущественно конической формы, прикрепляются правой створкой, реже свободнолежащие. Поздний готерив-поздний маастрихт. Состав: Radiolitidae - Agriopleurinae Yanin, subfam. nov. (Agriopleura<sup>x</sup> Kuehn, 1932), - Radiolitinae (Eoradiolites<sup>x</sup> Douv., 1909, Praeradiolites<sup>x</sup> Douv., 1902, Radiolites<sup>x</sup> Lam., 1801, Sphaerulites<sup>x</sup> Delam., 1805, Pseudopolyconites Mil., 1935), - Sauvagesiinae Douv., 1908 (Sauvagesia<sup>x</sup> Bayle in Douv., 1886); Biradiolitidae Douv., 1902 - Biradiolitinae (Biradiolites<sup>x</sup> Orb., 1847, Bournonia<sup>x</sup> Fisch., 1887), - Distefanellinae Yanin, subfam. nov. (Distefanella<sup>x</sup> Parona, 1901); Duraniidae Yanin, fam. nov. (Durania<sup>x</sup> Douv., 1908).

#### Надсемейство Lapeirousioidea Kuehn, 1932

Замок S или редуцирован, гребень L обычно отсутствует, реже слабо развит; всегда хорошо выражены Sp<sub>1</sub> и Ep<sub>1</sub>, So и Eo могут присутствовать ml<sub>1</sub> и ml<sub>0</sub>, стенка ретикулятная; раковины конической или субконической формы, прикрепляются правой створкой, реже свободнолежащие. Ранний сантон-поздний маастрихт. Состав: Lapeirousiidae (Lapeirousia<sup>x</sup> Bayle, 1878, Lapeirousella Mil., 1938, Petkovicia Kuehn et Pejovic, 1959); Osculigeridae Yanin, fam. nov. - Osculigerinae (Osculigera<sup>x</sup> Kuehn, 1932), - Vautriniinae Yanin, subfam. nov. (Vautrinia<sup>x</sup> Mil., 1938).

#### Надсемейство Hippuritoidea Gray, 1848

Замок S, гребень L обычно хорошо развит, ama и amp несимметричные, всегда имеются Ep и Sp, нередко многочисленные вторичные складки; в верхней створке поры и радиальные каналы, а также Eo и So; tb есть; стенка компактная; раковины конической или субцилиндрической формы, прикрепляются правой створкой, нередко образуют биопостройки. Ранний турон-поздний маастрихт. Состав: Hippuritidae - Hippuritinae (Hippurites<sup>x</sup> Lam., 1801, Rhedensia Sen., 1939, Tetracionites Astre, 1931), - Vaccinitinae Yanin, subfam. nov. (Vaccinites<sup>x</sup> Fisch., 1887), Batolitidae Yanin, fam. nov. (Batolites<sup>x</sup> Montf 1808); Pironaeidae Yanin, fam. nov. (Praepironaea<sup>x</sup> Yanin, gen. nov., Pironaea<sup>x</sup> Menegh. in Pirona, 1868).

Группы рудистов неопределенного систематического положения.

#### Семейство Ichthyosarcolitidae Douvillé, 1887

Замок S, L пока не установлен, ama и amp есть, на одной пластинке с зубами, O есть (до 4-х), ps многочисленные; tb присутствуют; раковины крупные, спиралевидные, свободно лежали на грунте.

Сеноман. Состав: *Ichthyovarcolites*<sup>X</sup> Desm., 1812.

Семейство *Nasobjanellidae* Atabekjan, 1976

Замок и мускульные отпечатки не изучены, лигаментный гребень пластинчатый, 0 две, большие, ps многочисленные, tb присутствую-  
т; стенка компактная; раковина конической формы, прикрепляется  
правой створкой. Поздний коньяк. Состав: *Nasobjanella*<sup>X</sup> Atab., 1976.

#### ГЛАВА IV. ЭВОЛЮЦИЯ.

Эволюция рудистов носит завершенный характер. За относительно короткий интервал времени (вторая половина среднего оксфорда - конец позднего маастрихта) они прошли все главные стадии биологического развития и завоевали широкое жизненное пространство. Эволюция рудистов на наш взгляд, может явиться своеобразной моделью для групп двустворчатых моллюсков, развивавшихся по пути аллогенеза, приводящего в большинстве филогенетических ветвей к узкой специализации.

##### I. Филогения.

Вопросы филогении рудистов разрабатываются уже в течение ста лет многими исследователями как зарубежными (Douvillé, 1887-1935, Cox, 1933, Moret, 1936, Dechaseaux, 1941, 1952, Skelton, 1978, Памукчиев, 1979-1981, Сладич-Грифуневич, 1978), так и советскими (Пчелинцев, 1950, 1959, Ренгартен, 1950, Скарлато, Старобогатов, 1979) и др. В большинстве работ рассматриваются генетические связи между отдельными родами или семействами; исследований же по филогении группы в целом очень мало. Отдельными авторами предпринимались попытки составления графических филогенетических схем, чаще всего на уровне родов. В основу филогенетических построений положены закономерности морфогенеза - поступательного и преемственного изменения главных гомологичных структур раковины рудистов. Нами составлена оригинальная филогенетическая схема подотряда *Hippuritinae* показом предполагаемых родственных отношений между всеми надсемействами и внутри последних - между семействами (рис. I.).

а. О происхождении рудистов. Рассмотрены все существующие гипотезы о происхождении первых рудистов, как декстродонтных, так и синистродонтных форм (Boehm, 1882, 1892, Douvillé, 1935, Dechaseaux, 1939, 1941, Kennedy et al., 1970, Пчелинцев, 1959). При решении проблемы происхождения группы в целом и отдельных филогенетических ветвей подотряда мы исходим из следующих положений: I. Первые рудисты произошли от поздне триасовых, раннеюрских или среднеюрских

мегалодонтид (непосредственный предковый род пока не может быть указан); гипотетические популяции предкового вида были представлены свободноживущими, лежачими или биссусно-прикрепленными формами с равностворчатыми раковинами, обладавшими прозогирными макушками и замком из нескольких зубов в каждой створке; в результате дифференциации популяций со временем возник пучок форм, которые стали развиваться в дальнейшем параллельно, т.е. самостоятельно и независимо друг от друга в виде обособленных филогенетических ветвей Diceratidae (Diceras), Epidiceratidae (Eodiceras, Epidiceras) и Monopleuridae (Valletia); возникновение этих главных ветвей юрских рудистов было одновременным, так как их оксфордские и киммериджские представители уже имели четкие морфологические особенности в строении раковины; 2). Последующее появление новых групп на уровне надсемейств, семейств и подсемейств происходило дивергентно; 3). Инверсия створок и замочного аппарата у рудистов исключается; это явление было возможным у далеких предковых свободноживущих или биссусных форм, когда выбор пространственного положения раковин был более свободным, нежели у их цементно-прикрепленных потомков; 4). Открытие новых местонахождений рудистов в юрских отложениях будет постоянно понижать временной интервал возникновения ветвей и приближать начало их филогенетических линий к предковым формам.

б. Филогения главных ветвей. Рассмотрена филогения всех надсемейств, семейств и подсемейств. Для каждого надсемейства дана филогенетическая схема с показом предполагаемых родственных связей между семействами и внутри них - подсемействами и гистограммы с указанием абсолютного числа таксонов от семейственного до видового ранга, подсчитанное для каждого века.

в. Особенности филетической эволюции надсемейств. Рудисты имеют монофилетическое происхождение, они отклонились от мегалодонтид в дооксфордское время. Предполагаемым центром их появления является Альпийская провинция Средиземноморской палеобиогеографической области, в которой в течение длительного времени, по крайней мере, с позднего триаса по позднюю юру мегалодонтиды были многочисленными и разнообразными и постоянно обитали на мелководных участках моря. Надсемейства рудистов отличаются своими спектрами морфологических признаков, уровнями морфогенеза, различной степенью таксономического разнообразия (ТР) и неодинаковыми темпами эволюции. Анализ филогенетической схемы подотряда Hippuritina (рис. I), а также гистограмм и кривых ТР, скоростей появления и вымирания таксонов позволяет наметить некоторые особенности филетической эволюции основных надсемейств.

Диператоидеи появились во второй половине оксфорда, к концу титона достигли наибольшего развития и продолжали существовать вплоть до позднего маастрихта. Они отнесены нами к группе организмов с замедленной эволюцией. Для них характерны примитивность в строении, выражающаяся в наличии лишь универсальных структур, унаследованных от предковых форм (диператовый уровень морфогенеза). Переход к цементному прикреплению явился очень важным приспособлением, обеспечившим возможность освоения рудистами новой экологической ниши. В процессе эволюции группы в ней не возникли какие-либо дополнительные специализированные структуры, которые снизили бы ее способности приспосабливаться к изменяющимся условиям среды. Таким образом, широкая валентность группы позволила ей существовать в течение наиболее длительного времени по сравнению со всеми другими группами рудистов (80 МЛ). Начиная с турона по поздний маастрихт группа находилась на пути вымирания.

