В.Н. ШИМАНСКИЙ, А.Н. СОЛОВЬЕВ

РУБЕЖ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В.Н. ШИМАНСКИЙ, А.Н. СОЛОВЬЕВ

РУБЕЖ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
МОСКВА 1982

УДК 56

Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. **Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира.** М.: Наука, 1982. 40 с.

В книге дан обзор исторического развития разных групп беспозвоночных, позвоночных и растений на рубеже мезозоя и кайнозоя (кампан–эоцен). Приведено значительное количество таблиц, иллюстрирующих смену таксонов в разных группах и наглядно показывающих разные пути исторического развития органического мира.

Книга рассчитана на палеонтологов, геологов и биологов. Табл. 37, ил. 7, библ. 77 назв.

Ответственный редактор
академик Л.П. ТАТАРИНОВ

Ш $\frac{2002000000-432}{055(02)-82}$ 401–82, кн. 2

© Издательство "Наука", 1982 г.

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемый очерк является несколько расширенным изложением доклада, прочитанного в Палеонтологическом институте АН СССР на традиционных чтениях памяти академика А.А. Борисяка. В нем рассматриваются некоторые аспекты проблемы развития и смены органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя, которые представляют интерес как для развития биологической теории, так и для практики биостратиграфических исследований.

Для современной палеонтологии становятся все более характерными стремление к изучению этапов развития органического мира и анализ изменений разных групп животных на рубежах этапов, так как эти вопросы имеют значение не только для познания развития биосферы, но и для выяснения соответствия или несоответствия подразделений единой геохронологической шкалы определенным этапам развития органического мира.

Естественно, что в первую очередь внимание привлекают наиболее крупные этапы: становление основных групп органического мира в начале фанерозоя, связанное с массовым появлением организмов с минерализованным скелетом в самых разных группах животного мира; события, разыгравшиеся в конце палеозоя и начале мезозоя, приведшие к абсолютному господству пресмыкающихся на суше, в воде и воздухе; наконец, значительные изменения в составе органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя, результатом которых была смена доминирующих групп: рептилий млекопитающими и птицами в животном мире; в мире растений наступило господство покрытосеменных.

Большой интерес и оживленное обсуждение событий, происходивших на рубеже мезозоя и кайнозоя, видимо связаны с очень заметной сменой облика фауны пресмыкающихся, сильно вымирающих в конце мезозоя, с кажущимся почти внезапным расцветом млекопитающих, с вымиранием ряда важных групп беспозвоночных – аммоноидей, белемноидей, иноцерамов. Эти изменения казались столь сильными, что вызывали представление о почти катастрофических изменениях органического мира на этом рубеже. С другой стороны, ряд фактов не укладывался в понятия о катастрофах. Очень хорошо это выражено у Д.П. Найдина в специальной статье о границе мела и палеогена: "Вместе с тем своеобразие границы мезозой–кайнозой столь велико – и это позволило Л.Рама Рао [Rama Rao, 1950] признать ее самой интересной из всех "пограничных проблем" – что она еще долгое время будет привлекать внимание исследователей разного профиля" и далее ". . . необходимо наконец решить, действительно ли в конце мезозойской эры, как полагают многие исследователи, происходило катастрофическое быстрое исчезновение ценотически не связанных групп организмов, и если "великое мезозойское вымирание" будет доказано, то в таком случае следует установить вызвавшие его причины" [Найдин, 1976, с. 226].

Вполне естественно, что этой проблемой занимались многие крупные исследователи; ей посвящены специальные работы или уделено значительное место в работах общего порядка. Можно назвать Н.Д. Ньюэлла, А. Мюллера, О. Шиндевольфа, ссылки на работы которых обязательно имеются во многих более поздних трудах [Найдин, 1976; Russell, 1977]. В русской литературе большое внимание этому вопросу уделили Л.Ш. Давиташвили [1969], Л.К. Габуния [1969], Г.П. Леонов [1971], Д.П. Найдин [1976]. Особый интерес для рассматриваемой проблемы имеет работа Г.П. Леонова [1973], где он приводит значительное число графиков, отражающих развитие разных групп органического мира. Графики построены автором по материалам "Основ палеонтологии". На основании их анализа Г.П. Леонов пришел к выводу, что в фанерозое четко выделяются только два этапа: палеозойский и мезозойский, так как изменения в развитии разных групп организмов асинхронны и не дают резкой картины изменения

на рубеже мезозоя и кайнозоя. Некоторые интересные закономерности в развитии имеются. "Подобное сопоставление показывает, что по общему характеру своего развития и по тем этапам, которые в ходе последнего выделяются, органический мир Земли довольно четко разделяется на две части. Одну из них составляют подавляющее большинство беспозвоночных, а из позвоночных – бесчелюстные и рыбы; другую – большинство позвоночных и растений, а из беспозвоночных – большинство членистоногих.

Представители первой группы являются в основном обитателями моря; представители второй – суши и пресных вод. Несколько условно, но, по-видимому, вполне все же оправданно, первую из этих групп можно назвать морскими организмами, а вторую – организмами суши. В ходе развития организмов первой группы четко обособляются два основных этапа развития: палеозойский и мезокайнозойский, разделенные не менее четко выраженной фазой упадка, проявляющейся заметным уменьшением общей численности семейств и отрядов в триасовое время. Равный по значению, самостоятельный кайнозойский этап в общем ходе развития этих организмов не проявляется. В ходе развития организмов второй группы, хотя и менее четко, но также обособляются два основных этапа: верхнепалеозойско–нижнемезозойский и верхнемезозойско–кайнозойский. Эти этапы не разделяются сколько-нибудь заметной фазой упадка и в то же время их рубеж в ходе развития растений, с одной стороны, и в ходе развития входящих в данную группу животных – с другой, заметно не совпадает во времени: у растений он падает на начало мелового периода, в то время как у животных – на границу мела и палеогена" [Леонов, 1973, с. 500, 501].

К сожалению, Г.П. Леонов был вынужден ограничиться составлением графиков только для таксонов семейственного и отрядного рангов. Дать анализ изменения органического мира на родовом уровне по "Основам палеонтологии" невозможно, так как в этом справочнике хотя и дан перечень всех родов, входящих в семейства, далеко не все роды описаны, а следовательно не указано и время их существования. Надо сказать, что и для тех таксонов, где оно указано, речь, как правило, идет только об эпохах.

Таким образом, давая общее представление о картине развития органического мира в фанерозое, Леонов не мог точно анализировать по имеющимся у него материалам ход событий именно на рубеже мела и палеогена. Общая же картина, как сказано выше, привела его к выводу о существовании единого мезокайнозойского этапа развития животных и растений.

Совершенно другое впечатление о событиях, разыгравшихся на рубеже мезозоя и кайнозоя, создается при чтении материалов ряда зарубежных исследователей, объединившихся в группу, условно назвавшую себя К-ТЕС (Cretaceous-Tertiary Extinctions and Possible Terrestriall and Extraterrestrial Causes[1]), которая выпустила пока только один сборник статей. В этой книге, пожалуй, наибольший интерес представляет статья Д. Рассела [Russell, 1977], посвященная кризису биоты в конце мела. Автор приводит таблицы, иллюстрирующие процессы почти внезапного вымирания ряда групп в конце мела и появления новых в палеогене; указано также несколько групп, появившихся в конце мела и продолжающих существовать в палеогене (в таблицах послемеловое время указано как "третичное"). Приведенные в его таблицах таксоны сгруппированы по экологическому признаку в планктонные, бентосные, нектонные, наземные и воздушные.

На рубежах мела и палеогена прекращают существование Globotruncanidae, Rotaliporidae, Rudistacea, Euomphalacea, Trochonematacea, Palaeotrochacea, Subulitacea, Nerineacea, Rhynchonellidae, Uractenina, Pygasteroidae, Hemicidaroida, Orthopsida, Holectypina, "Conodontophorida", Ammonitina, Lytoceratina, Ancyloceratina, Phylloceratina, Belemnitidae, Mesoteuthoidea, Aspidorhynchoidea, Ichtyosauria, Sauropterigia, Saurischia,Ornithischia, Pterosauria, Odonognatha (название таксонов дано в порядке, приведенном Расселом). Появляются в мелу и продолжают существовать в кайнозое Globigerinidae, Echinoida, Clypeasteroida, Insectivora, Carnivora.

Возникают с рубежа мела и кайнозоя: Globorotaliidae, Hantkeninidae, Elphidiidae, Lamellariacea, Asterostomatina, Aturiidae, Condylarthra, Taeniodontia. Указаны некоторые группы, вымирающие в мелу, но не доживающие до самого рубежа (Stromatopo-

---

[1] Меловые–третичные вымирания и их возможные земные и внеземные причины.

roidea), а также возникающие в кайнозое, но также не с самого рубежа – Neolampadoida, Spirulirostridae, Sepiidae, Isoptera.

При чтении этой таблицы создается впечатление очень сильного вымирания именно на рубеже мела и палеогена. Не менее интересны данные другой таблицы о вымирании организмов на родовом уровне.

Группа организмов (по образу жизни)	Число родов до вымирания	Число родов после вымирания	Выжившие, %
Пресноводные	36	35	97
Наземные (включая пресноводные)	226	183	81
Планктонные микроорганизмы	298	173	58
Придонные морские организмы	1976	1012	51
Плавающие морские организмы	332	99	30
Всего	2868	1502	52

Автор приходит к выводам, что при общем вымирании родов до 50%, пресноводные формы почти не вымирают, наземные – не очень значительно, а наиболее сильно вымершими оказались морские организмы. Интересны данные о том, что после вымирания в ряде групп уменьшается численность видов в родах и что вообще около 75% видов, существовавших в конце мела, исчезло к началу третичного времени.

Вне всякого сомнения приводимые Д. Расселом данные, полученные на основании анализа большого числа последних литературных источников, представляют огромный интерес для представления общей картины изменений, происходивших в конце мезозоя–начале кайнозоя. К сожалению, они не отражают конкретный ход событий на рубеже мела и палеогена, так как в таблице мел и третичный периоды рассматриваются без подразделения на века. Длительность мела, как известно, около 70 млн. лет, палеогена – около 40 млн. лет.

Как уже было указано выше, даже в наиболее современных сводках не всегда указано время вымирания и появления групп, и события, отстоявшие друг от друга на 20–30 млн. лет, могут представляться одновременными. В то же время указанный промежуток времени равный по длительности таким периодам, как силур и неоген, сам, может быть насыщен разными событиями – более драматическими или достаточно спокойными, но идущими в одном направлении, может быть подразделен на краткие этапы, претендующие на роль катастрофических, и на этапы, с которыми почти не было связано никаких сильных изменений в развитии разных ветвей органического мира.

Кроме того, в данном случае изменения органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя берутся сами по себе без сопоставления с изменениями его на других рубежах. Такое сравнение, вне всякого сомнения, весьма сильно может изменить наши представления о степени катастрофичности событий.

Совершенно независимо от Рассела к выводу о исключительно сильных изменениях органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя пришел Л.И. Салоп [1977]. Автор полагает, что быстрые изменения органического мира, неоднократно происходившие в истории Земли, совпадали с оледенениями и что те и другие вероятно связаны с квазипериодическими усилениями ионизирующей радиации, вызванными, по всей вероятности, вспышками Сверхновых звезд в окрестностях Солнечной системы.

