

- the oceanic floor and continents // *J. Geophys. Res.* 1968. Vol. 73. P. 2119–2136.
52. *Isacks B., Oliver J., Sykes L.R.* Seismology and the new global tectonics // *J. Geophys. Res.* 1968. Vol. 73. P. 5855–5899.
53. *Kröner A.* Plate motion, crustal accretion and supercontinent assemblage since the Early Archean // XXVIII Intern. Geol. Congr. (Abstracts). Washington. (D.C.), 1989. Vol. 2. P. 2230–2231.
54. *Larson K.M., Freymueller J.T., Philipsen S.* Global plate velocities from Global Position System // *J. Geophys. Res.* 1997. Vol. 102, N B5. P. 9961–9981.
55. *Le Pichon X.* Sea floor spreading and continental drift // *J. Geophys. Res.* 1968. Vol. 73. P. 3661–3697.
56. *Lisitsin A.P.* Oceanic sedimentation — lithology and geochemistry // Amer. Geophys. Un. Washington. (D.C.), 1996.
57. *McKenzie D.P., Morgan W.J.* Evolution of triple junctions // *Nature*. 1969. Vol. 224, N 5215. P. 125–133.
58. *Morgan W.J.* Rises, trenches, great faults and crustal blocks // *J. Geophys. Res.* 1968. Vol. 73. P. 1959–1982.
59. *Minster J.B., Jordan T.H.* Present day plate motion // *J. Geophys. Res.* 1978. Vol. 83. P. 5331–5354.
60. *Nutman A.P., Moizis S.J., Friend C.R.J.* Recognition of 3850 ma Water-lain sediments in West Greenland and their significance for the early Archean Earth // *Geochim. et Cosmochim. Acta*. 1997. Vol. 104, N 12. P. 91–107.
61. *Piper I.D. A.* The Neoproterozoic Supercontinent: Rodinia or Paleopangaea? // *Earth and Planet. Sci. Lett.* 2000. Vol. 176. P. 131–146.
62. *Peal S., Cassen P., Reynold R.* Melting of Io by tidal dissipation // *Science*. 1979. Vol. 203, N 4383. P. 892–894.
63. *Polet J., Anderson D.L.* Depth extend of cratons as inferred from tomographic studies // *Geology*. 1995. Vol. 23. P. 205–208.
64. *Scotese C.R., Gahagan L.M., Larson R.T.* Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic oceans basins // *Tectonophysics*. 1988. Vol. 155. P. 27–48.
65. 25 Years of Ocean Drilling // *Oceanus*. 1993/94. Vol. 36, N 4. 136 p.
66. *Vine F., Matthews D.* Magnetic anomalies over oceanic ridges // *Nature*. 1963. Vol. 199. P. 947–949.
67. *Wilson J.T.* A New Class of Fault and their Bearing on Continental Drift // *Nature*. 1965. Vol. 207. P. 343–347.

Поступила в редакцию  
30.01.2001

УДК 56.017+551.762.33+47

**Б.Т. Янин**

## БИОТА СРЕДНЕРУССКОГО МОРЯ В ВОЛЖСКОЕ ВРЕМЯ

### Статья 2. ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Как было отмечено ранее [22], в настоящее время в волжских отложениях центральных и восточных районов Русской платформы (РП) установлено 225 родов и 646 видов беспозвоночных, 11 родов и 32 вида позвоночных организмов. Все они представляют определенные, сохранившиеся в ископаемом состоянии, компоненты той биоты, которая развивалась в волжское время в Русском море (РМ), покрывавшем указанный регион.

Большая часть родов и видов принадлежит к шести доминировавшим в то время группам. Наибольшее таксономическое разнообразие (ТР) отмечено для фораминифер, двустворчатых, головоногих и брюхоногих моллюсков, остракод и брахиопод. Общие тенденции развития биоты в РМ охарактеризованы нами ранее в [22]. Здесь изложены данные об этапности развития основных групп организмов, составлявших биоту этого моря в волжское время.

Все данные по таксономическому составу организмов в большинстве случаев приведены для стандартных аммонитовых зон волжского региона [19]. Для удобства изложения материала и сохранения преемственности по отношению к работам предшествующих авторов по стратиграфии и палеонтологии верхней юры здесь, как и в [22], биота волжского РМ рассматривается в целом, без разделения на позднеюрскую и раннемеловую части; характеристи-

ка групп дается для ранне-, средне- и поздневолжского времени, что отвечает этапности развития большинства групп.

При обобщении материалов по ТР известных в волжских отложениях РП групп организмов автор использовал многочисленные литературные источники: по фораминиферам [1, 12, 15, 21, 23, 25]; губкам [5, 7]; кораллам [7]; серпулидам [4, 5, 7]; остракодам [13, 23, 25], другим членистоногим [4, 5, 7]; моллюскам: скафоподам [4, 5], брюхоногим [4–7, 11, 25], двустворчатым [4, 5, 7, 10, 11, 15, 27], головоногим — аммонитам [5–7, 15–17, 24, 25], белемнитам [5, 7, 8, 15, 18, 20, 25, 26], теutoидеям [3]; мшанкам [4, 7]; брахиоподам [4, 5, 7, 14, 25]; иглокожим [4, 5, 7]; позвоночным [7, 9].