Капротиноидеи появились в позднем кимеридже, отклонившись непосредственно от мегалодонтид, и существовали до конца мела, являясь единственной ветвью рудистов, представители которой обнаружены в отложениях терминального маастрихта. После возникновения они развивались сначала медленно (темп эволюции или скорость появления родов - число новых родов, деленное на длительность отрезка времени в МЛ: ТЭ был равен 0,2), а затем имели место две вспышки формообразования (в апте ТЭ - I.0 и сеномане - I.7). Начиная с коньяка в группе наметилась тенденция к вымиранию. Семейство моноплевроид характеризуется примитивными чертами строения, унаследованными от предков (моноплевровый уровень морфогенеза). Благодаря наличию лишь универсальных структур они среди синистродонтных групп рудистов оказались наиболее долгоживущими (72 МЛ). Отклонившиеся от них капротиниды существовали более короткое время (24 МЛ). Появление у них дополнительных полостей (капротиновый уровень морфогенеза) оказалось прогрессивным и закрепилось в последующей эволюции рудистов.

Радиолитоидеи произошли от капротиноидей в позднем готериве. От предков (моноплевроид) они унаследовали бокаловидную форму раковины, крышечковидную верхнюю створку, два симметричных зуба в ней и другие признаки. Благодаря новообразованиям (появление внутреннего лигаментного гребня, удлинение зубов и образование миофорных апофиз, а также возникновение клеточной микроструктуры в стенке раковины - радиолитовый уровень морфогенеза) группа испытала мощную адаптивную радиацию и стала самой многочисленной среди других над-семейств.

В раннем мелу они имели низкие  $T\bar{E} = 0.1 - 0.2$ , которые начиная с альба резко возросли до 1.4 в конце сеномана и сохранились такими же вплоть до сантона.  $TP$  надсемейства в общем постепенно повышалось и достигло в Альпийской подобласти максимума в раннем маастрихте (16 родов, 47 видов), но во второй половине века число родов резко сократилось до 4. Группа вымерла в первой половине позднего маастрихта.

Первые каприноидеи появились в раннем апте, отклонившись от капротиноидей. Наряду с унаследованными особенностями строения, они приобрели новообразования в виде паллиальных каналов (каприновый уровень морфогенеза). В сеномане каприноидеи испытали вспышку формообразования (9 родов,  $T\bar{E} = 1.5$ ). В сантоне и кампане  $T\bar{E}$  падает до 0.5 - 0.1, а темп или скорость вымирания (число вымирающих родов, деленное на длительность отрезка времени, в течение которого они исчезли:  $TV$ ) составил 0.8. Надсемейство вымерло в первой половине позднего маастрихта.

Гиппуриитоидеи появились в раннем туроне, к концу века имели уже относительно высокие  $T\bar{E} = 1.0$ , которые сохранились в коньяк-сантонское время, но затем они стали постепенно снижаться до 0.3 в кампане и 0.1 - 0 в маастрихте.  $TV$ , наоборот, резко возросли с 0.2 в кампане до 1.0 в конце маастрихта. Предки гиппуриитоидей пока точно не установлены. Предполагается их происхождение от каприноидей. Появление таких своеобразных структур, как пилляры и вторичные складки в нижней створке, поры, радиальные каналы и оскуломы в верхней створке (гиппуриитовый уровень морфогенеза), является выражением крайней специализации группы, обеспечившей ее существование в строго определенных условиях, в первую очередь, приспособление к новому способу питания при закрытых или слабо открытых створках. Гиппуриитоидеи являются по существу единственной группой среди рудистов, освоившей экологическую нишу, характерную для рифостроющих кораллов. Их псевдоколонии образуют повсеместно в Средиземноморской области каркас биогермов и биостромов. Последние, в частности, хорошо представлены в верхнеконьякских отложениях Армении и Азербайджана.

Лаперузиоидеи отклонились от радиолитоидей в раннем сантоне, представляют собой короткоживущую ветвь (19 МЛ), с низким  $TP$  (8 родов) и неравномерными  $T\bar{E} = 0.8$  в сантоне, 0.3 - кампане и 0.1 - маастрихте. Наибольшее число родов и видов приходится на ранний маастрихт. От своих предков (дюраний) они унаследовали общий план строения, но приобрели новые специализированные структуры (псевдо-



пилляры, мультипилляры, оскуломы и мультиоскуломы - лаперузиевый уровень морфогенеза). Что касается ихтиосарколитид и хакобьянеллид, то это весьма коротко живущие немногочисленные группы, о происхождении которых можно высказывать пока лишь догадки, так как они обладают признаками, характерными для разных, причем неродственных надсемейств.

## 2. Основные закономерности эволюции рудистов.

1. Эволюция рудистов укладывается во вторую модель филетической эволюции Симпсона (1948), идущей в целом по пути специализации. Такие ветви как *Caprotinoidea*, *Caprinoidea*, *Radiolitoidea*, *Hirpuritoidea* и *Lareirousioidea*, наряду с общими универсальными структурами, характерными также для *Diceratoidea*, приобрели специальные приспособления (дополнительные полости, паллиальные каналы, пилляры, псевдопилляры, длинные зубы, миофорные апофизы, поры или оскуломы), способные функционировать только в определенной среде обитания организмов. Причем, чем сложнее структура, тем она появляется в эволюции позже, и тем короче существует группа, для которой она характерна. Изучение морфогенеза рудистов во времени показывает, что радиация групп всегда шла в пределах одной адаптивной зоны по пути аллогенеза (Парамонов, 1966, по другой терминологии: идиоадаптации Северцова, 1967 или алломорфоза Шмальгаузена, 1969). Этот процесс приводил, как правило, к специализации и приобретению приспособлений к частным, конкретным условиям среды. Каждое из приспособлений повышало жизненный потенциал той ветви, представители которой обладали одной, либо несколькими специальными структурами, но только при условии существования организмов в узкой экологической нише.

2. Эволюция различных надсемейств и подотряда в целом протекала весьма неравномерно. Такие многочисленные и относительно долгоживущие надсемейства как *Caprotinoidea*, *Caprinoidea* и *Radiolitoidea*, характеризуются очень неравномерными ТЭ. В их развитии наблюдается то усиление формообразования, то резкое замедление этого процесса. Эти надсемейства и определяют общий ход эволюции подотряда. После появления группы её ТЭ постепенно возрастали с 1.0 в позднем оксфорде и 2.2 - раннем апте до 4.0 - сеномане и 4.6 - сантоне. В кампане они резко снизились до 1.2 и в конце позднего маастрихта упали до 0. ТЭ подотряда были в целом горотелическими.

3. В эволюции рудистов намечается две тенденции: ступенчатое появление крупных таксонов и несовпадение максимумов их развития на уровне всех таксонов. Это наводит на мысль о возможности замеще-

3- 14/8

ния одних групп рудистов другими в процессе их исторического развития. Рудисты относятся к одному экологическому типу – они были эпифаунными фильтраторами и населяли мелководные участки теплых морей. Естественно, между различными группами внутри них имела место конкуренция за пищу, ослабевающая только между теми группами, которые выработали специальные приспособления к тому или иному способу добывания пищи. Например, у представителей надсемейств Hippuritoidea и Radiolitoidea скорее всего прямой конкуренции за пищу не было, так как они занимали разные экологические ниши (первые имели ирригационную систему в верхней створке, а вторые были лишены таковой). Этим объясняется имеющееся единственное совпадение максимумов развития видов двух указанных надсемейств в интервале ранний турон – ранний маастрихт.

Вполне возможно, что рудисты, появившись в поздней яре, быстро вытеснили группу мегалодонтин, от которых они произошли, так как по характеру питания представители предковой группы также относились к эпифаунным фильтраторам. Не исключено, что быстрая эволюция рудистов в раннем и особенно в позднем мелу связана с мощным развитием зоопланктона, в первую очередь, фораминифер, которых в юрских морях было еще относительно мало.