Большое значение проблеме геобиологических революций уделяет в своей статье о роли палеонтологии в развитии естествознания В.А. Красилов [1979], считающий, что этому вопросу уделяется недостаточное внимание в современной теории эволюции.

Как видно из всего сказанного, проблема резких преобразований в истории развития органического мира волнует исследователей в наши дни не меньше, чем она волновала их и десятилетия тому назад.

В связи с тем интересом, который вызывает события ,происходившие на рубеже двух последних эр фанерозоя, Научным советом по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" при Отделении общей биологии АН СССР была поставлена под общим руководством академика В.В. Мен-

нера коллективная работа "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя". К настоящему времени опубликовано 5 книг: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя [1977], Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные [1978], Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя, мшанки, членистоногие, иглокожие [1980], Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя" [1981], Развитие и смена простейших кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя [1981]. Опубликованы статьи по проблеме границы мела и палеогена, о принадлежности дания к мелу или палеогену [Найдин, 1972, 1976], а также о развитии моллюсков, кораллов, фораминифер, брахиопод и некоторых других групп на интересующем нас рубеже [Амитров, 1975; Гончарова, 1975; Макридин и др., 1975; Маслакова, 1975; Парамонова, 1975].

Все сказанное выше дает возможность уже сейчас подвести некоторые итоги проделанной работы и высказать соображения о характере событий, происходивших в органическом мире на рубеже мела и палеогена, а точнее с кампана по эоцен. Авторы не претендуют на полноту обзора, так как это сделано в соответствующих очерках по группам, а в ряде случаев требует еще дополнительного анализа имеющихся сведений по причинам, о которых будет сказано в конце настоящего краткого обзора.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Вполне естественно начать обзор с простейших, так как они имеют первостепенное значение в решении большинства вопросов стратиграфии.

Наиболее сильные изменения произошли среди планктонных фораминифер. В конце маастрихта вымерло 3 семейства из 4, известных в это время. С датского века появились 2 новых, в монсе – еще 1. Из 23 родов, существовавших в морях маастрихта, в датском веке известно только 8. В единственном семействе, пережившем рубеж маастрихта и дания, из 9 родов сохранилось только 5 [Маслакова, 1975]. Как видим, планктонные фораминиферы действительно пережили глубокую перестройку на рубеже маастрихтского и датского веков[1]. Интересная картина получается, если брать фораминиферы в целом. По сообщению М.И. Маслаковой [1981], с раннего мела по олигоцен известно 68 семейств фораминифер, из которых только 7 являются планктонными. Из 61 семейства бентосных фораминифер около половины транзитные.

Данные по планктонным фораминиферам (а также и кокколитофоридам) дают возможность прослеживать границу мела и палеогена не только на континентах, но и в океанах; это в последние годы стало возможным в широких масштабах, благодаря осуществлению программы глубоководного бурения на американском судне Гломар Челленджер. Достаточно хорошо отмечаются рубежи раннего и позднего мела, маастрихта и дания, палеоцена и эоцена (табл. 1).

Стоит отметить, что в дании появились 2 семейства планктонных и 4 – бентосных фораминифер, а в эоцене все новые семейства принадлежат только бентосным формам.

Интересные данные имеются об изменениях на родовом уровне. Всего из позднего мела–эоцена известно около 500 родов, из которых только 20–30 принадлежат планктонным фораминиферам. На рубеже маастрихта и дания вымерло 102 рода и появилось 54, на рубеже палеоцена–эоцена соответственно – 24 и 98 родов. Как видим, имеются два пика – пик вымирания на рубеже маастрихта и дания, и еще более значительный пик расцвета на рубеже палеоцена и эоцена.

Значительно меньше известно о радиоляриях, так как они (по не вполне ясным причинам) почти неизвестны в датских и палеоценовых отложениях. В жизни группы было несколько расцветов [Козлова, 1981]. Один из них приходится на позднюю юру–ранний мел, когда появилось несколько новых семейств и значительное число новых родов, расширилась площадь распространения группы. В позднем мелу произошла новая вспышка в развитии радиолярий (рис. 1). Интересно, что в одних регионах (альпийская зона) она приходится на сеноман–турон, в других – на кампан–маастрихт. К концу мела стало известно около 20 семейств и 80 родов. Как сказано выше, события, происходившие на рубеже, не вполне ясны. Однако известно, что имелось некоторое число семейств, характерных только для мезозоя или только для кайнозоя. Наряду с этим, есть семейства, которые появились в конце мела, но были там представлены незначительным числом форм, а с кайнозоя начали развиваться быстрее. Довольно активно шла и смена родов. Из 80 родов, установленных в конце мела, не менее 13 вымерло в кампане и еще больше в маастрихте, к концу же мезозоя в целом их вымерло около половины. Несколько родов вымерло в начале палеогена, хотя некоторое число родов, характерных для палеогена, появилось в конце мела. Значительное число новых таксонов появилось в палеогене. Таким образом, несмотря на

---

[1] Напомним, что в настоящее время, благодаря изучению планктонных фораминифер, весьма детализированы представления о границе мела и палеогена. В непрерывных разрезах Центральных Апеннин выделена в основании дания зона Globigerina eugubina, которая прослеживается на большие расстояния [Luterbacher, Premoli Silva, 1964]. Еще раньше В.Г. Морозова [1959, 1969, 1961] в полных разрезах Степного Крыма и Северного Кавказа установила зону Globigerina taurica, самую нижнюю зону датского яруса.

Таблица 1

Число семейств фораминифер в кампане–олигоцене [по М.И. Маслаковой, 1981]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон	Олигоцен
Всего	50	50	52	53	54	60	60	59	57
Появилось	4	–	6	1	–	6	–	–	1
Вымерло	–	4	–	–	1	–	1	3	1

Таблица 2

Число семейств склерактиний в кампане–олигоцене [по Е.И. Кузьмичевой, 1981]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон	Олигоцен
Всего	40	41	37	37	37	38	38	37	30
Появилось	–	1	–	–	–	1	–	–	2
Вымерло	–	4	–	–	2	–	1	9	

отличия в систематическом составе меловых и палеогеновых радиолярий, сам процесс смены форм в этой группе проходил довольно постепенно [Козлова, 1981].

Достаточно отчетливая картина о развитии на рубеже мела–палеогена имеется о коралловых полипах, точнее об отряде склерактиний, скелет которых хорошо сохраняется в ископаемом состоянии. Наибольшие изменения в числе семейств произошли в маастрихте и конце эоцена (табл. 2).

Следует сказать, однако, что судьба различных подотрядов (на рубеже мела–палеогена существовало 7 подотрядов этого отряда) была различной. Так, в подотряде Archaeocaeniina ни на семейственном, ни на родовом уровне на рубеже мела и палеогена изменений не было, но значительные изменения произошли на рубеже палеоцена и эоцена. В подотряде Stylinina изменения шли постепенно. Зато в подотрядах Astraeoina, Caryophyllina, Fungiina наиболее сильные изменения как в семейственном, так и в родовом составе произошли именно на рубеже маастрихта и дания. В жизни склерактиний в целом было два довольно резких уменьшения числа родов – на рубеже маастрихта–дания и монса–танета, но и два увеличения их численности – на рубеже дания–монса и танета–ипра. Интересно, что второе уменьшение и увеличение было даже более значительным, чем первое.

По восьмилучевым кораллам данные весьма бедны. Все же ясно, что сильных изменений в развитии этой группы на рубеже мела и палеогена не происходило [Кузьмичева, 1981]. Более того, почти все семейства, представители которых известны в ископаемом состоянии, появились до мела или в мелу (иногда даже в маастрихте) и продолжали существовать в кайнозое. Наиболее широко известный отряд горгонид возник в позднем мелу, а из восьми родов этого отряда (ископаемые остатки которых хорошо известны) один характерен только для раннего маастрихта, остальные благополучно пережили рубеж.

По моллюскам имеются достаточно полные и интересные материалы. Весьма значительное вымирание происходило в классе двустворчатых моллюсков – в позднем мелу вымерло 21 семейство (24%) и около 70% существовавших тогда родов. Наибольшее вымирание произошло в маастрихте, когда перестало существовать 12 семейств и около 200 родов. В датском веке появилось значительное число новых родов, но еще больше возникло их в эоцене, т. е. сильное вымирание от нового расцвета было отделено целой эпохой [Парамонова, 1975]. Таков для двустворчатых моллюсков общий ход процесса. Однако в деталях картина значительно более сложная. В разных отрядах процессы вымирания и возникновения шли с разной скоростью и далеко не одновременно. Так, по материалам, представленным авторами коллективной работы [Белякова и др., 1981], в развитии ктенодонтных форм на рубеже маастрихта–дания почти не было изменений на родовом уровне при сильной смене видовых комплексов. В отряде Solemyida изменений не было ни до дания, ни после него. В отряде Cyrtodontida на семейственном уровне ничего не произошло в подотрядах Arcina и Ostreina, но вымерли два семейства в маастрихте в подотряде Pteriina. В некоторых отрядах (Astartida, Carditida) в дании появилось даже несколько больше родов, чем вымерло

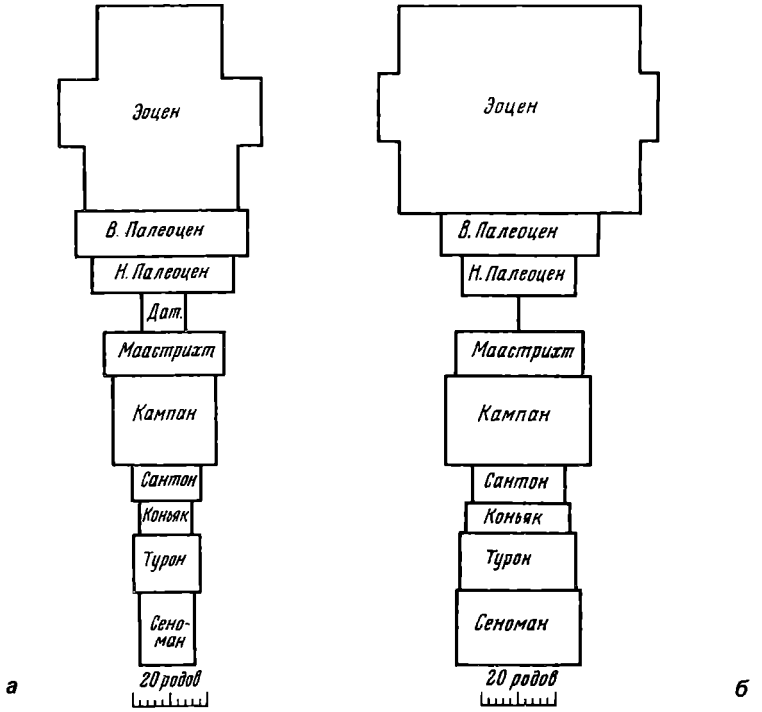


Рис. 1. Изменение количества родов радиолярий в позднем мелу–эоцене
а – отряд Spumelaria; *б* – отряд Nasselaria

в маастрихте. Вымирание групп было неодновременным. В качестве примера можно указать морских Trigoniina и иноцерамов. Упадок первых начался с турона. В сеномане известны 20–21 род, с турона по сантон 13–15, в кампане 11–12, в маастрихте 9. В конце маастрихта в северном полушарии все 9 вымерли, но в южном полушарии 1 род сохранился. Следует также отметить, что одновременно с уменьшением числа родов шло сокращение их ареалов. Еще интереснее пример с иноцерамами – широко распространенной группой, обычно всегда упоминаемой при перечне событий, происходивших в конце мела. В кампане были известны 70 видов, из них около 15 существовали в течение всего кампана и перешли в маастрихт, а 20 появились во второй половине кампана и также продолжали существовать в маастрихте. 16 видов появились в начале маастрихта, 3 – в середине маастрихта. Параллельно с появлением новых шло вымирание ранее появившихся видов. Как указывается в литературе, в отложениях верхнего маастрихта Европейской палеобиогеографической области известны находки двух-трех видов иноцерамов [Найдин, 1976].