Отмечу, что в волжское время РМ представляло собой относительно мелководный теплый эпиплатформенный бассейн нормальной солености, который на севере имел постоянное сообщение с Печорским морем, а на западе и юге — непостоянную или затрудненную связь с Польским и Крымско-Кавказским бассейнами соответственно.

Ниже остановимся на таксономической и экологической характеристиках главных групп организмов, определявших облик биоты РМ в волжское время (они рассмотрены по степени убывания ТР на уровне видов).

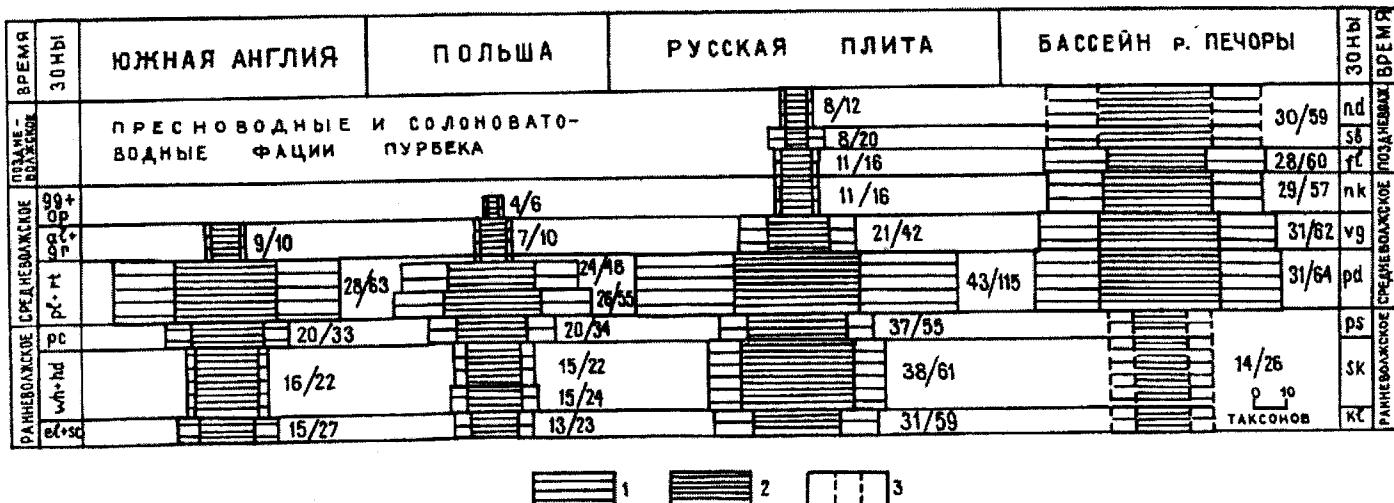


Рис. 1. Диаграммы изменения таксономического разнообразия фораминифер в волжское время в некоторых регионах Западной и Восточной Европы:

Зоны для Южной Англии [12, табл. 3]: *el + sc* — *Virgatosphinctoides elegans* и *V. scitulus*; *wh + hd* — *V. wheatleyensis* и *Arkellites huddlestoni*; *pc* — *Pectinatites pectinatus*, *pl + rt* — *Pavlovia pallasioides* и *P. rotunda*; *al + gr* — *Progalbanites albani* и *Crendonites gorei*; *gg + op* — *Titanites giganteus* и *Paracraspedites oppressus*; зоны для Русской плиты, Печорского бассейна и Польши [19, табл. 1]: *kl* — *Ilowaiskya klimovi*; *sk* — *Il. sokolovi*; *ps* — *Il. pseudoscithica*; *pd* — *Dorsoplanites panderi*; *vg* — *Virgatites virgatus*; *nk* — *Epivirgatites nikitinii*; *fl* — *Kachpurites fulgens*; *sb* — *Craspedites subditus*; *nd* — *Cr. nodiger*. Цифрами указано число таксонов: родов — в числите, видов — в знаменателе; 1 — количество родов; 2 — видов; 3 — число таксонов подсчитано вместе для нескольких зон

**Фораминиферы.** ТР группы в центральных и восточных районах РП по сравнению с другими группами самое высокое (57 родов, 218 видов). Все они являются бентосными формами. По систематическому составу фауна фораминифер рассматриваемого региона относится к нодозарийово-эпистоминидовому типу и считается теплолюбивой, преимущественно субтропической [1].