4. Эволюция рудистов имеет завершенный характер, поэтому в ней можно различить все три стадии биологического развития (по Шмальгаузену, 1969): прогресс, стабилизацию и регресс, причем все стадии были пройдены группой за относительно короткое время (80 Мл). Стадия биологического прогресса занимает 2/3 времени (60 Мл): от среднего оксфорда до раннего сантона включительно произошло возникновение всех надсемейств, достигнуты все главные уровни морфогенеза, получено высокое ТР (появилось 72% родов), ТЭ превышали ТВ в 1.5 – 2 раза, рудисты были многочисленными, повсеместно участвовали в породообразовании, завоевали широкий ареал обитания. Стадия биологической стабилизации (поздний сантон–ранний маастрихт, 17 Мл): сохраняется высокое ТР (от 32 до 45 родов), особенно многочисленными и разнообразными были радиолитоидеи и гипшуритоидеи; ТЭ и ТВ были почти одинаковыми, уровни морфогенеза оставались прежними; рудисты продолжали занимать широкий ареал обитания и участвовать в породообразовании в пределах Евразии и Карибского региона. Стадия биологического регресса оказалась очень быстротечной, она приходилась на поздний маастрихт (2 – 2.2 Мл) и закончилась полным вымиранием рудистов в конце века. Признаки регрессии: произошел разрыв ареала обитания, резко сократилось ТР на уровне родов и видов (если

в раннем маастрихте Европы было известно 34 рода и около 130 видов, то на самой границе с данием обнаружен только один вид, принадлежащий эврибионтному роду *Cyropleura* ); повсеместно резко уменьшилось число особей, рудисты перестали играть доминирующую роль в мелководных сообществах, они больше не образовывали рудистовые постройки; ТЭ были нулевыми, так как в течение позднего маастрихта не появилось ни одного нового таксона выше видового, большинство видов являются транзитными; ТВ = 4.2 . Вымирание в конце маастрихта коснулось всех филогенетических ветвей рудистов, находящихся в это время на разных стадиях своего развития. В Альпийской подобласти *Caprotinoidea* и *Caprinoidea* вступили на путь вымирания задолго до этого момента, в конце сеномана - начале турона, а наиболее крупные группы *Radiolitoidea*, *Hippuritoidea* и *Lareirousioidea* начиная с позднего сантона находились на стадии стабилизации. Таким образом, все ветви рудистов в конце маастрихта находились уже на пути угасания или естественного вымирания. Общеизвестные явления глобального изменения факторов среды в самом конце мела лишь ускорили этот процесс.

5. Наблюдается определенная связь между основными этапами эволюции, в первую очередь, моментами формообразования и вымирания рудистов и некоторыми глобальными событиями в истории Земли. Развитие группы шло под контролем всего комплекса факторов среды, как абиотических, так и биотических, но некоторые из них являлись основными, определявшими главные тенденции общего хода эволюции. Такими факторами, на наш взгляд, являются климат и колебания уровня моря.

Климат в пределах Средиземноморской области в течение поздней юры и мела практически всегда был тропическим или субтропическим и благодаря этому в мелководных, хорошо прогреваемых водах фауна рудистов могла существовать длительное время в благоприятных условиях. Небольшие изменения климата вызывали лишь некоторые флуктуации в систематическом составе и характере географического распространения группы, но значительные его колебания могли привести к крупным перестройкам рудистовых сообществ. Как указывает Стенли (1984) резкие похолодания вызывают массовые вымирания, в первую очередь, тропической фауны. Вполне возможно, что вымирание рудистов в конце маастрихта связано с отмеченным многими исследователями (Вахрамеев, 1978; Voersma, Shackleton, 1981; Stanly, 1984 и др.) похолоданием в позднем маастрихте и дании. Как установлено при изучении планктонных фораминифер из меловых отложений глубоководных скважин в

Тихом и Атлантическом океанах (DSDP, 1981, vol. 62) поверхностные палеотемпературы в позднем маастрихте в обоих океанах были на 2 - 3° С ниже, чем в позднем кампане (Voegata, 1981); этого, по-видимому, оказалось достаточно, чтобы произошло массовое вымирание значительного числа групп планктона. Планктон же являлся основным пищевым ресурсом рудистов и его резкое сокращение могло, в свою очередь, привести к их вымиранию. Так что событие биологического характера вероятно сыграло для рудистов на последнем этапе их эволюции немало важную роль.

Другой фактор — колебания уровня моря, другими словами трансгрессии и регрессии — определяли возникновение или исчезновение, расширение или сужение мелководных участков моря с благоприятными для существования рудистов экологическими нишами. Именно с этим фактором и связано, по-видимому, большинство основных эволюционных преобразований в группе. Он явился одним из определяющих факторов и в их вымирании. Широкое развитие в поздней юре рудистовых фаций обусловлено возникновением на значительных площадях так называемых карбонатных платформ, появившихся в результате трансгрессии моря на огромных пространствах низкой суши в Европе и Азии. Если в ранней юре уровень Мирового океана был близок к современному, то в поздней юре он стал значительно выше (Вейл, 1982). В результате площадь платформ, занятая морем, увеличилась в 3 раза по сравнению с ранней юрой и составила 12-15% (Найдин, 1984). Сохранение в течение длительного времени благоприятных условий вызвало высокое ТР и хорошие ТЭ рудистов. В раннем мелу наблюдается новый цикл трансгрессии. Её развитие в барреме и раннем апте обеспечило широкое распространение карбонатных платформ в Европе, Азии, Северной Африке и Карибском регионе. В это время рудисты достигли большого ТР и испытали мощную экспансию с захватом новых акваторий. Колебания уровня моря временами несколько снижали ТЭ и приводили к вымиранию некоторых ветвей (конец берриаса, средний апт).

Поздне меловой цикл глобальной эвстатической трансгрессии начался в альбе и продолжался до самого конца мела. Максимальное повышение уровня моря установлено для позднего сантона, кампана и раннего маастрихта — в некоторые моменты он был на 350 м выше уровня современного океана (Вейл). Площадь платформ, занятая морем, к середине поздне меловой эпохи ещё больше увеличилась и составила 20%. С данной трансгрессией, наиболее мощной и долговременной, связан расцвет рудистой фауны, что выразилось в огромном ТР на уровне всех таксонов, сохранении высоких ТЭ, усиленной экспансии группы. Мощная

вспышка формообразования рудистов, являвшихся по способу питания сестонофагами-фильтраторами уровня Б, совпала с периодом расцвета разнообразных групп фито- и зоопланктона. Последнее же явление обусловлено максимальным потеплением климата. Повышение температуры вод было благоприятным и для цементно-прикрепленных рудистов, обладавших крупными толстостенными известковыми раковинами. Итак, в сантоне, кампане и раннем маастрихте в пределах Средиземноморской области климат был теплым, тропическим и субтропическим, трансгрессия была максимальной, пища в водах обильной - все это обеспечивало широкую морфологическую и экологическую радиацию рудистов. Они приобрели в процессе приспособления к различным экологическим нишам большое число специфических, неповторимых в других группах двустворчатых моллюсков, структур. В этом случае изменение того или иного физико-географического или биотического фактора нарушало равновесие системы, уничтожало те экологические ниши, в которых рудисты обитали и создавало новые обстановки, к которым они как специализированные формы, уже не могли приспособиться.

Ряд исследователей (Kauffman, 1979, Naidin, 1979, Шиманский, Соловьев, 1984, Валлизер, 1984 и др.) считают, что главным событием, вызвавшим крупную перестройку биоты, в первую очередь морских организмов, в конце мела, было резкое падение уровня Мирового океана. В результате почти полностью исчезли мелководные эпиконтинентальные моря, площадь платформ, занятая морем, в дании составила лишь 10% против 20% в кампане (Найдин, 1984). Интенсивность карбонатнакопления в кайнозойское время по сравнению с меловым упала более чем в 2 раза (Ронов, 1976). По нашим данным регрессия не была мгновенной, признаки устойчивой регрессии в некоторых местах появились намного раньше, еще в кампане. Так, на юге Франции, в Провансе, начиная с раннего кампана стали накапливаться сначала лагунные, а затем континентальные фации. В Пиренейском регионе в верхнем маастрихте широко развиты лагунные фации Гарумния, в которых рудистовые горизонты встречаются лишь эпизодически. Следы позднемаастрихтской регрессии (лагунные, флювиальные, континентальные отложения с солоноватоводной и пресноводной фауной моллюсков) установлены многими исследователями также в Северной Испании, Румынии, Австрии, Иране. В связи с уменьшением биотопов, благоприятных для обитания рудистов, они резко сократили ареал обитания, TR и численность. Процесс их вымирания усилился во второй половине позднего маастрихта. Если в Европе в первой половине позднего маастрихта установлено 7 родов и 15 видов, то в терминальной его части непосредственно на контакте

с данием обнаружен только один род и вид. Регрессия моря оказала на рудистов как непосредственное (исчезновение водных масс, в которых происходило созревание и разнос личинок; сокращение мест, удобных для поселения и роста особей), так и косвенное влияние (изменение освещенности, солености, термического режима, терригенной взвеси, характера пищи и т.д.).