Различие в путях развития разных крупных групп двустворчатых моллюсков хорошо видно и на рисунках в работе А. Мюллера [Müller, 1974]. Автор приводит данные по Modiomorphoida, Praecardioida, Nuculoida, Pterioida, Arcoida, Pholadomoida, Veneroida, Trigonoida, Hippuritoida, Mytiloida, Unionoida, Myoida. Две первые группы вымерли еще в палеозое. В третьей на рубеже мела и кайнозоя никаких изменений (в числе родов) нет – наблюдается увеличение числа родов примерно на рубеже раннего и позднего мела и в эоцене. В остальных группах действительно на рубеже мезозоя и кайнозоя произошло уменьшение числа родов. Дальнейшая судьба этих групп различна. В одних случаях отмечалось незначительное увеличение числа родов, не достигавшее их числа в конце мела (Pterioida), в других – бурный расцвет группы, продолжающийся до настоящего времени (Veneroida).

Столь же сложна и интересна картина развития головоногих моллюсков на рубеже мела и палеогена. Как известно, головоногие моллюски были представлены в это время аммоноидеями, наутилоидеями, белемноидеями и некоторыми группами колеоидей, утерявших или почти утерявших раковину. Из всех названных групп внимание исследователей особенно привлекают аммоноидеи и белемноидеи, так как первые вымерли в конце маастрихта полностью, а вторые – почти полностью. Не удивительно, что и те и другие всегда фигурируют во всех списках, подтверждающих наличие "великого

Таблица 3

Число семейств подкласса Ammonoidea в сеномане–маастрихте

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	22	21	16	12	12	11
Появилось	3	6	1	–	1	–
Вымерло	5	8	4	1	1	11

Таблица 4

Число семейств Ammonitida в сеномане–маастрихте

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	13	13	9	6	6	5
Появилось	2	5	–	–	1	–
Вымерло	4	5	3	1	1	5

Таблица 5

Число семейств Lytoceratida в сеномане–маастрихте

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	8	7	6	5	5	5
Появилось	1	1	1	–	–	–
Вымерло	1	3	1	–	–	5

вымирания" на рубеже мезозоя и кайнозоя. В действительности, как это показано в ряде работ, посвященных проблеме вымирания организмов в истории Земли [Давиташвили, 1969] или событиям, происходившим в конце мела [Москвин, 1979; Найдин, 1976; Hancock, 1967], это происходило не совсем так. Поскольку специального очерка по головоногим в сводке "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" нет, приходится остановиться на истории развития этой группы на интересующем нас отрезке времени несколько подробнее, использовать для этого данные из Treatise on invertebrate paleontology (1957), работы Ю.А. Елецкого (Jeletzky, 1966) и некоторых других.

В первую очередь, естественно, следует говорить об аммоноидеях. Этот подкласс был представлен в позднем мелу тремя отрядами: Ammonitida, Lytoceratida, Phylloceratida. Наиболее крупным из них, как по числу семейств, так и родов, является Ammonitida (18 семейств и около 150 родов), за ним следует Lytoceratida (10 семейств и около 60 родов) и на последнем месте стоят Phylloceratida, представленные всего 1 семейством и 2 родами, но исключительно долговечными, существовавшими в течение всего позднего мела и вымершими в середине маастрихта.

Об изменении семейственного состава двух первых отрядов и семейственного состава подкласса в целом дают представление приводимые табл. 3, 4, 5.

Из приведенных данных хорошо видны некоторые закономерности развития группы. Во-первых, нельзя не обратить внимание на тот факт, что увеличение числа семейств за весь поздний мел не происходило ни разу ни по подклассу в целом, ни по отдельным отрядам. Все время шло их неуклонное исчезновение, иногда более быстрое, иногда замедленное. В сеномане и туроне вымирание одних семейств в какой-то степени компенсировалось появлением других, с сантона процесс принял совершенно ясное направление. Имеются некоторые различия в историческом развитии отрядов. Как выше уже было сказано, отряд Phylloceratida вообще был представлен одним семейством. Число семейств Ammonitida в сеномане–коньяке в полтора раза больше, чем число семейств Lytoceratida, но далее численность в том и другом отрядах становится одинаковой. Видимо, вымирание литоцератид шло медленнее, чем аммонитид.

Довольно интересные данные дает и подсчет родов аммоноидей как в целом, так и по семействам (рис. 2). Всего установлено только около 30 родов, известных для

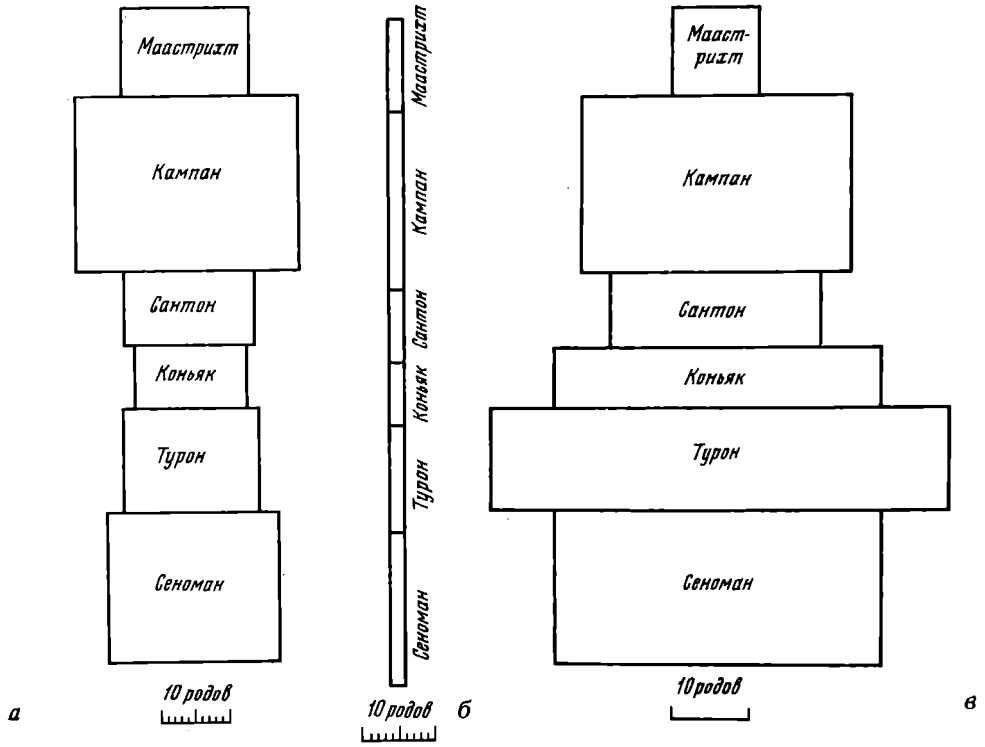


Рис. 2. Изменение количества родов аммоноидей в позднем мелу
а – отряд Lytoceratida; *б* – отряд Phylloceratida; *в* – отряд Ammonitida

сеномана и маастрихта. Надо сказать, что и из них до конца века доживает только 11 [Москвин, 1979]. В разных отрядах этот процесс идет по-разному. Наибольшее число родов аммонитид вообще и появившихся в новых приходится на турон, а литоцератид – на кампан. Наиболее сильное вымирание у аммонитид приходится на сеноман–турон, а у литоцератид – на кампан. И в том, и в другом случае имеется определенная закономерность, а именно – наибольшее вымирание и появление родов происходит в каждом из отрядов в один и тот же промежуток времени. Число родов литоцератид почти всегда в два–три раза меньше числа родов аммонитид, и только в кампане они становятся равными, а в маастрихте литоцератид даже больше, чем аммонитид. Все сказанное еще раз подчеркивает сложность процессов вымирания группы. Этот процесс был достаточно длительным, шел разными темпами – то более ускоренными, то более медленными и в подгруппах единой группы он протекал по-разному.

Интересно, что в разных районах Земли последними по времени вымирания оказываются отнюдь не одни и те же таксоны. В зависимости от конкретных условий существования в одних районах "последними" оказываются бакулиты, в других – пахидискусы и т. д. [Найдин, 1976].

В последние годы появляются сообщения о находках датских и палеоценовых аммоноидей. Д.П. Найдин полагает, что подобные сведения ошибочны и связаны либо с неточностями в определении возраста отложений, содержащих раковины аммоноидей, либо с переоценкой стратиграфического значения форм, по которым определялся возраст отложений [Найдин, 1976]. Однако, даже если все аммоноидеи действительно вымерли в маастрихте, масштабы этого процесса вряд ли можно признать катастрофическими. С количественной стороны (числа вымерших таксонов) такие события в разных отрядах были в позднем мелу до маастрихта, достигая иногда до 50% известного числа родов, однако на более ранних этапах аммоноидеи как группа выживали, а в конце маастрихта они не выжили.

Развитие наутилоидей шло иным путем. Два семейства (Nautilidae) и (Hercoglossidae), известные из позднего мела, продолжали существовать и в палеоцене, где к ним прибавилось еще семейство Aturiida. Число родов изменялось исключительно медленно (табл. 6).

Надо оговориться, что из-за редкости находок наутилоидей, наличие некоторых из

Таблица 6

Число родов наутилоидей в сеномане–олигоцене

Роды	Сеноман	Турон	Коньяк–сантон	Кампан	Маастрихт	Даний	Палеоцен	Эоцен	Олигоцен
Всего	6–7	6–7	6	8	9	7	7	7	6
Появилось	?1	1	–	2	2	1	1	1	2
Вымерло	1	–	–	1	3	1	–	3	3

Таблица 7

Число семейств белемнитид в мелу–палеогене

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт	Даний	Палеоцен	Эоцен
Всего	4–5	2–4	2–3	2–3	2–3	2–3	?1	?1	1
Появилось	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Вымерло	1	?1	–	–	–	2	–	–	1

родов в тот или иной момент можно только предполагать на основании того, что род был хорошо известен до и после данного отрезка времени. Наиболее сильное вымирание также было в маастрихте, но оно равнялось только 1/3 всего числа родов.

Следует отметить, что на протяжении всего мела доминировали среди наутилоидей только два рода (Cymatoceras и Eutrephoceras), включавшие абсолютное большинство видов всех меловых представителей группы. Первый вымер в маастрихте, второй продолжал существовать в продолжении всего палеогена и также оставался доминирующим. Оба рода по строению раковины очень близки между собой, отличаются только наличием поперечной ребристости на раковине Cymatoceras и отсутствием ее у Eutrephoceras. Существенные изменения в отряде наступили в олигоцене, когда вымерла половина родов, и особенно в раннем неогене, после которого остался, видимо, только один род Nautilus, сохранившийся и до настоящего времени.