В развитии группы в РМ намечаются три этапа (рис. 1). В первый, ранневолжский, этап происходило равномерное поступательное развитие группы. Эта тенденция была унаследована с кимериджского времени. От зоны к зоне отмечено лишь незначительное увеличение числа родов и видов: соответственно от 31/59 (зона «*kl*») до 38/61 (зона «*sk*»; объяснения индексов см. рис. 1). Доминирующими группами, как и в кимеридже, в это время были сем. *Ceratobuliminidae* и *Nodosariidae* [2]. Ранневолжские фораминиферы имели широкое распространение лишь в восточной части РП (Среднее Поволжье), в центральной ее части они присутствуют только в двух районах (в разрезах Костромской области и на Воронежской антеклизе).

На втором этапе, приходящемся на начало средневолжского времени (зона «*pd*»), произошли некоторое увеличение числа родов (с 38 до 43) и резкий рост числа видов (с 61 до 115). Фораминиферы в течение этого этапа получили более широкое географическое распространение. Резкое увеличение ТР (максимальное число родов 25 и видов 55) отмечено для этого же времени и в Польском море. К.И. Кузнецова [2] отмечает взрывной характер в формообразовании фораминифер именно в самом начале средневолжского времени. В составе фауны фораминифер происходит бурный расцвет нодозарий. Обнов-

ление группы в систематическом отношении достигает 75%.

Третий этап характеризуется очень резким сокращением ТР группы как на уровне родов, так и видов. Эта тенденция наметилась в начале зоны «*vg*»: 21 род и 42 вида вместо 43 и 115 в зоне «*pd*». В конце средневолжского (зона «*nk*») и в первой половине поздневолжского времени (зоны «*fl*», «*sb*») фораминиферы развивались почти равномерно и практически без изменения числа таксонов: родов — 11, 8, 8; видов — 16, 20, 12 в соответствующих зонах. Таким образом, в конце поздневолжского времени (зона «*nd*») существовало только 12 видов. Преимущественное развитие получают видовые группы маргинулин и астаколусов [2].

Анализ диаграмм по ТР фораминифер, составленных для нескольких соседних регионов Восточной и Западной Европы, показывает сходную модель развития группы в ранневолжское и в начале средневолжского времени (см. рис. 1). Волжские фораминиферы являются одной из немногих групп, которые обнаруживают в своем развитии самую тесную зависимость от общего режима бассейна и, в частности, от изменения типа осадконакопления в нем и его глубины.

Во всех четырех регионах (Южная Англия, Польша, РП и Печорский бассейн) отмечаются усиление ТР группы в ранневолжское время и мощная вспышка ТР в начале средневолжского времени (зона «*pd*»), что соответствует трансгрессивной фазе развития морских бассейнов на территории указанных регионов. Но в конце средневолжского времени на РП и в более западных регионах происходит резкое сокращение ТР и даже исчезновение фораминифер в самых западных акваториях.

В Польском море в конце средневолжского времени существовало от 7 родов и 10 видов (зона «*vg*») до 4 родов и 6 видов (зона «*nk*»), но они к началу поздневолжского времени вымерли. В РМ фораминиферы, хотя и с меньшим ТР, продолжали развиваться на протяжении всего поздневолжского времени. Исчезновение фораминифер, да и вообще морских организмов в западных морях, имело место именно в поздневолжское время. В связи с регressiveйной фазой развития в западных регионах морской режим бассейнов сменился солоновато- и пресноводным. В них стали накапливаться своеобразные фации пурбека. На РП регressiveйная фаза выражалась в сокращении ТР ряда групп, в первую очередь фораминифер, остракод, брахиопод и некоторых других [22]. Это было обусловлено повсеместным обмелением РМ в его центральных и восточных частях и накоплением грубозернистых песчаных осадков.

Иная картина развития фауны фораминифер установлена на севере РП, в Печорской синеклизе. Здесь в волжских отложениях установлено присутствие 41 рода и 123 видов [2]. В отличие от центральных и восточных районов РП, в Печорском регионе в развитии группы можно выделить не три, а два этапа (см. рис. 1). На первом, ранневолжском, этапе отмечено относительно низкое ТР: 14 родов и 26 видов, что примерно в два раза меньше, чем в сравниваемых районах, которые относятся к собственно Русской плите.

Второй этап охватывает средне- и поздневолжское время. В самом его начале наблюдается резкое увеличение числа родов и видов (соответственно до 31 и 64). Но в последующее время группа развивалась без каких-либо существенных изменений до конца поздневолжского времени. Отмечается лишь незначительное колебание числа родов и видов. В отличие от Русской плиты, здесь не отмечено ступенчатое сокращение ТР группы (см. рис. 1), что связано с сохранением общего сходного режима осадконакопления в относительно глубоком бассейне (глины с прослойками битуминозных сланцев накапливались как в средне-, так и в поздневолжское время) и отразилось в сохранении систематического состава фораминифер. В Печорском море в поздневолжское время продолжали существовать только те общие с РМ формы, которые были известны здесь в средневолжское время.