Таким образом, возможными главными причинами вымирания рудистов - обитателей мелководных морей - могли быть как климатические изменения, так и колебания уровня моря. Мы согласны с теми исследователями, которые говорят о воздействии на каждую группу организмов в момент её вымирания комплекса абиотических и биотических факторов (Шиманский, Соловьев, 1982) или сложной цепи процессов и взаимодействий (Валлизер, 1984). В результате перестройки физико-географической и биологической обстановок в морях позднего маастрихта и дания возникли новые экологические ниши, в которые рудисты уже не могли перейти вследствие своей узкой специализации и вынуждены были уступить место другим организмам. Они исчезли полностью, не оставив после себя потомков. История рудистов, таким образом, является прекрасной иллюстрацией одной из общих закономерностей эволюции организмов, выражающейся в том, что ветви, характеризующиеся быстрым расцветом и быстрой специализацией, так же быстро идут навстречу вымиранию (Шмальгаузен, 1969).

#### ГЛАВА У. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РУДИСТОВ

Рудисты имеют широкое географическое распространение, характеризуются высоким ТР, быстро эволюционируют, составляют видовые комплексы, последовательно сменяющие друг друга в разрезах; как правило, многочисленны, часто образуют скопления в виде банок, биогермов или биостромов; приурочены в основном к мелководным карбонатным или терригенно-карбонатным отложениям, нередко слагающим огромные толщи и часто лишенным остатков ортостратиграфических организмов (верхнеюрские известняки Крыма, маастрихтские известняки Югославии и востока Средней Азии) - все это позволяет рассматривать их как одну из важнейших групп ископаемых организмов, которые можно использовать для расчленения и корреляции верхнеюрских, нижне- и верхнемеловых карбонатных отложений в пределах Средиземноморской палеогеографической области. Многие авторы в ряде стран уже давно выделяют горизонты, зоны или ценозы по рудистам (Орбинья, Бейль, Тука, Дувийе, Филипп, Понс, Польшак и др.). Стратиграфические схемы, основанные на видовых комплексах рудистов, разрабатыва-

ются в настоящее время во Франции, Испании, Югославии и СССР. В связи с предпринятым в последнее время переизучением стратотипических разрезов юры и мела Западной Европы возникла необходимость ревизии данных по стратиграфическому распространению видов рудистов, в первую очередь, по их точной привязке к зонам стандартной шкалы, а также прослеживании выделенных комплексов в других странах.

### I. Рудистовые комплексные зоны верхней юры и мела.

Нами в стратотипических районах Западной Европы выделено 12 рудистовых зон, последовательно сменяющих друг друга по разрезу и представленных набором видов, неповторяющимся в подстилающих и покрывающих отложениях. Для каждой зоны указан стратотипический разрез, приведены виды-индексы и полный зональный видовой комплекс, определены её стратиграфический объем и географическое распространение. Так как отложения юры и мела в Западной Европе хорошо изучены, то во всех случаях виды-индексы и зональные виды в стратотипах комплексных зон имеют точную привязку к определенным аммонитовым зонам стандартной шкалы. За пределами стратотипа зоны виды-индексы и виды зонального комплекса могут иметь несколько более широкое вертикальное распространение. Прослеживание комплексной зоны в пространстве ведется по видам-индексам или наиболее характерным, реперным, видам зонального комплекса. В случае отсутствия таковых в ряде стран выделены аналоги зон, содержащие лишь виды-викариаты.

I Комплексная зона (КЗ) *Diceras arietinum* - *Eodiceras eximium* - *Epidiceras sinistrum*; стратотип зоны: гора Сан-Мийель в деп. Мез (В. Франция); зональный комплекс: *Diceras arietinum*, *D. originale*, *Eodiceras eximium*, *E. moreaui*, *Epidiceras sinistrum*, *E. cotteaui*; общий стратиграфический диапазон - от зоны *Gregoryceras transversarium* (верхняя зона среднего оксфорда) до зоны *Rings-teadia pseudocordata* (верхняя зона верхнего оксфорда); прослеживается во Франции, Швейцарии, Польше, СССР.

II КЗ *Diceras bourgeati* - *Eodiceras guirandi* - *Epidiceras lorioli*; стратотип у д. Вальфен в деп. Юра, Французские Юрские горы; зональный комплекс: виды-индексы; общий диапазон - в пределах обеих зон нижнего кимериджа (*Pictonia baylei* и *Rasenia sumodoce*); распространена только во Франции.

III КЗ *Paradiceras speciosum* - *Epidiceras bavarium* - *Plesiodiceras muensteri*; стратотип в районе Заля близ Кельгейма в Баварии (юг ФРГ); зональный комплекс: виды-индексы; объем в пределах одной, самой нижней зоны - *Hybonotoceras hybonotum* (нижний ти-

тон); прослеживается в ФРГ и Франции.

IV КЗ *Megadiceras beyrichi* - *M. porrectum*; стратотипу г. Штрамберга в Моравии (ЧССР); зональный комплекс: виды-индексы; в объеме зоны *Paraulasosphinctes transitorius* (нижняя зона верхнего титона); прослежена только в ЧССР. В Ю. Франции зоне соответствуют слои с *Hurelasma colloti* - *Matheronia romani*.

V КЗ *Monopleura valangiensis* - *Matheronia eurystoma* - *Valletia germani*; стратотип в районе Сент-Круа в кантоне Од (Швейцария); зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Monopleura valdensis*, *M. corniculum*, *Matheronia jaccardi*; объем в пределах двух зон валанжина (*Kilianella roubaudiana* *Sauroceras verrucosum*) прослежена в Швейцарии и Румынии. Во Франции зоне соответствуют слои с *Matheronia rougonensis*.

VI КЗ *Requienia ammonia* - *Toucasia carinata* - *Monopleura urgopensis* - *Agriopleura marticensis*; стратотип у д. Оргон в Ю. Франции; зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Requienia renevieri*, *R. pellati*, *R. scalaris*, *Matheronia virginiae*, *M. munieri*, *M. gryphoides*, *M. aptiensis*, *Toucasia praescarinata*, *Monopleura coquandi*, *M. imbricata*, *M. michaillensis*, *M. varians*, *Pachytraga lapparenti*, *P. paradoxa*, *Retha dubiosa*, *R. martini*, *R. munieri*, *Praescaprina varians*, *P. gaudryi*, *Caprina douvillei*, *Offneria intermedia*, *O. rhodanica*, *Agriopleura blumenbachi*; объем в пределах зон *Nicklesia pulchella* и *Silesites veranonis* (нижний и верхний баррем соответственно) и *Deshayesites deshayesi* (нижний апт); распространение: Франция, Португалия, Испания, Швейцария, Италия, Югославия, Румыния, Болгария, Венгрия, ЧССР, Алжир, Турция, Иран, Афганистан, С. Индия, СССР; повсеместно рудисты приурочены к отложениям ургонской фации в.в., представленной зоогенными, местами ракушечными известняками.

VII КЗ *Pseudotoucasia santanderensis* - *Polysconites verneuilii* - *Agriopleura darderi*; стратотип в деп. Арьеж во Французских Пиренеях; зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Horiopleura baylei*, *H. lamberti*, *Sphaerulites cantabricus*, *Caprina choffati* и др.; возрастной диапазон очень широкий: от нижней зоны среднего апта (*Aconeceras pisum*) до верхней зоны верхнего альба (*Stoliczkaia dispar*); распространение: Франция, Португалия, Испания, Италия, Югославия, Венгрия, Алжир, Тунис. Зональный комплекс наиболее богат в Пиренейском регионе, где он приурочен к рудистовым известнякам урго-апта и урго-альба. В Египте, Ливане и Иране зоне соответствуют слои с *Eoradiolites davidsoni*.



VIII K3 *Praeradiolites fleuriaui* - *Sphaerulites foliaceus* - *Ichthyosarcoclitites triangularis* стратотип близ г.Кассис в Провансе (Ю.Франция); зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Apricardia carantonensis*, *A.laevigata*, *Polyconites operculatus*, *Caprina ad-versa*, *Eoradiolites grossouvrei*, *Radiolites peroni*, *Sauvagesia nicaisei*, *S.sharpei*, *Durania pervinquieri*, *D.blayasi* и др.; общий диапазон от зоны *Turrilites costatus* (средний) до зоны *Sciparoceras gracile* (верхний сеноман); распространение: Франция, Португалия, Италия, Югославия, Греция, ЧССР, Алжир, Тунис, Египет, Ливан, Иран, Афганистан, Западный Китай, Сомали, СССР. Особенно богаты видовые комплексы во Франции, Югославии, Италии.