Достаточно постепенно шла смена таксонов и в подклассе колеоидей, к которым принадлежат почти все современные головоногие моллюски. Видимо, наибольшего разнообразия они достигли в юре, когда существовали одновременно отряды Belemnitida, Phragmoteuthida, Aulacoceratida, Teuthida и, возможно, появились отряды Sepiida и Octopoda [Jeletzky, 1966]. Особого расцвета в ранней юре достиг отряд белемнитид. Но уже в середине юры вымерно фрагмотеутиды, а к концу – аулакоцератиды. На рубеже юры и мела собственно белемниты переживают второй расцвет, но затем, вплоть до конца периода, идет их неуклонное сокращение, правда, не очень быстрое (табл. 7).

Отсутствие точных данных связано с неясностью времени появления семейства Bayanoteuthidae, достоверно известного только из эоцена, но, возможно, возникшего значительно ранее [Jeletzky, 1966, fig. 2]. Реально же, начиная с коньяка, белемниты представлены на земном шаре только двумя семействами — Belemnitellidae, характерными для северного полушария, и Dimitobelidae, известными из южного полушария. Постепенно шло и уменьшение числа родов. До конца мела из первого семейства дожили только три рода – Belemnitella, Belemnella и Fusiteuthis.

Первый из них характерен в основном для сантона и кампана, значительно реже встречается в нижнем маастрихте и очень редко в начале позднего маастрихта (только представители одного вида). Второй появляется в конце кампана и достаточно обычен в маастрихте. Как считает Д.П. Найдин, по работе которого мы приводим эти сведения [Найдин, 1975], в этом роде достаточно отчетливо можно выделить два подрода – собственно Belemnella, типичный для раннего маастрихта, и Neobelemnella, характерный для позднего маастрихта. По мнению Найдина, в этом подроде всего один вид, доживший практически до конца маастрихта. О роде Fusiteuthis известно очень мало. По словам Найдина (1975), до сих пор обнаружено всего 3 ростра из самых верхов маастрихта Крыма и Польши.

О датских и палеоценовых представителях отряда белемнитид ничего неизвестно.

Таблица 8

Число семейств гастропод в кампане–олигоцене [по О.В. Амитрову и др., 1981]

Отряды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон	Олигоцен
Archaeogastropoda	22	21	18	17	17	17	18	18	18
Mesogastropoda	45	46	51	52	53	56	59	59	57
Neogastropoda	14	15	17	19	19	20	20	20	19
Cephalaspidea	12	11	11	10	10	10	10	10	10
Pteropoda	1	1	1	1	1	2	2	2	2
Aplysiacea	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nudibranchia						1	1	1	1
Bassommatophora	6	7	7	7	7	8	8	8	8
Stylommatophora	6	7	9	19	24	27	29	31	31
Гастроподы в целом	117	109	115	136	132	142	148	150	147

Однако из эоцена Западной Европы, Аравийского полуострова и Индостана описаны представители своеобразных белемнитов, относимых к особому семейству Bayanoteuthidae. Они значительно отличаются от позднемеловых представителей отряда, и поэтому их корни и стараются обнаружить среди раннемеловых групп. Вполне вероятно, что приходится объяснить отсутствие ясных предков этого семейства неполнотой палеонтологической летописи, когда редкие формы действительно могут не попадать в руки исследователей, но не исключено, что эоценовые формы только конвергентно удивительно напоминают настоящих белемнитов, а в действительности принадлежат к какой-то другой группе колеоидей. Однако даже и в этом случае приходится признать очень постепенное вымирание настоящих белемнитов к концу маастрихта.

О развитии других отрядов подкласса на рубеже мела и палеогена данных тоже мало. По данным Елецкого [1966], из мела известны остатки четырех подотрядов отряда теутид, три из них существуют и в настоящее время, а один вымер, видимо, уже в кайнозое. В другом подотряде в конце мела перестало существовать два семейства (Trachyteuthididae и Kelaenidae), причем одно дожило до конца позднего мела, а другое исчезло несколько ранее. С конца позднего мела стали известны достоверные представители отряда сепиид.

Несколько необычна судьба гастропод. На семейственном уровне, наиболее существенные изменения произошли на рубеже дания и монса, а также эоцена и палеоцена (табл. 8). По гастроподам в целом начиная с дания происходило почти непрерывное увеличение числа семейств. Наиболее заметным событием пожалуй можно считать увеличение в два раза числа семейств у стиломматофор в монсе. В целом, к олигоцену, число семейств гастропод возросло по сравнению с ранним мелом также в два раза.

Как видно из приведенных данных, в разных группах гастропод имелась определенная направленность этого процесса вне всякой связи с рубежом. Так, у археогастропод шло очень медленное уменьшение числа семейств, у мезо- и неогастропод – заметное увеличение, у части пульмонат изменений почти не произошло, а у другой части эти изменения имели скачкообразный характер.

Видимо, на уровне родов имелось более значительное вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя. Так М.Я. Бланк отмечает, что на территории СССР на рубеже маастрихта и дания процент вымерших родов и подродов морских гостропод почти в два раза превышал число появившихся [Бланк, Джалилов, 1980].

Исключительно интересна одна особенность в развитии группы. О.В. Амитров [1975], специально занимавшийся вопросом истории гастропод на рубеже мела и палеогена, отмечал, что, несмотря на вымирание ряда семейств и родов в это время, наиболее существенные изменения в группе произошли на рубеже раннего и позднего мела, так как позднемеловая фауна гастропод во многом имела уже кайнозойский облик, а раннемеловая – еще мезозойский. Следует отметить, что такая смена облика фауны известна и для некоторых других групп на рубеже именно раннего и позднего мела, но все же это явление не совсем обычное.

Таблица 9

Число семейств циклостомат в кампане–бартоне [по Висковой, 1980]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	27	28	26	22	21	21	21	21
Появилось	–	1	–	–	–	–	–	–
Вымерло	–	–	2	4	1	–	–	–

Таблица 10

Число родов циклостомат в кампане–бартоне [по Висковой, 1980]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	120	147	95	68	66	66	67	72
Появилось	16	31	8	3	1	1	1	6
Вымерло	4	60	30	3	1	–	1	13

Таблица 11

Число семейств хейлостомат в кампане–бартоне [по Висковой, 1980]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	29	34	36	35	36	43	54	59
Появилось	7	7	5	–	1	8	11	5
Вымерло	–	3	1	–	1	–	–	–

Наряду с классами, в которых происходили достаточно сильные изменения состава в конце мезозоя – начале кайнозоя, можно указать классы, в которых практически, никаких изменений не происходило. Из моллюсков к таковым относятся скафоподы. Для них характерно постепенное изменение состава группы, и резких вымираний или вспышек не происходило за все время их существования [Гончарова, 1975].

Достаточно сложна картина развития мшанок на рубеже мезозоя и кайнозоя. В это время они были представлены отрядами Cyclostomata, Ctenostomata и Cheilostomata. Первые переживали усиленную адаптивную радиацию почти на протяжении всего мелового периода. В раннем мелу возник новый подотряд Rectangulata, а в начале позднего – еще подотряд Articulata. До самого конца мела развивалось 28 семейств, возникших в разные моменты с триаса по мел включительно. Многообразие группы постепенно возрастало и достигло своего максимума в маастрихте. В конце маастрихта вымерло достаточно быстро 60 родов и 2 семейства. Интересно, что около 85% родов, вымерших в конце маастрихта, появилось в течение мела, а более 30% – известны только из маастрихта. Процесс вымирания отряда, начавшийся в конце маастрихта, продолжался и далее, но, правда, несколько в более медленном темпе (табл. 9, 10). Историю равития отряда ктеностомата установить точно пока не представляется возможным, так как их колонии лишены известкового скелета и об этой группе мшанок судят по сохранившимся отпечаткам и следам жизнедеятельности. По имеющимся сведениям на семейственном уровне в этой группе на рубеже мела и палеогена значительных изменений не происходило.

Достаточно хорошо известна история хейлостомат, одной из наиболее распространенных групп современных мшанок. К отряду относится 650 родов и 106 семейств, из последних только 17 неизвестны в ископаемом состоянии. Отряд включает 3 подотряда: Anasca, Cribrimorpha, Ascophora, из них первый известен из раннего мела, а два других появились только в позднем мелу. Общее представление об истории отряда на семейственном уровне дает табл. 11.

Развитие подотряда шло разными путями. В подотряде Anasca почти не было вымирания семейств с мела до настоящего времени, в подотряде Cribrimorpha

Таблица 12

Число семейств мшанок в кампане–бартоне [по Висковой, 1980]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	60	67	67	62	62	69	80	85
Появилось	8	9	5	–	1	8	11	5
Вымерло	–	3	3	4	2	–	–	–

из 11 семейств, появившихся в позднем мелу, 6 вымерли еще в первой половине эпохи, 1 вымерло в кампане и 1 в маастрихте, среди Ascophora в кампане и маастрихте возникло 11 новых семейств, но в конце маастрихта вымерло 2, а в конце дания – 1 семейство. Мы специально кратко рассказали о подотрядах, чтобы показать, что даже в этом процветающем отряде, начавшем бурно развиваться с позднего мела и продолжавшем это в кайнозое, группы переживали расцвет и вымирание в разное время.

Аналогичная картина неравномерности развития наблюдается и на родовом уровне. Так, в семействе Pelmatoporidae из подотряда крибриморф к концу мела вымерло около 20 родов из 30, в то же время в подотряде анаска развитие шло более равномерно и большинство родов меловых семейств продолжало развиваться в палеогене.

Если мы возьмем картину развития мшанок в целом, то на рубеже мела и палеогена наблюдалось некоторое уменьшение числа семейств, но произошло это не в конце маастрихта, а в конце дания. Маастрихт же и даний по числу известных в данное время семейств не различаются (табл. 12).

К сожалению, мы не располагаем достаточно подробными сведениями о развитии на рубеже мезозоя и кайнозоя брахиопод. По данным Ю.И. Каца [1972], из 50 родов, известных в маастрихте в датском веке вымерло около 70%, а возник лишь 1 новый род – Frieleia; на этом рубеже на 90–95% обновился видовой состав брахиопод. Вымирание происходило в конце дания, палеоцене и раннем эоцене. Но с конца палеогена началась новая вспышка в развитии группы, когда увеличивалось число как видов, так и родов. Вместе с тем заслуживает внимания тот факт, что около 30% родов современных брахиопод известны уже в позднем мелу.

На значительное вымирание родов и видов брахиопод, начиная с позднего мела вплоть до эоцена, указано и в работе В.П. Макридина, Ю.И. Каца и В.П. Камышана [1975]. Наиболее резкие изменения, по данным этих авторов, приурочены к маастрихту. Произошла и смена доминирующих групп. Если для мезозоя характерен расцвет отрядов Rhynchonellida, Terebratulida, Centronellida и Thecideida, то для кайнозоя – сокращение ринхонеллид, центронеллид и тецидеид и большое разнообразие теребратулид и мегатирид. По данным этих авторов, к рубежу мезозоя и кайнозоя приурочено возникновение глубоководной фауны брахиопод, обитающей в современных океанах. О глубоководных брахиоподах более раннего времени данных не имеется (Макридин, Кац, Камышан, 1975).