**Двустворчатые моллюски.** По ТР двустворчатые занимают второе место в морской фауне РП. Они особенно разнообразны и многочисленны в ее центральных и восточных районах (Московская синеклиза, Верхнее и Среднее Поволжье), отсюда известны 56 родов и 128 видов. В структуре бентоса данная группа в волжское время в РМ играла существенную роль [22]. Подавляющее большинство двустворчатых моллюсков представлено эндемичными видами, под которыми понимаем виды, не встреченные в одновозрастных отложениях в других регионах. Из 128 видов таковыми являются 100.

Представители группы населяли преимущественно мелководные участки моря, на которых накапливались алевритовые и песчаные осадки. К тонким илистым грунтам, развитым на относительно больших глубинах, приурочено лишь незначительное число видов. Таким образом, фациальный контроль обусловил как вертикальное, так и горизонтальное распространение организмов.

В развитии группы в рассматриваемый период на РП намечаются два этапа. На первом, ранневолжском, этапе двустворчатые имеют очень низкое ТР (2 рода, 4 вида, рис. 2). Возможно, этот факт был обусловлен отсутствием в РМ благоприятных биотопов для их обитания. Практически повсеместно на дне моря накапливались тонкие илистые осадки, к жизни на которых смогли приспособиться в основном бухии. Редкие ранневолжские двустворки известны лишь из восточных районов РП.

На втором, средне-поздневолжском, этапе произошло резкое увеличение ТР группы. В развитии двустворок на этом этапе можно выделить два подэтапа. Первый подэтап (начало и середина средневолжского времени) характеризуется высоким ТР (27 родов и 43 вида). Двустворчатые получили широкое распространение по всей акватории РМ (зона «*pd*»). Затем (зона «*vg*») эта тенденция усилилась: ТР достигло максимума — 46 родов и 80 видов. Это обстоятельство связано с распространением мелководных алеврито-песчаных осадков. Особенно многочисленны двустворчатые этого времени в центральных и восточных районах РП.

На втором подэтапе (конец средневолжского и поздневолжского времени) происходит сокращение ТР группы примерно вдвое. В зоне «*nk*» установлено 20 родов 20 против 46 и видов 35 против 80, в зоне «*fl*» ТР продолжает снижаться: до 17 родов и 28 видов. Но в последующее время ТР незначительно увеличивается и сохраняется до конца поздневолжского времени (30 родов и 44 вида в зоне «*sb*», 30 родов и 45 видов в зоне «*nd*»). Это обстоятельство указывает на то, что двустворчатые, в отличие от фораминифер и остракод (см. ниже), практически не среагировали на важное региональное событие — регressiveйную fazу в развитии бассейна.

**Аммониты.** Представители этой группы составляют основную часть нектона: 28 родов и 93 вида. По общему числу родов они уступают только двум группам бентоса — фораминиферам и двустворчатым моллюскам. Большинство аммонитов являются короткоживущими: 22 из 28 родов характерны для двух зон, 75 из 93 видов известны только из отложений одной зоны.

В развитии группы намечаются три этапа [22]. Первый, ранневолжский, этап характеризуется присутствием на РП 12 родов и 23 видов: *Nowaiskya* (5), *Pectinatites* (3), *Wheatleyites* (3), *Glochiceras* (3), *Haploceras* (2), *Paracraspedites* (1), *Paravirgatites* (1), *Gravesia* (1), *Neochetoceras* (1), *Schareria* (1), *Metahaploceras* (1), *Sutneria* (1). Среди родов по численности и частоте

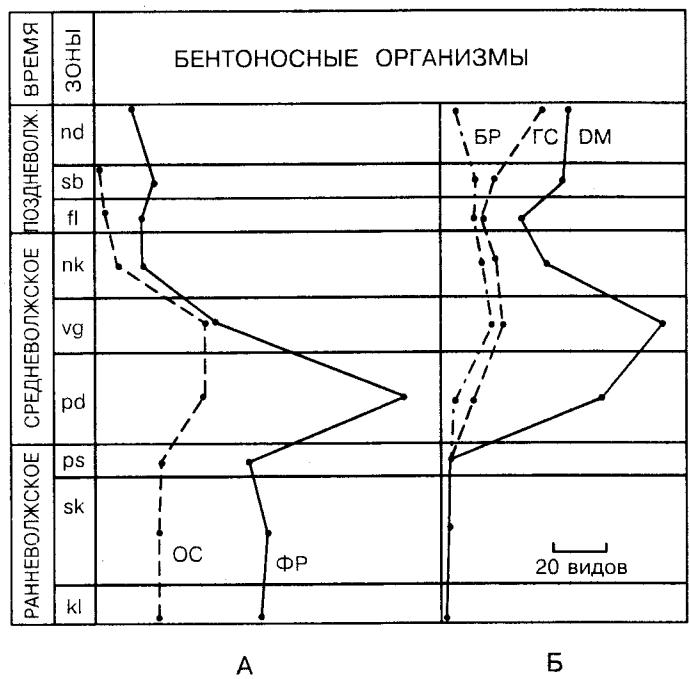


Рис. 2. Изменение числа видов в главных группах беспозвоночных организмов в биоте Русского моря в течение волжского времени; А — микробентос (ОС — остракоды, ФР — фораминиферы); Б — макробентос (БР — брахиоподы, ГС — гастроподы, ДМ — двустворчатые моллюски (для данных групп число видов в ранневолжское время практически совпадает). Обозначения зон см. на рис. 1

находок преобладают появившиеся в самом начале этапа *Ilowaisky* и *Pectinatites*, из которых первый характерен для Польши, РП и Печоры, а второй распространен значительно большей площади (Южная Англия, Польша, РП, Печора, Приполярный Урал, Север Сибири и Восточная Гренландия).