IX K3 *Distefanella lombricalis* - *Durania cornupastoris* - *Biradiolites angulosus*; стратотип зоны в стратотипе туронского яруса: Шаранта, Дордонь в Аквитании (Франция); зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Hippurites primordialis*, *Vaccinites praepetrocoriensis*, *V.petrocoriensis*, *V.rousseli*, *Radiolites socialis*, *R.praesauvagesi*, *Praeradiolites ponsianus*, *P.praesinuatus*, *P.praecoquandi*, *P.praequieni*, *Biradiolites quadratus* и др.; диапазон в стратотипе в пределах двух зон верхнего турона (*Romaniceras de-verianum* и *Subprionocyclus neptuni*), но в других районах зональные виды встречаются также и в среднем туроне (зоны *Kameruniceras turoniense*, *Romaniceras kallei*, *R.ornatissimum*), поэтому общий стратиграфический диапазон: средний и верхний турон; распространение: Франция, Испания, Италия, Югославия, Болгария, Албания, Греция, Тунис, Египет, Ливан, Иран, СССР. Особенно обильны видовые комплексы во Франции, Испании, Югославии, Италии.

X K3 *Radiolites douvillei* - *Bournonia gardonica* - *Vaccinites giganteus*; стратотип в Провансе (Ю.Франция); зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Radiolites praegalloprovincialis*, *R.sauvagesi*, *Praeradiolites praesinuatus*, *P.ponsianus*, *P.requieni*, *P.subpaille-tei*, *Biradiolites praefissicostatus*, *Vaccinites praegiganteus*, *V.moulini* и др.; в стратотипе зоны все указанные виды приурочены к нижнему коньяку (зона *Varroisiceras haberfellneri*), но в других местах Франции многие виды зонального комплекса встречены также в верхнем коньяке, поэтому общий стратиграфический диапазон - нижний и верхний коньяк; прослеживается во Франции, Испании, Югославии, Румынии и СССР.

XI K3 *Batolites organisans* - *Praeradiolites plicatus* - *Hippurites maestrei*; стратотип в горах Корн (массив Корбьер, Ю-З Франция) зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Hippurites canaliculatus*,

*H. bioculatus*, *H. carezi*, *H. turgidus*, *H. matheroni*, *Vaccinites dentatus*, *V. sulcatus*, *V. chaperi*, *Radiolitella guiscardianus*, *Radiolites squamosus*, *R. angeoides*, *R. mamillaris*, *Praeradiolites ponsianus*, *P. sinuatus*, *Biradiolites fissicostatus*; диапазон в стратотипе - зона *Placenticeras syrtale* (верхний сантон), но за его пределами часть зональных видов встречается в кампане, преимущественно нижнем. В большинстве регионов Альпийской подобласти комплекс видов, характерный для верхнего сантона гор Корн, имеет более широкое стратиграфическое распространение: верхний сантон (зона *Placenticeras syrtale*) - нижний кампан (*Delawarella sampaniensis*) - в Италии, Испании, Югославии, Греции, Албании, Болгарии, Румынии, Австрии, Венгрии, ЧССР, Тунисе, Египте, СССР. Своеобразен комплекс рудистов сантона и нижнего кампана Карпато-Балканского региона; здесь присутствуют такие роды, которые неизвестны в более западных районах: *Pseudopolyconites*, *Petcoviccia*, *Praelapeirousia* и др.

XII КЗ *Praeradiolites boucheroni* - *Biradiolites lameracensis* - *Lapeirousia jouanneti*; стратотип в деп. Шаранта и Дордонь (Аквитания, Франция); нижняя часть стратотипа зоны совпадает со стратотипом верхнего кампана; зональный комплекс, кроме видов-индексов: *Praeradiolites cylindraceus*, *P. hoeninghausi*, *P. saemanni*, *P. riberacensis*, *Biradiolites royanus*, *B. aquitanicus*, *B. chaperi*, *B. baylei*, *B. ingens*, *Hippurites lapeirousei*, *H. lamarscki*, *H. radiosus*, *Bournonia bournoni*, *Radiolitella pulchella*, *Lapeirousia crateriformis*, *Artigesia angulosa* и др.; общий диапазон от верхнего кампана (зоны *Hoplitoplacenticeras marroti* и *Bostrychoceras polyplacum*) до нижнего маастрихта включительно (*Belemnella lanceolata* и *B. occidentalis*); распространение: Франция, Испания, Италия, Югославия, Болгария, Австрия, Румыния, Сирия, Турция, Иран, Афганистан, СССР. Такие зональные виды, как *H. lapeirousei*, *P. cylindraceus*, *P. hoeninghausi*, *P. saemanni* изредка встречаются также в верхнем маастрихте Голландии, а *H. lapeirousei*, *P. boucheroni*, *R. pulchella* - в Испании. Очень своеобразен комплекс рудистов верхнего кампана - нижнего маастрихта в Карпато-Балканском регионе, характеризующийся широким развитием родов *Pironaeva*, *Pseudopolyconites*, *Petcoviccia*, *Solveraia*, *Gorjanoviccia*. Эти роды прослеживаются также на востоке (Турция, Иран, Афганистан), к ним там присоединяются *Vautrinia*, *Dictyoptuchus*, *Miseia*, *Parasauvagesia*, *Osculigera*.

## 2. Значение рудистов для зональной стратиграфии верхней юры и мела юга СССР.

На территории юга СССР выделены региональные биостратиграфические

подразделения, основанные на комплексах видов рудистов, представляющие последовательности, прослеженные на ограниченной территории и отражающие определенный этап развития группы в пределах её географического распространения. Рудистовые горизонты хорошо прослеживаются в верхней юре Крыма, нижнем мелу Крыма и Кавказа, верхнем мелу Кавказа и Средней Азии. Так как в СССР нет разрезов с непрерывной последовательностью по крайней мере нескольких рудистовых горизонтов, то нами для обозначения отложений с рудистами использован термин "слои с фауной" (вспомогательное биостратиграфическое подразделение). Ряд советских авторов (Ренгартен, Халилов, Полярков, Халафова, Акопян, Бобкова, Джалилов и др.) высоко оценивают стратиграфическое значение рассматриваемых организмов и выделяют в различных регионах рудистовые зоны, лоны или слои.

Нами выделен 2I слой с рудистами: 4 в верхней юре, 4 - нижнем и 13 - верхнем мелу. При описании слоев указаны виды-индексы, дана их литологическая характеристика, стратиграфическое положение и распространение, и проведено их сопоставление с комплексными рудистовыми зонами в стратотипических районах Западной Европы. Предложена схема расчленения и корреляции отложений верхней юры, нижнего и верхнего мела юга СССР по рудистам.

$J_{3ox}^{2-3}$ . Слой с *Diceras inostrancevi*: Крым, известняки нижней части яйлинской серии, соответствуют I КЗ. Рудисты Крыма более разнообразны по сравнению с оксфордскими рудистами Франции (5 родов, 20 видов), но большинство из них являются эндемиками.

$J_{3ox}^3$ . Слой с *Megadiceras eximium*: Крым, известняки верхней части яйлинской серии; соответствуют верхней части I КЗ.

$J_{3t}^{1-1}$ . Слой с *Paradiceras karabiense*: Крым, известняки; залегают в верхней части нижнего титона, частично соответствуют региону *Kosmatia richteri*; сопоставляются с III КЗ.

$J_{3t}^{2-3}$ . Слой с *Heterodiceras bajdarensis* - *Valletia urkustense*: Крым, известняки; частично, в верхней части, соответствуют IV КЗ. Данные слои прослеживаются также в Болгарии.

$K_{I}^{bs-1}$ . Слой с *Mopopleura taurica* (выделены Лысенко, Яниным, 1979): Крым, известняки; соответствуют стандартной зоне *Pseudosubplanites ponticus* - *P. grandis*. Аналоги в Зап. Европе не установлены.

$K_{I}^{v-1}$ . Слой с *Heterodiceras luci* - *Megadiceras koinautense* (=лона: Янин, 1984): Крым, известняки; соответствуют стандартной зоне *Kilianella roubaudiana* и частично сопоставляются с V КЗ.

Слой с *Requienia baksanensis* (=лона: Янин, 1984): С. Кавказ,

известняки с прослоями доломитов, верхняя часть боксанской свиты; соответствие и сопоставление то же.

$K_1br.$  Слои с *Monopleura urgonensis* - *Agriopleura marticensis* - *Pachytraga kafanensis* (=горизонт: Халилов, 1959; лона: Янин, 1984): Армения и Азербайджан, ургонские известняки, зейвинская свита; в объеме региозон *Varremites difficilis* и *Holcodiscus perezianus*; соответствуют нижней части VI КЗ.