Интересные результаты имеются по структуре и вещественному составу раковин брахиопод [Макридин и др., 1975]. Авторы пришли к выводу, что в мезозое и кайнозое изменялось число видов брахиопод с двухслойной и трехслойной раковиной и с различным строением слоев. На приведенных графиках в указанной работе видно, что примерно в дании значительно уменьшается число видов отряда Rhynchonellida с мелкофиброзной структурой и почти не изменяется число видов с крупнофиброзной структурой. В отряде Terebratulida на указанном рубеже значительно уменьшается число видов с двухслойной раковиной и почти не меняется число видов с трехслойной раковиной (однако у них такое уменьшение произошло с сантона по кампан). Обращает на себя внимание то, что значительно более сильные изменения на том и другом графиках отмечены в конце юрского периода. Мы подчеркиваем это обстоятельство, так как к нему нам еще придется вернуться в конце очерка.

Не менее интересен и график, дающий представление об изменении содержания магния и стронция в раковинах некоторых групп брахиопод из ряда районов СССР, на котором также отражено значительное уменьшение содержания магния и стронция в раковинах некоторых групп брахиопод из ряда районов СССР на рубеже мезозоя и кайнозоя. Безусловно, было бы важно показать такие закономерности на более широком материале, но таких данных пока нет.

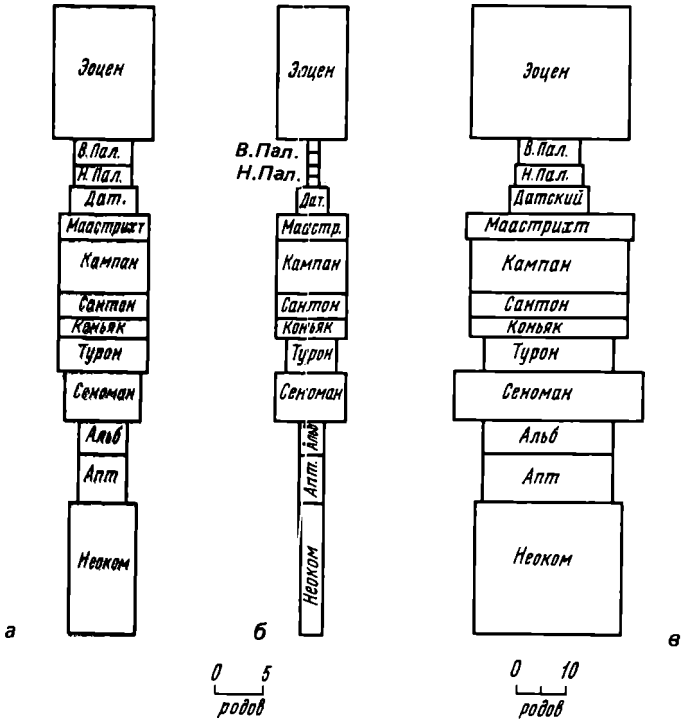


Рис. 3. Изменение количества родов правильных морских ежей в мелу–эоцене

а – отряд Cidaroida; *б* – надотряд Diadematacea; *в* – надотряд Echinacea [Москвин, Соловьев, Эндельман, 1980]

При обсуждении проблемы рубежа мезозоя и кайнозоя и отнесения дания к мелу или палеогену большое внимание всегда уделяется иглокожим, в частности морским ежам. Действительно, в этом классе наблюдалось значительное вымирание в конце мела. Из 11 отрядов правильных морских ежей вымерли в конце маастрихта 2 (18%), 4 семейства из 18 (22%), 26 родов из 50 (50%) (рис. 3). Среди неправильных морских ежей этот процесс происходил еще сильнее, правда "ступенчато" и по-разному на разных таксономических уровнях. К рубежу маастрихта и дания вымерло 33% всех семейств и 67% родов, существовавших в позднем мелу. Вымирание и угасание подотрядов, семейств и родов происходило постепенно, начиная с позднего сенона. Весьма резкой на этом рубеже представляется смена видового состава. Из всех маастрихтских видов (более 70), известных на территории СССР, ни 1 не перешел в датский ярус. Датско-палеоценовые фауны образуют самостоятельный, очень характерный промежуточный комплекс, обедненный по сравнению с позднемеловым и с эоценовым. В дании–палеоцене число вновь появившихся семейств составило 14% от их общего числа, а число новых родов – 36%. Около 50 видов морских ежей из датского яруса СССР неизвестно из подстилающих отложений. Рубеж между данием и монсом проявляется нечетко и практически только на видовом уровне. Более резкой является граница монса и танета – в танете появился ряд новых характерных родов и подавляющее число видов – вновь появившиеся. В конце палеогена вымер ряд как типично палеоценовых, так и более древних родов (рис. 4–6).

Начало эоцена знаменует начало нового этапа в развитии морских ежей. Если рубеж между маастрихтом и данием достаточно резок по вымиранию, а количество настоящих кайнозойских семейств и родов, появившихся в дании-палеоцене, еще относительно невелико, то в эоцене появилось большое количество типично кайнозойских (и современных) таксонов. С эоцена бурно развивается отряд Clypeasteroidea (редкие представители которого известны из палеоцена). В эоцене появилось 13 новых семейств (32% от общего числа семейств, существовавших в это время) и 131 род (81% от всех существовавших в это время родов). Рубеж между палеоценом и эоценом может быть сопоставлен по значительности с рубежом раннего и позднего мела. Однако последний из упомянутых рубежей менее резкий – на нем не возникло новых таксонов отрядного ранга, а число появившихся семейств и родов – меньше.

Рис. 4.

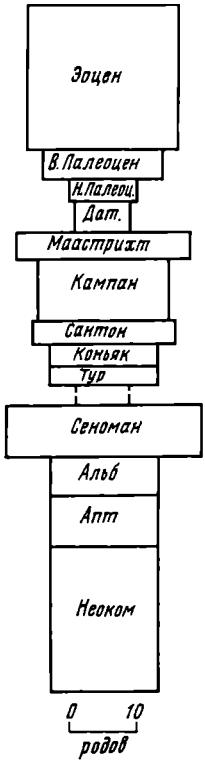


Рис. 5.

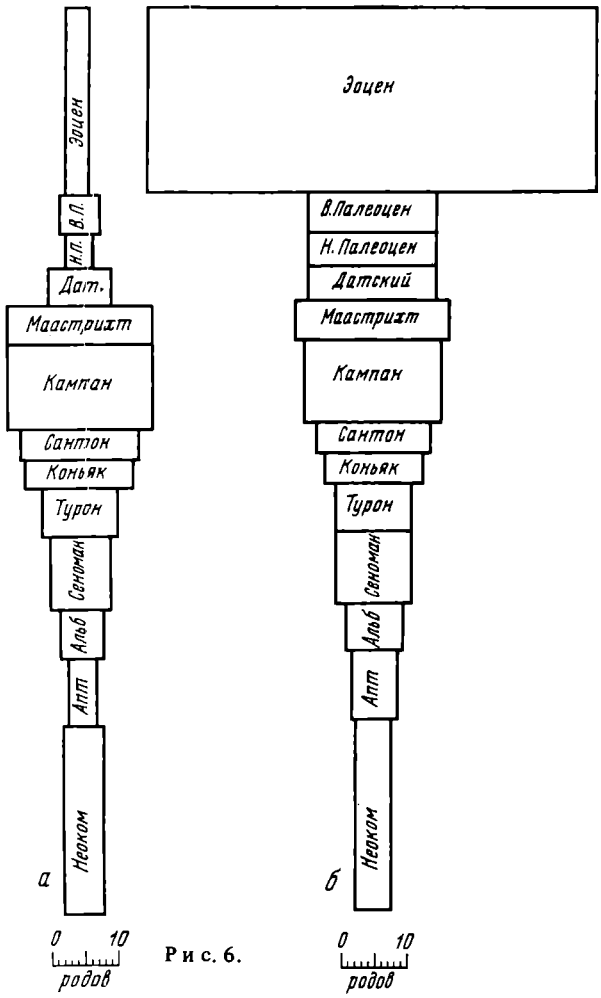


Рис. 6.

Рис. 4. Изменение количества родов морских ежей отряда Holectypoida в мелу–эоцене [Москвин, Соловьев, Эндельман, 1980]

Рис. 5. Изменение количества родов морских ежей отряда Cassiduloida в мелу–эоцене [Москвин, Соловьев, Эндельман, 1980]

Рис. 6. Изменение количества родов морских ежей отряда Spatangoida в мелу–эоцене
а – подотряд Meridosternina; *б* – подотряд Amphisternina [Москвин, Соловьев, Эндельман, 1980]

Класс морских лилий представлен в мезозое подклассом Articulata, который включает 7 отрядов[1] (единственный и последний представитель палеозойского подкласса Inadunata – род Encrinus известен из среднего триаса). Представители пяти отрядов существуют в современных морях, из них 2 появились в триасе (Millericrinida и Isocrinida), 2 – в ранней юре (Cyrtocrinida и Comatulida), 1 – в позднем мелу, туроне (Bourgueticrinida). 2 отряда (т. е. 28% от их общего числа) вымерли в позднемеловую эпоху. Первые представители одного из них – Roveacrinida – известны из среднего триаса, последние исчезли в кампане. Второй отряд – Uintacrinida, представленный всего двумя, правда очень широко распространенными родами Uintacrinus и Marsupites, ограничен в своем распространении сантоном.

Из мела и палеогена известно 27 семейств морских лилий. В раннемеловую эпоху существовало 17 семейств, более половины из них (9) вымерло (6 – в неокоме, 3 – в альбе); 8 перешло в поздний мел. Вымирание семейств в альбе составляет 27% (3 от 11). В позднем мелу всего существовало 15 семейств. Появление новых семейств шло довольно постепенно: 1 появилось в сеноманe, 1 – в туроне, 3 – в сантоне, 1 – в кампане и 1 – в маастрихте. Вымирание в позднем мелу происходило следующим

[1] Данные по систематике и распространению таксонов морских лилий взяты из Treatise on invertebrate paleontology [Rasmussen, 1978].

Таблица 13

Появление и вымирание родов морских лилий в позднемеловую эпоху

Роды	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт	Всего в позднем мелу
Появилось	1	2	1	3	5	5	17
Вымерло	4	2	3	5	3	3	20

образом: 1 семейство вымерло в коньяке, 3 – в сантоне, 2 – в кампане; в маастрихте не вымерло ни одного семейства. Всего в течение позднего мела вымерло 40% семейств. Границу маастрихта и дания пересекает 9 семейств, из которых 1 вымирает в датском веке, 1 – в миоцене, а 7 доживают доныне.

В дании появляется 1 семейство, в эоцене – 2, в миоцене – 1 и в плиоцене – 1; основаная масса собственно кайнозойских семейств (12) известна из современных морей.

В раннем мелу существовал 41 род криноидей; всего вымерло в раннем мелу 27 родов (66%), из них в альбе – 5 родов из 19 (26%). В поздний мел перешло 14 родов. В течении позднего мела появилось 17 новых родов, и их общее число составило 31. Из табл. 13 видно, что появление и вымирание родов шло более или менее равномерно, и общее число родов не подвергалось большим колебаниям.

Позднемеловое вымирание родов несколько превысило их появление. Вымершие 20 родов составляют 64% от общего числа позднемеловых родов. Если же говорить о самом конце мела – маастрихте, то вымирание здесь ярко не проявляется; из 14 маастрихтских родов вымерло 3, т. е. 21%.