По числу родов и видов ранневолжский комплекс аммонитов РП в несколько раз превышает ТР группы в соседних регионах, причем в данном комплексе присутствуют 5 тетических родов, неизвестных в более северных районах (*Sutneria*, *Schaireria*, *Metahaploceras*, *Haploceras*, *Glochiceras*).

На втором, средневолжском, этапе ТР аммонитов на РП резко возрастает. В начале этапа (зона «*pd*») почти полностью сменяются родовой и видовой состав группы. Наиболее многочисленны и часто встречаются представители новых родов: *Zaraikites* (9), *Dorsoplanites* (3), *Pavlovia* (2) и *Michalskia* (1 вид). Все они имеют широкое географическое распространение: *Dorsoplanites* и *Pavlovia* известны также в Англии, Гренландии, на Печоре, Приполярном Урале и на севере Сибири; *Zaraikites* — в Польше и на Печоре; *Michalskia* — в Польше.

В конце второго этапа (зона «*vg*») вновь произошло резкое обновление фауны аммонитов: появились роды *Virgatites*, *Serbarinella*, *Lomonossovella*, *Laugeites*, *Craspedites*, *Crendonites*, *Bohemoth*. Продолжали существовать *Dorsoplanites* и *Acuticostites*. Наибольшее развитие получают *Virgatites* (7) и *Dorsoplanites* (5 видов). Надо отметить, что в течение второго этапа за-

метно усилился (по сравнению с первым) обмен фаунами аммонитов между РМ и другими акваториями как близкими, так и далекими. Особенно четко эта тенденция проявилась в резком увеличении общих видов в составе boreальных родов. Но зато на РГ исчезли существовавшие здесь ранее тетические формы.

На третьем этапе отмечено резкое (в 2 раза) сокращение ТР аммонитов как на уровне родов, так и видов. Начиная с конца средневолжского времени (зона «*nk*») наблюдается устойчивая тенденция уменьшения числа таксонов к концу этапа (зона «*nd*»): родов с 4 до 2, видов с 11 до 9. Наибольшее число видов (6) приходится на зону «*sb*». На данном этапе существовали в общей сложности 7 родов. В первую половину этапа отмечено ступенчатое появление новых родов: *Epivirgatites* и *Kerberites* в зоне «*nk*», *Kachpurites* и *Garniericeras* в зоне «*fl*». Продолжали также существовать *Lomonossovella* (3), *Laugeites* (2) и *Craspedites* (9 видов). Во второй половине этапа не появилось ни одного нового рода, развивались только *Craspedites* и *Garniericeras*, причем первый из них имел самое высокое ТР. Данный подэтап можно назвать краспедитовым. Из соответствующих по времени отложений (зоны «*sb*», «*nd*») описано 13 видов, и из них в самом конце подэтапа (зона «*nd*») появилось 8 новых видов рода *Craspedites*.

На третьем этапе происходил активный обмен фаунами аммонитов только между РМ и более северными и северо-восточными бассейнами. Общие формы аммонитов с южными, тетическими, районами не установлены. Прекратился обмен и с Польским морем в связи с наиболее активной фазой регрессии в Западно- и Центрально-Европейском регионах.

**Гастроподы.** По числу таксонов (30 родов, 57 видов) эта группа на РП занимает третье место среди донных беспозвоночных [22]. Все роды гастропод, за исключением эндемичного *Khetella*, широко распространены в одновозрастных отложениях Западной Европы. Подавляющее же большинство видов, установленных в волжских отложениях РП, представлено эндемиками.

Общая картина развития брюхоногих в РМ напоминает таковую для двустворчатых моллюсков. В развитии группы намечается общий тренд — постепенное увеличение ТР группы во времени. В нем можно выделить три этапа. На первом, ранневолжском, этапе гастроподы немногочисленны, представлены одним родом и от одного (зона «*kl*») до 3 (зоны «*sk*», «*ps*») видов (см. рис. 2). Скорее всего, такое низкое ТР обусловлено развитием в бассейне тонких глинистых фаций.

На втором, средневолжском, этапе наблюдается достаточно резкое увеличение ТР как на уровне родов, так и видов (10 и 12 соответственно в зоне «*pd*»), 16 и 22 в зоне «*vg*», 16 и 20 в зоне «*nk*»). Увеличение как числа таксонов, так и частоты их встречаемости и количества особей связано с распространением мелководных алевритовых и песчаных осадков.