В Грузии с ними частично сопоставляются известняки с *Requienia zlatarskii* (верхний готерив - нижний баррем).

$K_2sm_{2-3}$ . Слои с *Sphaerulites foliaceus* (Янин, 1984): Азербайджан, алевролиты с линзами и прослоями известняков; соответствуют VIII КЗ.

Слои с *Eocradiolites kugitangensis* - *Sarginula soluni* (Бобкова, 1961): восток Средней Азии, известняки и песчаники, тагаринская и иджударинская свиты; соответствие то же.

$K_2t_1$ . Слои с *Radiolites peroni* (Акопян, 1968): Армения, известняки; по-видимому, соответствуют нижнетуронской зоне *Inosegasmus labiatus*, но частично возможен позднесеноманский возраст; в Зап. Европе аналогов нет.

$K_2t_{2-3}$ . Слои с *Distefanella lombricalis* (Янин, 1984): Армения, известняки; соответствуют зонам *In.lamarcki* и *In.woodvi* и сопоставляются с IX КЗ.

$K_2cn$ . Слои с *Vaccinites giganteus* (Янин, 1984): Грузия, вулканогенные породы с прослоями известняков, нижняя часть мтаварской свиты; условно соответствуют зонам *In.schloenbachi* и *In.involutus* и сопоставляются с X КЗ.

$K_2cn_2$ . Слои с *Vaccinites praevulcatus* - *V.grossouvrei* (Акопян, 1978): Армения, алевролиты и конгломераты с прослоями и линзами органогенно-обломочных и биогермных известняков; соответствуют зоне *In.involutus* (верхний коньяк) и сопоставляются с X КЗ.

Слои с *V.grossouvrei* - *Durania bertholoni* (=лона: Янин, 1984): Азербайджан, песчаники с прослоями рудистовых и гастроподовых известняков; соответствие и сопоставление то же.

$K_2в.$  Слои с *Radiolites angeoides* (Гамбашидзе, 1979): Грузия, вулканогенные породы с прослоями известняков, средняя и верхняя части мтаварской свиты; соответствуют зонам *In.undulatopectatus* (нижний) и *In.pinniformis* (верхний сантон) и частично сопоставляются с XI КЗ.

$K_2в_1$ . Слои с *Apricardia darwaseana* - *Gyropleura vakhschensis* (Бобкова, 1961): восток Средней Азии, известняки с рудистовыми бан-

ками, курукская свита; соответствуют региону *Stantonoceras guadaloupe asiaticum* и частично сопоставляются с XI КЗ.

$K_2^B$ . Слой с *Hippurites canaliculatus* (Акопян, 1978): Армения, туфопесчаники и песчаники с гастроподами и рудистами; соответствуют аммонитовым слоям с *Eurachydiscus cf. isculensis* и региону *Marsupites testudinarius* и частично сопоставляются с XI КЗ.

$K_2^C$ . Слои с *Gyropleura gaurdakensis* - *Biradiolites heberti* (Бобкова, 1961): восток Средней Азии, толща глин и алевролитов с прослоями песчаных известняков-ракушечников, часть даралитауской свиты; соответствует двум зонам верхнего кампана и частично сопоставляется с XII КЗ.

$K_2^D$ . Слои с *Hippurites vlasovi* - *Biradiolites boldjuanensis* - *Laireirousia jouanneti* (Лона: Янин, 1984; соответствует слоям: Бобкова, 1961): Средняя Азия, преимущественно известняки, местами с рудистовыми банками, реже известковистые песчаники; соответствуют зоне *Acanthoscaphites tridens* и частично сопоставляются с XII КЗ. Прослеживаются также в С.Афганистане.

$K_2^E$ . Слои с *Artigesia krymca* - *Gyropleura cipluana* (Янин, 1984): Крым, известковистые песчаники, местами устричники; соответствуют зоне *Velemnella cazimirovensis*. Аналоги в Зап. Европе не установлены.

## ГЛАВА VI. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РУДИСТОВ.

Благодаря широкому географическому распространению и приуроченности к карбонатным отложениям, накопившимся в тепловодных морских бассейнах, рудисты издавна используются при палеогеографических и палеозоогеографических построениях (Дувийе, Динер, Килиан, Терье, Найдин, Рухин, Бобкова, Луппов, Галлам, Кауфман, Коутс и др.). Нами впервые проведен анализ рудистов с точки зрения развития ареала обитания всей группы во времени и пространстве и выявления моментов миграций и формообразования в отдельных регионах Земного шара в течение поздней юры и мела. В основу проведенного анализа нами положен известный фаунистический (ареало-генетический) принцип (Гурьянова, Макридин, Кауфман и др.).

### I. Динамика ареала рудистов.

Выявлены автохтонные центры развития рудистовых фаун, где они существовали длительно, имели высокую степень ТР и эндемизма и откуда происходила постоянная миграция форм в соседние, аллохтонные районы. В оксфорд-готеривский века рудисты имели небольшой, но постоянный ареал в пределах современной южной Европы, Крыма и Кавказа.

ТР их было невысоким (от 3 до 9 родов). В барреме-альбе происходит резкое расширение ареала обитания организмов с захватом новых акваторий, как в восточном, так и западном полушариях (прохорез). В эти века в Карибском регионе сформировался второй главный центр автохтонного развития рудистов с эндемичными родами. Сюда из Альпийского региона иммигрировали *Agriopleura*, *Monopleura*, *Pachytraga*, *Requienia* в барреме, *Praescaprina*, *Caprina* - апте, *Toucasia*, *Eoradiolites* - альбе. Эндемики *Amphitriscoelus*, *Anodontopleura* возникли здесь в барреме, *Kipia* - апте, *Coalcomana*, *Caprinuloidea*, *Tereiyacia*, *Planoscaprina*, *Kimbleia*, *Mexicaprina*, *Texicaprina* - альбе. В апте *Pachytraga* и альбе *Toucasia* проникли еще западнее, они появились в Тихоокеанской области (Япония). В поздне меловую эпоху основное развитие рудистов происходило в двух главных центрах - Альпийском и Карибском (эндемиков в первом 38 и втором - 27%). Развитие рудистов в течение поздней юры и мела в Средиземноморской области является классической иллюстрацией, подтверждающей гипотезу Валентайна и Сандерса о возрастании ТР группы в стабильных во времени условиях.

## 2. Распределение рудистов по палеозоогеографическим областям.

Анализ карт географического распространения позднеюрских и меловых рудистов показывает, что они известны в Средиземноморской и Тихоокеанской областях тепловодного Тетического пояса и в Средне-европейской области умеренного Бореального пояса, но их распределение по ним неравномерно. Диагностическое значение рудисты имеют лишь при характеристике Средиземноморской области. Другие же области практически не обладают своими спектрами эндемичных автохтонных родов, а содержат аллохтонные элементы, временами проникавшие в них из районов наибольшей плотности ареала.

Средиземноморская область характеризуется мощным развитием родов *Diceras*, *Heterodiceras*, *Plesiodiceras*, *Requienia*, *Toucasia*, *Apricardia*, *Horiopleura*, *Pachytraga*, *Caprina*, *Caprinula*, *Plagioptychus*, *Mitrocaprina*, *Agriopleura*, *Radiolites*, *Eoradiolites*, *Praeradiolites*, *Biradiolites*, *Distefanella*, *Sauvagesia*, *Bournonia*, *Durania*, *Hippurites*, *Vaccinites*, *Pironaea* и др. ; в её пределах рудисты повсеместно участвуют в образовании органогенно-обломочных известняков, достигающих нередко значительной мощности, широко распространены рудистовые постройки (банки, биогермы, биостромы); отдельные роды состоят из большого числа видов, представленных, в свою очередь, огромным числом особей. Область подразделяется на подобласти (ПО): Альпийскую и Карибскую. В Альпийской ПО средний процент эндемизма 56, общее число эндемичных родов 63. Рудисты су-

ществовали здесь наиболее длительно: от среднего оксфорда до позднего маастрихта. Карибская ПО, по сравнению с предшествующей, является эволюционно более молодой, она как самостоятельная биогеографическая единица сформировалась во второй половине раннего мела и существовала на протяжении всего позднего мела. Средний процент эндемизма 27, число эндемичных родов 24.

Среднеевропейская область характеризуется аллохтонными рудистовыми фаунами, отсутствием эндемичных родов, низкой степенью ТР (всего 12 родов), широким развитием видов, общих с южными районами Европы, немногочисленностью особей, отсутствием рудистовых известняков, биогермов и биостромов. Здесь рудисты установлены в апте, сеномане, туроне, сантоне, кампане и маастрихте. Для кампанского века отмечено проникновение рудистов в наиболее северные (Ю.Швеция) и северо-восточные (Поволжье) точки своего распространения. В Тихоокеанской области рудисты встречаются эпизодически и не являются характерной группой. Они обнаружены в двух районах (Япония: *Pachytraga* - апт, *Toucasia*, *Praesaprotina* - альб, *Sargina* - сантон; подводные возвышенности в центральной части Тихого океана: *Caprina* предположительно апт-сеноман).