В датский век перешло 11 родов и появилось 3 новых; таким образом, общее число датских родов (14) оказалось равным количеству родов, известных из маастрихта.

Интересно, что 1 новый род Bruennichometra ограничен в распространении только данием. 2 других Bathycrinus и Calamocrinus после дания исчезают из геологической летописи. В современных морях эти 2 рода представлены только глубоководными видами, живущими в батиальной и абиссальной зонах. Вымерло в датском веке 6 родов (43%), т. е. вдвое больше, чем в маастрихте.

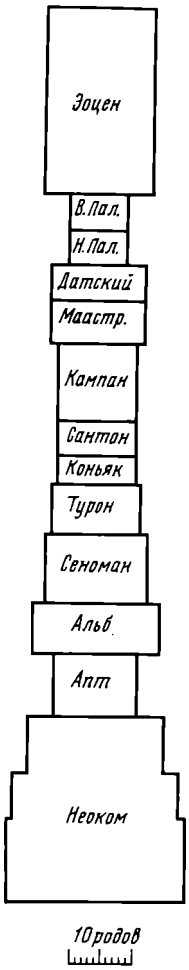
Для позднего палеоцена имеются указания на возможное появление двух родов. Из эоцена известно около 16 родов; из них 6–8 родов (37–50%) – вновь появившиеся (почти все бесстебельчатые формы из отряда Comatulida), 2 из которых доживают до современности.

Таким образом, рубеж мела и палеогена в развитии класса морских лилий проявляется не очень четко. В позднемеловую эпоху вымерло 28% отрядов, 40% семейств и 64% родов. Суммарное количество вымерших таксонов значительно. Интересно срвнить это с вымиранием в раннем мелу. Там нет вымерших отрядов, но общее количество вымерших семейств (53%) и родов (66%) превышает позднемеловое. Если сравнить век раннего мела – альб, в котором вымерло 27% семейств и 26% родов, с маастрихтом, в котором не вымерло ни одного семейства и вымер 21% родов, то получается, что рубеж между ранним и позднем мелом по вымиранию таксонов семейственного и родового рангов выглядит более внушительно, нежели рубеж между маастрихтом и данием, принимаемый сейчас большинством палеонтологов за границу мезозоя и кайнозоя. Более того, вымирание родов в датском веке вдвое превышает маастрихтское.

Значительного сокращения или появления семейств и родов в монсе и танета, как видно, не наблюдается. Обновление состава фауны морских лилий, особенно на родовом уровне, происходит в эоцене, где, как указывалось, около половины родов – новые. Количество родов в эоцене по сравнению с палеоценом также увеличивается (рис. 7.)

Возможно, что основная причина в "смазанности" рубежа мезозоя и кайнозоя в истории класса связана с тафономическими особенностями криноидей – различной возможностью разных групп сохраняться в ископаемом состоянии. По этой причине история развития морских лилий, особенно в кайнозое, известна очень неполно. Достаточно сказать, что из 165 современных родов только 14 встречены в ископаемом состоянии. Основная масса (139 родов) относится к отряду Comatulida, из них 6, т.е. немногим более 4%, известны и по ископаемым видам. От юры до миоцена вымерло до 30 родов.

Рис. 7. Изменение количества родов морских лилий в мелу–эоцене



Коматулиды – бесстебельчатые (некоторые – активно плавающие) формы – являются процветающей группой, определяющей облик современной, прежде всего, мелководной фауны криноидей. Нет сомнения в том, что их доминирование началось в более древние эпохи кайнозоя. В мелководных фаунах мезозоя в общем преобладали стебельчатые морские лилии, хотя бывали периоды, когда наблюдались неожиданные вспышки в развитии бесстебельчатых форм, например, – отряда Uintacrinida в сантоне.

Почти все современные стебельчатые лилии – обитатели больших глубин. Так, 6 родов подотряда Hyocrinina отряда Millericrinida обитают на глубинах от 705 до 4640 м. Единственный ископаемый род этой группы Calamocrinus известен только из датского яруса и не найден в более молодых отложениях. Современные виды отряда Isocrinida, относящиеся к 10 родам (1 известен с триаса, 1 – с ранней юры, остальные – только современные), проникают до 2500 м, а основная масса живет на глубинах от 200 до 1000 м. В отряде Bourgueticrinida 2 рода порфирокринид живут на глубинах от 345 до1000 м, 2 рода фринокринид – от 600 до 2432 м. Самым глубоководным семейством этого ряда является Bathycrinidae – по сообщению Г.М. Беляева, максимальная глубина, на которой встречены его представители, – 9715–9735 м (Идзу-Бонинский желоб). Интересно, что из 4 современных родов этого семейства, 2 возникли в конце мела, 1 – в датском веке; 2 рода исчезли из палеонтологической летописи после дания, 1 – в эоцене.

Следует упомянуть о двух родах семейства Holopodidae Holopus и Cyathidium – очень своеобразных мелких кубковидных и щитовидных формах, прирастающих основанием, лишенных стебля и некоторых других скелетных элементов. Эти реликтовые роды, каждый из которых представлен одним современным видом, относятся к процветающему в юре и мелу отряду Cyrtocrinida. Вид Holopus rangii распространен в Карибском море на глубине около 300 м, а Cyathidium foresti – в центральной части Атлантического океана на глубинах 380–900 м. Род Cyathidium известен в ископаемом состоянии от поздней юры до миоцена, а Holopus – только из палеоцена.

Из сказанного видно, что кайнозойская фауна криноидей имеет яркий и своеобразный облик, о котором мы можем судить в основном по современным группам. Основная ее особенность заключается в резком преобладании бесстебельчатых форм-коматулид, широко распространенных на мелководье и проникающих иногда на значительные глубины. Стебельчатые формы и аберрантные прирастающие холоподиды составляют лишь небольшую часть (14% родов) современных морских лилий. Почти все они – обитатели больших глубин Мирового океана, представители отрядов, доминировавших в мезозое. Время появления ряда глубоководных семейств и родов относится к самому концу мела и датскому веку. Их переход к жизни в батиальной и абиссальной зонах происходил в послепалеоценовое время. Это представляет, с нашей точки зрения, особый интерес, так как аналогичная картина наблюдается и среди некоторых других групп беспозвоночных, в частности морских ежей и брахиопод.

Безусловно интересные, хотя и не столь полные, материалы имеются и по морским звездам [Беляева, 1980]. Остатки представителей этой группы беспозвоночных исключительно трудны для изучения, так как находки достаточно полно сохранившихся скелетов является редкостью, и исследователям приходится иметь дело с разрозненными частями скелетных образований. Безусловно это крайне затрудняет решение вопросов систематики, кроме того, лишает исследователя уверенности в достаточной полноте материалов, так как многие формы просто могут не попасть в его руки. Приходится судить поэтому не только по имеющимся находкам, но и по времени существования таксона вообще, т. е. считать, что если данный таксон был до интересующего нас момента и известен после него, то он был и в данный отрезок времени. Очень хорошо это видно на материалах, приводимых Н.Г. Беляевой. По ее данным, в мелу и палеогене

Таблица 14

Число семейств морских звезд в кампане–бартоне [по Н.Г. Беляевой, 1980]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	10–17	10–17	9–16	8–16	8–16	9–16	9–16	9–16
Появилось	x	–	–	–	–	–		
Вымерло	–	1	–	–	–	–		

Таблица 15

Число родов морских звезд в кампане–бартоне [по Н.Г. Беляевой, 1980]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	18–31	15–29	11–27	8–24	6–24	8–25	6–23	7–25
Появилось	1	–	–	–	–	1–2	–	2
Вымерло	2	2	3	–	1	2		

Примечание. *Меньшее из двух чисел показывает число таксонов, остатки которых реально обнаружены в отложениях данного возраста, большее – число таксонов, которое должно было существовать.*

Таблица 16

Число видов морских звезд в кампане–танете [по Н.Г. Беляевой, 1980]

Виды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет
Всего	47–50	29–37	30–37	9–13	10–14
Появилось		12–14	27	1–2	4
Вымерло	28	22–15	–	2–3	–

должно было существовать 10 отрядов, 18 семейств и 60 родов морских звезд, но в отложениях этих периодов реально найдены остатки, принадлежащие 9 отрядам, 11 семействами и 49 родам. Тем не менее и по этим материалам создается представление, что значительных изменений в числе семейств и родов на рубеже мела и палеогена не происходило (табл. 14, 15).

Значительно сильнее смена форм шла на видовом уровне (табл. 16).

Как видно, появление наибольшего числа видов приурочено к данию, а вымирание происходило как в кампане, так и в маастрихте. Следует отметить, что 14 кампанских видов известны только в первой половине века, а 8, наоборот, появились со второй. Из новых видов, появившихся в дании, 9 известны также только со второй половины века. Интересен общий вывод по истории развития морских звезд, который делает автор. В целом, по мнению Н.Г. Беляевой [1980], наиболее сильные изменения на семейственном уровне произошли на рубеже маастрихта и дания, когда вымерло семейство Calliasterellidae. Автор отмечает, что маастрихтские астероидеи имеют типично сенонский облик, а датские – только частично сохраняют особенности, характерные для меловых астероидей.

Из огромного типа членистоногих достаточно достоверные данные имеются по некоторым группам ракообразных и насекомым. Из ракообразных имеет смысл остановиться на остракодах, усоногих рачках и высших раках, которые, видимо, представляют наибольший интерес на данном отрезке времени.

Остракоды на рубеже мезозоя и кайнозоя претерпели незначительные изменения. По остракодам в целом происходит некоторое увеличение числа родов, а незначительное уменьшение их числа было на протяжении позднего мела [Müller, 1974, рис. 8]. Если взять данные о числе родов Myodocopida и Podocopida в отдельности, то оказывается, что у первых никаких изменений не происходило ни внутри мела, ни на рубеже мела и палеогена, а у вторых – довольно сильное уменьшение числа родов было на рубеже

Таблица 17

Изменение числа семейств подотряда Podocopina в кампане–олигоцене [по И.А. Николаевой, 1980]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон	Олигоцен
Всего	12	12–13	12–13	12–13	12–13	13–14	13–14	13–14	13–14
Появилось	–	?1	–	–	–	1	–	–	–
Вымерло	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 18

Число родов надсемейства Cytheracea в кампане–бартоне [по А.И. Николаевой, 1980]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	37	48	42	41	34	43	43	41
Появилось		11		2	1	11	1	2
Вымерло	–	8	3	8	2	1	4	

раннего и позднего мела и лишь очень незначительное увеличение – на рубеже мела и палеогена [Müller, 1974, рис. 9].

Практически нет никаких изменений и на других уровнях. Так, если взять изменение числа семейств в подотряде Podocopina, одном из наиболее важных на данном рубеже, то практически таковых не происходит совершенно (табл. 17).

Таким образом, остракоды, видимо, принадлежат к числу групп, историческое развитие которых на рубеже мела–палеогена происходило несколько иначе, чем у большинства других групп беспозвоночных. Это, конечно, не означает, что остракоды развивались вообще без каких-либо колебаний в численности таксонов. Если мы возьмем данные о числе родов надсемейства Cytheracea, то увидим довольно значительные изменения его численности на отдельных этапах конца мела – начала палеогена (табл. 18).