Третий, поздневолжский, этап отмечен некоторым уменьшением ТР группы в самом начале (зона «*fl*»: 10 родов, 14 видов); в дальнейшем же ТР постепенно увеличивалось и достигло максимума в конце этапа на уровне видов (26 в зоне «*nd*»), число же родов осталось неизменным.

**Остракоды** по ТР занимают среди остальных групп пятое место. В центральных районах РП установлено 12 родов и 56 видов. Все они относятся к бентосным формам. Подавляющее большинство видов описано из волжских отложений Среднего Поволжья, Общего Сырта и Воронежской антеклизы. Практически весь видовой комплекс эндемичен. Из 66 видов только 5 являются общими с Польшей.

В развитии группы в течение рассматриваемого интервала времени намечаются три этапа [22]. На первом, ранневолжском, этапе остракоды имели среднее ТР (9 родов и 23 вида, многие из которых являлись транзитными, см. рис. 2). На втором, средневолжском, этапе произошло увеличение числа видов более чем в 1,5 раза (до 38); число родов достигло 11. Это соотношение сохранялось на протяжении почти всего средневолжского времени (зоны «*pd*», «*vug*»).

Третий этап, начало которого приходится на конец средневолжского времени, а именно на границу между зонами «*vug*» и «*nk*», ознаменовался очень резким снижением ТР — сокращением числа родов с 12 до 3 и видов с 33 до 7. Наметившаяся тенденция сохранилась и в первой половине поздневолжского времени. Остракоды известны только из района Ульяновского Поволжья (2 рода и 2 вида). В отложениях самой верхней зоны («*nd*») остракоды здесь не установлены.

Отмеченное изменение ТР группы обусловлено батиметрическим и фациальным контролем. Если на протяжении ранне- и значительного интервала средневолжского времени на обширных площадях РП накапливались глинистые фации, то с конца средневолжского времени отмечается повсеместное постепенное обмеление бассейна, которое даже в восточной, наиболее глубокой его части сопровождалось значительным привносом песчаного материала. Регressive фаза развития РМ подчеркивается отсутствием общих видов остракод в верхневолжских отложениях более западных регионов. Именно в это время в Западной Европе появились обширные пресноводные бассейны (Польша, Южная Англия), в которых стали накапливаться континентальные осадки (фации пурбека) и обитала своеобразная пресноводная фауна остракод. Так, в Польше в это время существовали 14 пресноводных видов, относящихся к 9 родам. Ни один из них не был встречен на РП в мелководных морских фациях.

Но в более северных районах (Печорское море) в конце поздневолжского времени остракоды, как и фораминиферы (см. выше), продолжали существовать практически без заметных изменений ТР. Здесь известны более 10 родов и более 20 видов, что может

свидетельствовать об отсутствии в этом регионе серьезного влияния регрессии, которая в это время имела место в более южных районах РП. Длительное сохранение сходной фациальной обстановки в Печорском море позволило существовать здесь в поздневолжское время тем видам остракод, которые южнее были установлены на более низких стратиграфических уровнях.

**Брахиоподы.** По сравнению с рассмотренными выше бентосными группами брахиоподы в биоте РМ имели меньшее ТР (9 родов, 29 видов). Комплекс брахиопод представлен преимущественно эндемичными формами: 25 из 29 видов. Среди родов эндемичными являются *Russirhynchia* и *Mosquella*. Три рода, установленные на РП, известны только в соседних регионах: *Rouillieria* и *Septaliphoria* — на Приполярном Урале и *Russiella* — в Польше. В развитии группы намечается два этапа (рис. 2, см. также [22]).

На первом этапе, охватывающем ранневолжское и начало средневолжского времени (зона «*pd*»), брахиоподы характеризуются самым низким ТР. В течение этого этапа наблюдается лишь незначительный рост формообразования (соответственно с 2 до 4 родов и с 2 до 5 видов).

В начале второго этапа (середина средневолжского времени, зона «*vug*») происходит резкое увеличение ТР как на уровне родов (в 2 раза), так и на уровне видов (в 4 раза), что согласуется с общей тенденцией, отмеченной для ряда других групп. Дальнейшее развитие брахиопод в РМ характеризуется постепенным уменьшением ТР, как родов, так и видов соответственно: с 8 и 16 в зоне «*nk*» до 2 и 6 в зоне «*nd*». Как отмечает В.П. Макридин [14], конец поздневолжского времени знаменуется почти полным прекращением процесса образования новых форм и постепенным вымиранием многих видов, возникших ранее. В отложениях зоны «*nd*» (конец второго этапа) брахиоподы на центральных участках РП не обнаружены. Они встречены лишь в более восточных районах (Среднее Поволжье и Заволжье).