### 3. Широтная зональность в географическом распространении рудистов.

Основным фактором, обусловившим географическую дифференциацию и контролировавшим широтное распределение представителей подотряда *Hirpuritina*, являлся климатический фактор (Динер, Найдин, Синицын, Кауфман, Галлам и др.). В западном полушарии они встречены в полосе между 50° с.ш. (Ю.Канада) и 17° ю.ш. (С.Чили); в восточном полушарии их находки известны в пределах несколько более широкой полосы: от 57° с.ш. (Ю.Швеция) до 18° ю.ш. (Мадагаскар). В Европе северная граница распространения рудистов имеет субширотное простираение (Ю.Англия, Ю.Швеция, Крым, Кавказ, Средняя Азия). Полоса массового распространения рудистов приходится на районы, где известны наиболее высокие палеотемпературы, например, в Ю.Франции: 19,5 - 24,9 - в поздней юре, 19,2 - 28,1 - раннем и 17 - 21,9° С - позднем мелу (Тейс, Найдин, 1973). Основные районы развития фаун рудистов приходятся в поздней юре на северную аридную (северную часть тропической зоны) и в мелу на южную часть северной субтропической зоны и северную аридную (тропическую) зоны (Вахрамеев, 1978). Области автохтонного развития рудистов в Альпийской и Карибской ПО располагаются в одном тропикосубтропическом Тетическом температурном поясе. За его пределами (например, в Бореальном поясе) ТР рудистов резко

падает, они встречаются в разрезах эпизодически, эндемичные роды отсутствуют, рудисты не участвуют в пороодообразовании. Такое отличие обусловлено отсутствием стабильных оптимальных условий для жизни рудистов вне Тетического пояса, что связано, прежде всего, с колебаниями климатического фактора. Интересно сравнить характер распределения числа родов по широтам в восточном и западном полушариях. Максимум ТР в Америке (58 родов) приходится на Мексику и Антильские о-ва (20° с.ш.). К северу и югу от этой линии ТР резко уменьшается: 23 рода в Техасе, 1 - Канаде; 7 Тринидаде, 2 - Чили. Причем, в раннем мелу пик ТР приходится на Техас, а в позднем мелу - Мексику и Антильские о-ва, что указывает скорее всего на смещение в течение мела северной аридной зоны в этом регионе к югу. В восточном полушарии максимум (95 родов) приходится на полосу Ю.Франция - Альпийский и Карпато-Балканский регионы - Малая Азия (40-43° с.ш.). Положение пиков ТР в отличие от Карибского региона, здесь остается одинаковым для раннего и позднего мела. К северу от указанной линии число родов уменьшается до 14 (Нидерланды), 3 (Ю.Швеция), а к югу до 25 (С.Африка), 5 (Танзания) и 1 (Мадагаскар).

#### 4. Интерпретация некоторых данных по географическому распространению рудистов.

1. Установленная высокая степень эндемизма рудистой фауны в Карибском регионе не противоречит гипотезе расширения Атлантического океана в течение мелового периода. Расширение океана происходило как за счет его спрединга, так и за счет обрушения крупных блоков окраинных частей материков (Боголепов, Чиков, 1976). Рудисты найдены в мелководных отложениях на глубинах 2,8-4 км. Широкое развитие рудистовых и коралловых фаций на тех или иных глубинах по обе стороны от срединного хребта наводит на мысль о мелководности океана по крайней мере в раннемеловое время.

2. Возникновение Карибского эндемичного центра развития рудистов совпадает с активной фазой дрейфа материков (I20 Мл назад: баррем-апт, Пшон, 1974). Со временем степень эндемизма рудистой фауны в этом бассейне повышалась (особенно она высока для сеномана, сантона, кампана и маастрихта). Постоянно сокращалось, наоборот, число родов, общих с европейским регионом: 10 в сеномане, 3 - сантоне, по 2 - кампане и маастрихте. Таким образом, по мере расширения Атлантики обособление западной окраины моря Тетис становится все отчетливее.

3. Установлено, что миграция рудистов в Сев.Атлантике шла с востока на запад. Скорее всего, миграция была связана с широтным палеотечением, подобным современному северному пассатному течению. Следу-



ет исключить возможность широкого фаунистического обмена между Альпийским и Карибским регионами вдоль экваториальной полосы океана. Миграция рудистов с запада на восток или вообще не имела места, или они не могли проникнуть в Евразию в силу неблагоприятных условий. Ряд исследователей (Дорф, Найдин, Гордон, Эйджер и др.) указывают на существование в сев. части океана в меловой период теплого течения (Палеогольфстрима). В этом случае миграция рудистов в струе этого течения была возможна из Карибского бассейна на северо-восток. С ним связано появление альбских рудистов в 3,5 - 4 тыс. км. сев.-вост., в районе современной Ньюфаундлендской банки. Ещё севернее, в водах Бореального пояса личинки рудистов, по-видимому, уже не могли нормально развиваться из-за температурного режима. Более того, океан к тому времени стал уже достаточно широким и личинки не успевали пересечь его в планктонной стадии (Hallam, 1967). Этим обстоятельством, скорее всего, можно объяснить практически полное отсутствие карибских видов в меловой фауне рудистов в восточных районах Средиземноморской области. В Тихом океане с северным пассатным течением вероятно была связана миграция меловых рудистов из Карибского бассейна на запад (они найдены в мелководных отложениях на гайотах в центральных частях океана и на Японских о-вах). С палеотечением, идущим подобно современному Мозамбикскому течению, в меловое время рудисты могли проникать из экваториальной зоны на юг, вдоль края Африканского континента вплоть до Мадагаскара (Gordon, 1973).

#### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ.

1. В результате комплексного подхода с единых позиций изучен морфогенез основных структурных элементов раковины и выявлены основные уровни изменения морфологической организации позднеюрских и меловых рудистов. Установлено ступенчатое, последовательное во времени возникновение новых все более усложняющихся морфологических элементов, что может свидетельствовать об общем поступательном развитии группы по пути идиоадаптации и специализации.

2. Предложена новая система рудистов, основанная на комплексном применении сравнительно-морфологического, морфогенетического, палеобиологического, филогенетического, геохронологического и географического критериев. Группа рудистов, составляющая часть отряда Hippuritida класса Bivalvia, отделена от группы мегалодонтид и выделена в качестве самостоятельного подотряда Hippuritina, объединяющего в настоящее время (без фауны Карибского региона) 6 над-

семейств, 23 семейства, 28 подсемейств (описано 24) и 98 родов (описано 60). Установлены новые таксоны: 4 семейства, 10 подсемейств, 3 рода.

3. На основании изучения филогении главных ветвей рудистов рассмотрены некоторые особенности филетической эволюции и разработана новая филогенетическая схема подотряда Hippuritina, на которой показаны родственные связи между надсемействами и семействами.

4. Выявлены основные закономерности эволюции рудистов. Группа развивалась в течение 80 МЛ (средний оксфорд - поздний маастрихт) по пути аллогенеза. Морфо-функциональный анализ особенностей внутреннего строения раковины позволяет предположить узкое функциональное назначение ряда структур, обусловленное приспособлением к определенным экологическим нишам. Темпы эволюции подотряда Hippuritina в целом были горотелическими.

5. Эволюция рудистов имеет заверченный характер, в ней различаются три стадии биологического развития: прогресс (60 МЛ: средний оксфорд - ранний сантон), стабилизация (17 МЛ: поздний сантон - ранний маастрихт) и регресс или вымирание (2 - 2,2 МЛ: поздний маастрихт). Определяющими факторами в эволюции рудистов явились климат и колебание уровня Мирового океана. Заметное похолодание и резкое падение уровня моря в позднем маастрихте ускорило процесс вымирания группы, находившейся в этот период времени на стадии регресса.

6. Дано полное монографическое описание 60 родов позднеюрских, ранне- и поздне меловых рудистов (из них 37 с территории СССР). На основании изучения 180 видов произведена ревизия комплексов рудистов из верхнеюрских и меловых отложений Советских Карпат, Крыма, Кавказа и Средней Азии.

7. Проведен анализ стратиграфического распространения рудистов верхней яры и мела в странах Европы, Африки и Азии. В Зап. Европе выделено 12 комплексных зон по рудистам и дано их сопоставление со стандартными аммонитовыми зонами. Комплексные зоны, как правило, хорошо прослеживаются в ряде стран Евразии и С. Африки, что позволяет использовать эту группу при межрегиональной корреляции отложений.