Значительно отличается от развития остракод развитие усоногих раков (Cirripedia). По данным А.С. Алексеева [1979], на рубеже маастрихта и дания в этой группе произошли сильные изменения – вымерло 1 семейство и 7 широко распространенных родов. Правда, как указывает автор, последние вымирали в течение кампана и маастрихта, т. е. не внезапно. В дании продолжали существовать 5 родов, но 1 из них в этом же веке и вымер; появился только 1 новый род. Еще сильнее вымирание видно на видовом уровне – из 39 видов, известных из раннего маастрихта, не сохранились в позднем маастрихте 25, к датскому веку вымер еще 21 вид и только 2 вида перешли в даний. Правда, видимо в маастрихте было и появление новых видов, для дания также указано возникновение 5 новых видов. Все же совершенно отчетливо видно, что в этой группе вымирание явно преобладало. Появление значительного числа новых таксонов произошло только с эоцена [Алексеев, 1979].

Достаточно интересные материалы по десятиногим ракам можно получить из "Основ палеонтологии" [1960]. Из 40 семейств этой группы к интересующему нас рубежу имеют отношение только 18. Из них 8 существует с юры и 7 с мела до настоящего времени, 1 появившееся в триасе, вымерло в мелу, 1 известно только из мела и 1 появилось в мелу, но вымерло в кайнозое. Как видим, число семейств, благополучно перешедших через рубеж мезозоя–кайнозоя, очень велико, причем почти половина из них появилась в мелу.

Видимо, на семейственном уровне для других ракообразных результаты могут быть несколько иными. Так, из 13 семейств подкласса гнатострак, известных из мела, 6 вымерли в этом периоде, а 7 продолжают существовать и в кайнозое.

В заключение необходимо остановиться еще на одной исключительно важной для развития органического мира суши группе – насекомых. По данным В.В. Жерихина [1978], основные события в развитии насекомых были приурочены не к концу мела, а примерно к его середине. Связано это было с очень сильной перестройкой растительных сообществ и переходом от мезофита к кайнофиту. Автор считает, что и сама смена

растительности в довольно значительной степени была подготовлена сложными процессами коэволюции цветковых и насекомых, результатом чего было сильное нарушение существовавших биоценозов. Особенно важные изменения произошли в апте–альбе, когда значительное число семейств последний раз встречается в палеонтологической летописи. С сеномана фауна насекомых все более и более приобретает кайнозойский облик. Интересно, что резко уменьшается и процесс вымирания группы в целом. Если в сеномане число вымерших семейств достигало 33–35% от общего их количества в это время, то в коньяке–кампане вымерло только 10–20%, а в маастрихте–палеоцене – 3–9%. В заключение автор еще раз подчеркивает, что с позднего сеномана фауна насекомых по своему составу становится очень близкой к кайнозойской и, что, фактически поздний мел и кайнозой могут быть по облику энтомофауны противопоставлены юре и неокому.

Эти же мысли высказаны В.В. Жерихиным в соответствующем разделе сводки о развитии и смене органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя [Жерихин, 1980]. Здесь автором особенно ярко показан исключительно быстрый рост числа семейств насекомых в эоцене. Это очень интересный факт, так как, уже неоднократно говорилось и ранее, очень быстрое увеличение числа таксонов в эоцене характерно и для многих групп морских беспозвоночных.

К сожалению, приходится констатировать значительную неполноту материалов по ископаемым насекомым. Особенно сильные пробелы в палеонтологической летописи группы приходятся на коньяк, маастрихт, даний, монс. Поэтому уверенно говорить о смене на родовом, а тем более видовом уровнях по этому классу в настоящее время невозможно.

ПОЗВОНОЧНЫЕ

Интересно сравнить картину развития разных групп беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя с таковой позвоночных. К сожалению, более или менее подробные данные имеются не для всех групп позвоночных.

На интересующем нас рубеже обильно были представлены костистые рыбы, но материалы по ним, видимо, не достаточно полноценны, в чем нас убеждают данные о фактическом числе известных из того или другого яруса таксонов в сравнении с тем, которое должно было существовать в данном веке (т. е. с учетом наличия данного таксона в более ранний и поздний отрезки времени) (табл. 19, 20).

Однако даже с учетом этой неполноценности имеющихся сведений можно сказать, что в дании–монсе количество семейств и родов телеостей было значительно меньше, чем в маастрихте и танете. Достаточно хорошо видна эта закономерность и на видовом уровне (табл. 21).

По другим группам рыб подробных данных нет, но вряд ли они внесли бы что-либо существенное в понимание этой проблемы, так как количество таксонов этих групп, существовавших в мелу и продолжающих существовать далее, слишком мало.

Развитию акул на рубеже мезозоя и кайнозоя значительное внимание уделил Л.С. Гликман [1980]. По данным этого автора, в бассейнах позднего мела господствовало семейство Anacoracidae; его представители к середине этой эпохи заселили различные биотопы, как открытого моря, так и прибрежных мелководных зон.

Расцвет этого семейства приходится на кампан, откуда известно 4 рода: Ptychocorax, Anacorax, Paraanacorax и Microanacorax. В кампане вымирает первый из этих родов, а к концу маастрихта – три остальных рода. Кроме того, в маастрихте вымирают еще 2 рода: Raphiodus и Cretaspis. Эти формы принадлежали к гигантским пелагическим хищникам.

Границу мела и палеогена пересекает семейство Otodontidae; но меловой представитель этого семейства – род Cretolamna (распространенный до маастрихта) в датском веке сменяется родом Otodus, который характерен уже для палеогена.

Резкое изменение фауны датского века связано также с первым появлением ныне процветающего семейства Carcharhinidae, семейств Lamiostomatidae, Dalatiidae, родов Myliobatis, Rhinoptera и Striatolamia. Гликман делает вывод, что рубеж маастрихта и датского века гораздо значительнее, чем любой из рубежей внутри позднего мела, а датский ярус, безусловно, надо относить к палеогену.

Таблица 19

Число семейств телеостей в кампане–бартоне [по Данильченко, 1978]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	38	32	27	28	45	81	103	97
Появилось	6	–	–	2	17	36	26	2
Вымерло	6	5	1	–	–	4	8	2
Известно фактически	30	19	6	4	26	73	84	64

Таблица 20

Число родов телеостей в кампане–бартоне [по Данильченко, 1978]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	57	37	18	17	48	190	204	137
Появилось	?	3	4	2	32	153	103	18
Вымерло	23	23	3	1	11	89	85	?
Известно фактически	56	32	8	6	36	184	183	108

Таблица 21

Число видов телеостей в кампане–тенете [по Данильченко, 1978]

Виды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет
Всего видов	101	50	14	9	40

Из двух семейств кистеперых одно вымерло в мелу, а второе продолжает существовать и ныне, но представлено 1 родом и видом. Из двоякодышащих до настоящего времени известен только 1 род. Из подкласса Actinopterygii, включающего 5 надотрядов, 1 прекратил свое существование еще в раннем мелу (Paleonisci), а второй (Polypteri) известен с эоцена. Из двух надотрядов (Chondrostei, Holostei) некоторые группы также могут представлять известный интерес. Такой отряд Acipenserida, из 3 семейств которого 1 (Acipensepidae) существует с позднего мела до настоящего времени (1 неизвестно после раннего мела и 1 появилось с эоцена). Из большего отряда Holostei известно только 4 рода, перешедших из мела в палеоген, и несколько родов из позднего мела.

Очень большое значение в решении проблемы рубежа мела и палеогена имеют некоторые группы пресмыкающихся – динозавры, птерозавры, ихтиоптеригии, исключительно характерные для мезозоя и вымершие в конце мела. Динозавры, пожалуй, являются одной из наиболее популярных групп при любых дискуссиях о причинах вымирания отдельных ветвей органического мира. Действительно, абсолютно достоверные остатки динозавров из бесспорно палеогеновых слоев пока неизвестны. С другой стороны, безусловно, что последние динозавры найдены в формации Ланс, являющейся самыми верхами маастриахта. Но является ли это вымирание катастрофическим? Из табл. 22–25, составленных по материалам А.К. Рождественского [1978] видно, что история развития двух отрядов, в общем была довольно сходной. После сеномана произошло некоторое увеличение числа семейств, затем в конце маастрихта началось вымирание, закончившееся действительно почти катастрофическим исчезновением ряда семейств в Лансе. Однако необходимо сделать некоторые оговорки.

Картина вымирания не была процессом, шедшим в одном направлении. А.К. Рождественский пишет [1978], что из отложений мела в целом известны остатки представителей 24 семейств динозавров. Из них в раннем мелу существовало 11, но пять вымерли в течение этого же времени и в поздний мел перешло только 6 семейств. Однако для первой половины позднего мела (сеноман–сантон) известно уже 15 семейств, т. е. появилось значительное число новых групп. При переходе к кампану 6 из них вымерло, но в кампане–маастрихте вновь появляется 5 семейств. Таким образом, процесс вымирания одних семейств все время шел одновременно с появлением новых семейств и только в конце мела динозавры вымерли, по-видимому, окончательно.

Таблица 22

Число семейств Saurischia в сеномане–маастрихте

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	2–6	4–5	4–5	6–7	5–6	6 (2–3)
Появилось	1–2	2	–	2	–	1
Вымерло	?3	–	–	1	1	3–4 (2–3)

Примечания. Две цифры указаны в том случае, когда у автора показано возможное присутствие семейства, но достоверных находок до этого или после этого пока не было; в скобках и маастрихте указаны данные о наличии таксонов в формации Ланс.

Таблица 23

Число семейств Ornitischia в сеномане–маастрихте

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	3–4	3–4	3	4	5	7 (5)
Появилось	2	–	–	1	1	1 (–)
Вымерло	–	?1	–	–	–	2 (5)

Таблица 24

Число семейств динозавров в сеномане–маастрихте

Семейства	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	5–10	7–9	7–8	10–11	10–11	13 (7–8)
Появилось	3	2	2	3	1	2
Вымерло	3	1	–	1	1	5–6 (7–8)

Сходная картина получается на родовом уровне, когда из 23–25 родов, известных в кампане, более половины вымерло в конце кампана, в маастрихте добавилось к сохранившимся еще около 30 новых родов, но большая часть из них вымерла в тот же век и до самого конца дожили только около 10. Достаточно хорошо видно внезапное вымирание и на видовом уровне (табл. 25). Однако в действительности картина значительно сложнее. Из 50 видов, известных в кампане, одна треть вымерла в первой половине века, или, во всяком случае, не дожив до его конца, а 4 вида появились во второй половине и в конце уже вымерли. Из 43 маастрихтских видов 9 известны только в первой половине века, а 14 появились только со второй половины. Таким образом, хотя действительно в самом конце маастрихта (Ланс) известно 24 вида и все они вымерли, сходные процессы значительного вымирания были и в предыдущие века. Это говорит о том, что позднемеловые динозавры включали группы, быстро сменявшиеся во времени, быстро возникавшие и быстро вымиравшие. Очень интересны данные о географическом распространении динозавров конца мела. А.К. Рождественский пишет, что в кампане–маастрихте на территории Сев. Америки обитало 93 вида динозавров, в Южной Америке – 5 видов, в Центральной Азии – 12, Восточной Азии – 2 и в Европе – 3. Таким образом, уже с кампана динозавры фактически были сосредоточены, в основном, в Северной Америке. Вероятно, в силу этого самые последние из них и сохраняются в конце маастрихта (время Ланс) на очень небольшой территории в Северной Америке. Однако интересно отметить, что даже в это время сохранилась не одна группа близко родственных видов, а представители различных эволюционных ветвей [Рождественский, 1978].