**Белемниты.** ТР группы низкое (5 родов, 24 вида) [22]. Все рода (*Acroteuthis*, *Lagonibelus*, *Eulagonibelus*, *Cylindroteuthis*, *Pachyteuthis*) являются бореальными и имеют широкое распространение в волжских отложениях РП, Приполярного Урала и Севера Сибири. Большинство видов принадлежит родам *Acroteuthis* и *Lagonibelus*, многие из них также известны в соседних с РП северных регионах. Значительное число белемнитов представлено эндемиками (10 видов). Развитие группы проходило в общем равномерно, они установлены в отложениях всех зон изученного временного интервала. Необходимо отметить две тенденции: во-первых, кратковременное увеличение (почти в 2 раза) видов в начале средневолжского времени (зона «*pd*») и, во-вторых, снижение числа родов и видов в последующий период; в поздневолжское время белемниты были представлены лишь четырьмя видами одного рода *Acroteuthis*.

Остальные (сопутствующие) группы беспозвоночных организмов (бентосные — губки, кораллы, серпулиды, скафоподы, ракообразные, мшанки, иглокожие; нектонные — тетуоидеи) в настоящее время не могут быть полно охарактеризованы при оценке их роли в биоте РМ из-за их малой представительности. Обращает внимание тот факт, что почти все они имеют наибольшее ТР в средневолжских отложениях (зоны «*pd*», «*vg*»), что согласуется с общей закономерностью, установленной для основных групп бентоса и нектона [22]. Из указанных групп только эврибионтные серпулиды (черви—ANNELIDI) распространены по всему разрезу, но представлены одним родом и 1–2 видами в каждой зоне. Они же являются единственной из сопутствующих групп, появившихся в ранневолжское время. В конце поздневолжского времени (зона «*nd*») к ним присоединяются лишь морские ежи (1 род, 1 вид). В целом сопутствующие группы на протяжении всего волжского времени являлись второстепенными компонентами морской биоты.

Позвоночные в РМ были представлены лишь двумя группами: рыбами и рептилиями. Наибольшее ТР позвоночных приходится на средневолжское время [22]. Основные их находки приурочены к волжским отложениям Среднего Поволжья и Подмосковья. Остатки рыб, преимущественно зубы акуловых, очень редки, встречены только в отложениях зоны «*vg*» в Подмосковье (Мневники). Зубы отнесены к двум родам: *Sphenodus* и *Notidanus*. Рыбы входили в экологическую группу нектонных хищников.

Пресмыкающиеся имеют более высокое ТР и представлены остатками четырех групп: ихтиозавры, плиозавры, плезиозавры и морские крокодилы. Все они были нектонными хищниками. Находки ихтиозавров доминируют среди других групп пресмыкающихся: 3 рода (*Otischevia*, *Undorosaurus*, *Yasykovia*) и 10 видов. Все они являются эндемичными. Наибольшее развитие ихтиозавров приходится на средне- и поздневолжское время. Наиболее часто они встречаются в разрезах Ульяновского Поволжья (от зоны «*ps*» до зоны «*sb*»), кроме того, эпизодически обнаруживаются в Самарском Поволжье (зона «*nk*») и в Подмосковье (Лопатинский рудник и с. Хорлово — зона «*fb*»). Особенно обильны их находки в мергелистых глинах зоны «*pd*» в Ульяновском Поволжье (3 рода, 4 вида).

Плиозавры представлены одним широко распространенным родом *Pliosaurus* и тремя эндемичными видами. Их остатки обнаружены в средневолжских

отложениях в Ульяновском Поволжье (зона «*vg*»), Подмосковье (Лопатинский рудник, зона «*vg*») и в Чувашии (Буйнский рудник, зона «*pd*»).

Находки плезиозавров приурочены к средневолжским отложениям Ульяновского Поволжья (зоны «*pd*», «*vg*») и Подмосковья (Лопатинский рудник, зона «*nk*»). Все три рода (*Colymbosaurus*, *Muraenosaurus*, *Cryptocleidus*), открытые в этом районе, известны в юре Западной Европы, но их виды являются эндемичными. Остатки морского крокодила встречены только в одном разрезе в Ульяновском Поволжье (Городище, зона «*pd*»), они отнесены к роду *Metriorhynchus*.

**Выходы.** 1. Морская биота в волжское время на РП развивалась непрерывно. Все доминирующие в биоте группы беспозвоночных организмов существовали на протяжении ранне-, средне- и поздневолжского времени, что позволяет выявить определенные тенденции экогенеза основных групп организмов на волжском этапе их развития.

2. В рассмотренных здесь наиболее крупных группах установлена этапность в их развитии, обусловленная трансгрессивной и регрессивной фазами режима бассейна на РП. Трансгрессивная фаза охватывала ранневолжское время и значительный интервал средневолжского времени (зоны «*pd*», «*vg*»). С конца средневолжского времени (зона «*nk*») она сменилась регрессивной фазой, которая продолжалась в течение всего поздневолжского времени.