8. Изучено стратиграфическое распространение рудистов верхней яры и мела во всех районах развития рудистовых фаций в СССР. На юге страны выделен 21 слой с рудистами и дано их соответствие с комплексными зонами по рудистам Западной Европы. Составлена первая межрегиональная схема сопоставления отложений нижнего- и верхнего

мела юга СССР по рудистам.

9. Выявлены основные закономерности глобального распространения рудистов. Установлены районы автохтонного развития и пути миграции группы. Дана характеристика рудистовых фаун по палеозоогеографическим областям. Массовое развитие рудистов наблюдается лишь в пределах теплого Тетического пояса, где они являлись наиболее таксономически разнообразными и участвовали в пороодообразовании. Высказаны соображения о возможности использования данных по широтной зональности рудистов при палеогеографических реконструкциях.

#### СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Новые находки рудистов в валанжине Крыма. Научн. докл. Высш. школы. Геол.-геогр. науки, 1958, т.2, с.127-133.
2. Рудистовые фации валанжинского яруса Крыма (Автореф. докл.). Булл. Моск. о-ва испытателей природы, 1958, т.33, вып.4, с.160-161.
3. Нижнемеловые отложения Центрального Крыма. Вестн. Моск. ун-та Сер. биол., почвовед., геол.-географ., 1959, №1, с.115-120 (соавтор В.В. Друщиц).
4. Двустворчатые моллюски. В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1960, с.165-231 (соавтор Т.Л. Муромцева).
5. Валанжинские биогермы села Межгорья. В сб.: Путеводитель экскурсий IV палеозоолого-литологической сессии. Кишинев, 1966, с. 21-22 (соавтор Е.И. Кузьмичева).
6. Берриасский и валанжинский бассейны Крыма и их население (Автореф. докл.). Булл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол., 1968, т.43, вып.2, с.158 (соавторы В.В. Друщиц, Т.Н. Горбачик, М.А. Головинова, С.С. Костюченко, М.В. Кнорина, С.Б. Куваева, Е.И. Кузьмичева, Л.Н. Раченская, Т.Н. Смирнова).
7. Характерные разрезы берриаса и валанжина Крыма и их значение для разработки детальной стратиграфии. Тез. докл. IV научн. отчетной конф. геол. ф-та МГУ. М., 1969, с.152-155 (соавторы В.В. Друщиц, Т.Н. Горбачик).
8. Рудисты ургона юга СССР и Карпато-Балканского региона. Тез. докл. IV научн. отчетной конф. геол. ф-та МГУ. М., 1969, с.169-171 (соавторы Н.В. Костина, В.Г. Чернов).
9. Особенности берриасского и валанжинского бассейнов Крыма и их население. Вестн. Моск. ун-та. Сер.4. Геология, 1970, №3, с.16-25 (соавторы Т.Н. Горбачик, В.В. Друщиц).
10. Ургонская фация Карпато-Балканского региона и юга СССР. Тез.

докл. У научн. отчетной конф. геол. ф-та МГУ. М., 1970, с. 18-20 (соавтор В. Г. Чернов).

11. История развития фауны берриаса и валанжина и проблема границы юры и мела. В сб.: Ломоносовские чтения и VI научн. отчетной конф. геол. ф-та МГУ, М., 1971, с. 6-7 (соавторы В. В. Друщиц, Т. Н. Горбачик, М. А. Головинова, М. В. Кнорина, Е. И. Кузьмичева, Т. Н. Смирнова).

12. Ургонская фация Восточных Карпат. Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология, 1973, №2, с. 37-51 (соавтор В. Г. Чернов).

13. Ургонская фация Карпато-Балканского региона. Мат-лы X конгр. КБГА, 1973, секция I. Стратигр. и палеонтол., Братислава, 1974, с. 59-65 (соавтор В. Г. Чернов).

14. Палеобиогеография юрских и меловых рудистов. Тез. докл. XXI сес. Всес. палеонтол. о-ва, 1975, Л. 1975, с. 36-37.

15. Мезозой. Юра. В кн.: Состояние изученности групп органического мира: двустворчатые моллюски. М.: Наука, 1975, с. 282-319 (соавторы В. А. Захаров, Б. Г. Пирятинский, Л. Ф. Романов, А. А. Савельев).

16. Мезозой. Мел. Там же, с. 320-357 (соавторы Н. Н. Бобкова, В. А. Захаров, Т. С. Калишевич, А. А. Савельев, В. А. Собоцкий).

17. Первая находка рудистов *Monopleura* в титоне Крыма. Палеонтол. журн., 1975, №3, с. 23-28.

18. Les bivalves à la fin du Jurassique et au début du Crétacé. Мém. Bur. rech. géol. et minières, 1975, N 86, p. 221-228 (соавтор В. А. Захаров).

19. Эпибюз и иммурация среди рудистов *Monopleura*. Палеонтол. сб., №12, вып. I-2. Львов, 1975, с. 72-76.

20. Нижнемеловые отложения междуречья Бельбек-Альма (Крым). Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология, 1975, №6, с. 19-31 (соавторы Т. Н. Горбачик, В. В. Друщиц).

21. Стратиграфическое распространение рудистов в меловых отложениях Болгарии. Булл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол., 1976, т. 51, вып. 3, с. 80-90.

22. Корреляция ургонской фации Карпато-Балканского региона и юга СССР. В кн.: Мат-лы XI конгр. КБГА. Тез. докл. Киев: Наук. Думка, 1977, с. 79-80 (соавтор В. Г. Чернов).

23. Опорные разрезы верхнего ардеша и берриаса Крыма. В кн.: Международный коллоквиум по верхней юре и граница юры и мела. Тез. докл. Новосибирск, 1977, с. 75-76 (соавторы В. В. Друщиц, Т. Н. Горбачик).

24. Особенности географического распространения берриасских и валанжинских двустворчатых моллюсков и брахиопод на территории

СССР. Булл.Моск.о-ва испытателей природы. Отд.геол.,1979,т.54, вып.2, с.88-102 (соавтор Т.Н.Смирнова).

25. Сравнительная характеристика систематического состава берриасских и валанжинских двустворчатых моллюсков СССР. Геол. и геофиз.,1979, № 4, с.51-60.

26. Биостратиграфическая характеристика типового разреза верхней юры и нижнего мела Центрального Крыма. Изв.АН СССР. Геол.сер., 1979, №6, с.70-80 (соавтор Н.И.Лысенко).

27. Рудисты *Requienia* и *Matheronia* из ургонских отложений Украинских Карпат. Палеонтол.сб.,Вып.16,Львов,1979, с.49-55 (соавтор В.Г.Чернов).

28. The urgonian facies of the Soviet Carpathians. In: Colloque sur l'Urgonien des Pays Méditerranéens. Géobios, mém. special n 3, Lyon, 1979, p.171-176 (соавтор В.Г.Чернов).

29. Ургонские отложения Советских Карпат (стратиграфия, литология, палеонтология). М.: Наука,1980, 240с. (Монография: соавторы В.Г.Чернов, М.А.Головинова, Т.Н.Горбачик, Е.И.Кузьмичева, И.А.Михайлова, Т.Н.Смирнова).

30. Корреляция ургонской фации Карпато-Балканского региона и юга СССР. В кн.: Мат-лы XI конгр. КБГА. Тез. докл. Киев: Наук. Думка, 1980, с.214-226 (соавтор В.Г.Чернов).

31. Стратиграфическое распространение двустворчатых моллюсков и брахиопод в берриасе и валанжине Крыма. Булл.Моск.о-ва испытателей природы. Отд.геол.,1981,т.56,вып.1,с.82-94 (соавтор Т.Н.Смирнова).

32. Рудисты-рифостроители поздне меловой эпохи (Автораэф. докл., 1980). Булл.Моск.о-ва испытателей природы. Отд.геол.,1981,т.56, вып.3, с.143.

33. Сообщества бентонных организмов в ургонском бассейне (Советские Карпаты). В кн.: Тез.докл. XII конгр. КБГА. Бухарест, 1981, с. 102-103 (соавтор В.Г.Чернов).

34. Палеозоогеография позднерурских и меловых рудистов. В сб.: Палеонтол., палеобиогеогр. и мобилизм. Тр.21 сес. Всес.палеонтол. о-ва, 1975. Магадан,1981, с.135-147.

35. Основные этапы геологической истории рудистов Средиземноморской палеозоогеографической области. В сб.: Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. Изд-во Моск.ун-та,1982,с.45-60.

36. К палеоэкологии рудистов *Requienia*. Палеонтол.журн.,1983, №3, с.104-106.