3. Именно с этими фазами связаны основные тенденции в развитии биоты, выражавшиеся в первую очередь в изменении ТР групп, принадлежавших к микробентосу (фораминифер и остракод) приходится на трансгрессивную, а макробентоса (двусторчатых, гастропод и брахиопод) — на регрессивную фазу. Развитие нектонных групп — аммонитов и бельминитов — в меньшей степени было связано с этими фазами. Можно лишь отметить, что некоторое увеличение ТР в этих группах приходится также на трансгрессивную фазу. С этой же фазой связаны появление и развитие в биоте РМ ряда других групп как бентосных (кораллов, высших ракообразных, морских звезд), так и позвоночных (рыб и пресмыкающихся).

Работа выполнена в рамках программы «Университеты России» (проект «Геоэволюция», тема «Эволюция морских экосистем в юре и мелу на территории Русской платформы», руководитель Б.Т. Янин).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азбел А.Я., Григялис А.А., Кузнецова К.И. и др. Юрская система. Верхний отдел. Европейская часть СССР // Практ. руководство по микрофауне СССР. Т. 5. Фораминиферы мезозоя. Л., 1991. С. 64–76.
2. Биостратиграфия верхнеюрских отложений СССР по фораминиферам / Под ред. А.А. Григялиса. Вильнюс, 1982.
3. Геккер Е.Л., Геккер Р.Ф. Остатки *Teuthoidea* из верхней юры и нижнего мела Поволжья // Вопросы палеонтол. 1955. Т. 2. С. 36–44.
4. Герасимов П.А. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Ч. 1–2. М., 1955.

5. Герасимов П.А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М., 1969.
6. Герасимов П.А. Гастроподы юрских и пограничных нижнемеловых отложений. М., 1992.
7. Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д. Ископаемые волжского яруса Центральной России. М., 1995.
8. Густомесов В.А. Позднеюрские бореальные белемниты (*Cylindroteuthinae*) Русской платформы // Тр. ГИН АН СССР. 1964. Вып. 107. С. 91—116.
9. Ефимов В.М. Ихтиозавры нового рода *Yasykovia* из верхнеюрских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 1999. № 1. С. 92—100.
10. Захаров В.А. Бухийды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М., 1981.
11. Захаров В.А., Месежников М.С. Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск, 1974.
12. Кузнецова К.И. Стратиграфия и палеобиогеография поздней юры Бореального пояса по фораминиферам. М., 1979.
13. Любимова П.С., Хабарова Т.Н. Остракоды мезозойских отложений Волго-Уральской области. Л., 1955.
14. Макридин В.П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М., 1964.
15. Месежников М.С., Даин Л.Г., Кузнецова К.И., Яковлева С.П. Пограничные слои юры и мела в Среднем Поволжье (проспект геологических экскурсий) // Междунар. коллоквиум по стратиграфии верхней юры и границы юры и мела в Бореальном поясе. Л., 1977.
16. Митта В.В. Аммониты и зональная стратиграфия средневолжских отложений Центральной России. Киев, 1993.
17. Михайлов Н.П. Бореальные юрские аммониты (*Dorsoplanitinae*) и зональное расчленение волжского яруса. М., 1966.
18. Нальняева Т.И. Белемниты пограничных слоев юры и мела бассейна р. Печоры // Пограничные ярусы юрской и меловой систем. М., 1984. С. 144—150.
19. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб., 1997. Вып. 29.
20. Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Белемноиды позднеюрских и неокомских морей Бореального пояса // Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск, 1979. С. 141—145.
21. Яковлева С.П. Особенности распределения фораминифер в отложениях волжского яруса на европейской части СССР // Стратиграфия и корреляция верхней юры СССР по фораминиферам. М., 1985. С. 104—111.
22. Янин Б.Т. Биота Русского моря в волжское время. Статья 1. Главные тенденции развития // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. 2001. № 5.
23. Bielecka W. Foraminifera and brackish ostracoda from the Portlandian of Polish downlands // Acta paleontol. pol. 1975. T. 20, N 3.
24. Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen: zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles (Carion E., Hantzpergue P.: coord.) // Bull. Centre Rech. Elf. Explor. Prod. Mém. 1997. Vol. 17.
25. Budowa geologiczna Polski. T. III. Atlas skamieniałości przewodniczących i charakterystycznych. Cz. 2 b. Mezozoik. Jura / Ed. L. Malinowskiej. Warszawa, 1980.
26. Krymholz G.Y., Nalnjaeva T.I., Sachs V.N. L'évolution des Bélemnites à la fin du Jurassique et au début du Crétacé / Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé. Lyon—Neuchâtel, 1973 // Mém. Bur. Rech. Géol. et Minières. 1975. N. 86. P. 207—212.
27. Zakharov V.A., Yanin B.T. Les bivalves à la fin de Jurassique et au début du Crétacé // Mém. Bur. Rech. Géol. et Minières. 1975. N 86. P. 221—228.

Поступила в редакцию  
13.02.2001