Приведенные данные очень важны, так как они показывают постепенность процесса вымирания динозавров в целом, даже при наличии безусловной внезапности окончательного вымирания небольшой группы на ограниченной площади. Таксономический состав последних динозавров был очень обеднен.

Достаточно большой группой пресмыкающихся, хорошо известной в прошлом и дос-

таточно обильной в современной фауне, являются лепидозавры. К сожалению, сохранность материалов, как правило, не слишком хороша и точно говорить о числе таксонов родового, а тем более видового ранга и изменении их количества на рубеже вряд ли возможно. В соответствующем очерке о лепидозаврах [Ефимов, 1978] показано, что в кампане известно 13 семейств, все они перешли в маастрихт. В конце маастрихта 1 семейство вымерло, но с середины века появляются 2 новых. Тот же комплекс семейств установлен в дании; появление новых семейств наблюдается с палеоцена и эоцена. Вымирание семейства Mosasauridae, закончившего свое существование в конце маастрихта, происходит достаточно своеобразно. В кампане это семейство представлено 11 родами, в конце века 4 из них вымерли, а 7 перешло в маастрихт. В маастрихте возникло еще 4 новых рода и все 11 вымерли в конце века.

Таблица 25

Число видов динозавров в кампане–маастрихте

Виды	Кампан	Маастрихт
Всего	50	43 (24)

Почти столь же катастрофическим кажется вымирание плезиозавров (табл. 26). В кампане существовало 5 родов, принадлежащих к двум семействам (Polycotylidae и Elasmosauridae). Первое из них вымерло полностью (2 рода). В маастрихте известно 5 родов эласмозаврид и 1 род не вполне ясного систематического положения. Видимо, маастрихтские роды появились в конце кампана. В маастрихте же они и вымерли. Следует отметить, что как в кампане, так и в маастрихте это вымирание происходило не в самом конце века.

В конце маастрихта вымерли полностью летающие ящеры-птерозавры. Однако, как и во многих случаях, приведенных выше, это были последние 3 рода, некогда значительно более обширной группы, но в отличие от динозавров птерозавры были распространены довольно широко и в последний этап своего существования.

Достаточно большой группой пресмыкающихся, известных в прошлом и продолжающих существовать в настоящее время, являются черепахи. Достаточно полное представление об истории их развития дают табл. 27, 28.

Как хорошо видно на уровне семейств, почти никаких изменений в группе не происходило. Значительно отчетливее они видны в таблице распространения родов. Безусловно, поражает количество родов, вымерших в маастрихте (28). Надо, однако, оговориться, что 1/3 из них вымерла не в конце века, а в его середине. Параллельно шло и возникновение новых родов – 7 появилось с начала второй половины маастрихта. Автор приходит к выводу, что особенно заметных событий в развитии черепах на рубеже мезозоя и кайнозоя не происходило – вымирание и появление новых групп шло более или менее равномерно. Правда, он отмечает, что появление новых семейств все же было приурочено к мелу (4–5 возникло на рубеже неокома и апта–альба, 1 – в начале позднего мела, 2–4 в пределах позднего мела), а в палеоцене пока достоверно ни одного нового семейства неизвестно. Представляют интерес и данные автора о разновременности появления и вымирания разных групп черепах в разных регионах. Так, токсохелиды в Северной Америке исчезли в конце мела, в то время как в Зап. Европе и Африке они существовали до конца палеогена. Neurankylus eximius исчез с территории Нью-Мексико в Сев. Америке в середине маастрихта, а на территории Монтаны известен до конца маастрихта [Суханов, 1978].

В настоящее время трудно сказать что-либо определенное о историческом развитии птиц. Известно, что в конце мела вымерли отряды гесперорнисов (2 рода и 4 вида) и ихтиорнисов (2 рода, 9 видов). В это же время уже существовали представители современных отрядов гагар, поганок, веслоногих, голенастых, пастушковых. Пока установлено 35 видов меловых птиц, причем большинство из них происходит из верхнего мела. По теоретическим расчетам в мелу могло уже существовать до 1000 видов птиц, а в палеогене до 10 200 [Курочкин, 1971]. Совершенно очевидно, что это говорило бы об огромном скачке в развитии группы, но расчеты чисто теоретические и делать по ним выводы все же рискованно.

Таблица 26

Число родов плезиозавров в сеномане–маастрихте [по П.Е. Вулых, 1978]

Роды	Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт
Всего	7	5	8	6	5	6
Вымерло	2	–	1	1	5	6

Таблица 27

Число семейств черепах в кампане–бартоне [по Суханову, 1978]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	12	14	12	11	11	12	11	11
Появилось	–	2	–	–	–	2	–	–
Вымерло	–	2	1	–	1	1	–	–

Таблица 28

Число родов черепах в кампане–бартоне [по Суханову, 1978]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	30	43	17	19	19	33	35	37
Появилось	?	21	2	3	3	21	14	13
Вымерло	8	28	1	3	7	12	11	?

Таблица 29

Число семейств мультитуберкулят в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	8	6	5	5	5	3	3
Появилось	?	1	–	–	–	–	–
Вымерло	3	–	–	–	2	–	?

Таблица 30

Число семейств марсупиалий в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	3	3	1	1	3	3	3
Появилось	?	–	–	–	2	–	–
Вымерло	–	2	–	–	–	–	?

Таблица 31

Число семейств насекомоядных в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	4	3	4	6	6	6	5
Появилось	?	–	1	2	1	–	–
Вымерло	1	–	–	1	–	1	?

Таблица 32

Число семейств млекопитающих в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	15	12	10	12	14	12	11
Появилось	?	1	1	2	3	–	–
Вымерло	4	–	–	1	2	1	1

Таблица 33

Число родов мультитуберкулят в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	13	11	7	9	18	3	2
Появилось	?	6	3	5	9	–	–
Вымерло	8	7	3	–	15	1	?

Таблица 34

Число родов марсупиалий в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	5	8	2	1	19	7	4
Появилось	?	5	1	1	18	2	–
Вымерло	2	7	2	–	14	3	?

Таблица 35

Число родов насекомоядных в кампане–лютете [по Беляевой, Решетову, Трофимову, 1978]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет
Всего	8	3	6	16	13	10	10
Появилось	?	2	6	13	9	5	5
Вымерло	7	3	3	12	8	5	?

Значительно более богатые материалы имеются по истории млекопитающих в интересующем нас интервале времени. По имеющимся данным, в настоящее время известно до 35 отрядов,2000 родов и 10 000 видов млекопитающих, абсолютное большинство которых возникло в кайнозое. Однако из мезозойских отложений известны остатки представителей, принадлежащих к нескольким отрядам. С раннего мела, а возможно с юры, существуют насекомоядные, со средней юры – сумчатые. В конце мела достаточно достоверно известны представители отрядов Multituberculata, Marsupialia, Insectivora, Condylarthra, Primates, возможно, Chiroptera. Все эти отряды продолжали существовать и в палеоцене. Несколько сложнее обстоит дело со сменой семейств в разных отрядах (табл. 29–32).

Совершенно очевидно, что резких изменений на семейственном уровне как в классе в целом, так и ни в одном из отрядов – нет. В отрядах марсупиалий и насекомоядных имеются небольшие изменения, но они разнонаправленные – в первом из отрядов происходит вымирание двух семейств в дании, а во втором число семейств с дания увеличивается. По другим отрядам, указанным выше, определенных данных нет.

Более или менее сходная картина получается и при анализе данных на родовом уровне (табл. 33–35). Для мультитуберкулят и марсупиалий характерно уменьшение числа родов в дании, для насекомоядных уменьшение родов вполне отчетливое в маастрихте, с дания их число возрастает, но с танета начинается новое уменьшение. В монсе в одном отряде продолжается уменьшение числа родов, начавшееся в дании, в двух – увеличение. Картины сильного общего вымирания в конце мела нет.

РАСТЕНИЯ

Кратко остановимся на истории развития растительного мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Значительное вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя имеется в известковом нанопланктоне (табл. 36). На рубеже мела и палеогена не испытывают изменений в составе родов только 4 семейства, 5 полностью вымирают. Из числа известных родов в маастрихте вымирает 31 род. В указанном выше очерке имеются данные по числу видов, правда не всего мира, а стратотипических разрезов Франции, Бельгии, Нидерландов. В кампане установлено 48 видов, 14 из них вымирают, 5 появляются новых. В маастрихте имелось 49 видов, из них 15 новых. К концу маастрихта вымерло 45 видов и только 4 продолжало существовать в датском веке, где появилось также 15 новых.

Трудно точно судить об истории развития силикофлагеллат, так как они неизвестны из заведомо датских отложений [Глезер, 1977]. Все же вымирание, видимо, происходило, так как из четырех родов, характерных для кампана–маастрихта, в монсе сохранился только 1 род. Достаточно сильные изменения происходят среди харовых водорослей (табл. 37).

Таблица 36

Число семейств и родов известкового нанопланктона в кампане–ипре [по Шуменко, Андреевой-Григорович, Музылеву, 1977]

Семейства	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр
Всего семейств	12	12	6	7	9	8
Всего родов	34–43	36–43	9–16	10–17	14–22	15–29

Таблица 37

Число родов харовых водорослей в кампане–бартоне [по Корде, 1977]

Роды	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютет	Бартон
Всего	16	21	16	14	15	18	14	11

В конце маастрихта вымирает 8 родов, но с начала дания появляются 4 новых, в дании вымирают еще 2 рода. Совершенно неожиданно на этом фоне выглядит история развития дазикладиевых водорослей [Корде, 1977], для которых в кампане известно 17 родов, в маастрихте – 18, дании – 25 и монсе – 28. В маастрихте вымирает только 1 род, остальные переходят в даний, где к ним прибавляются 8 новых рядов. В дании вымирает также только 1 род, в монсе появляются 4 новых – т. е. на рубеже мела и палеогена шло непрерывное увеличение числа родов этой группы. Для высших растений, видимо, также характерно достаточно сильное изменение состава на рубеже мезозоя и кайнозоя. По данным В.А. Вахрамеева и М.А. Ахметьева [1977], в северном полушарии наиболее важные изменения флористического состава происходили на рубеже маастрихта и дания (по южному полушарию достаточно полных материалов пока не имеется). В это время сокращается видовое разнообразие, происходит вымирание ряда родов, имевших широкое распространение в позднемеловую эпоху, впервые появляется значительное число таксонов покрытосеменных. Позже – на рубеже дания и палеоцена идет дальнейшее увеличение видового разнообразия этих таксонов; окончательно вымирают в это время также некоторые меловые реликты, еще существовавшие в датском веке.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ

Прежде всего следует сказать, что вряд ли имеющиеся на настоящий момент сведения о развитии органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя можно признать исчерпывающими. В первую очередь необходимо помнить о неполноте палеонтологической летописи, неполноте, возникающей по разным причинам. Мы далеко не всегда можем проследить все пути усложнения биосферы, своевременно уловить переход больших групп животных к иным условиям существования,и этот переход, т.е. уход из ниш,

в которых группа развивалась ранее, в другие ниши можем принять за вымирание. Колоссальные площади в океане занимает абиссаль. Заселение глубин океана – по современным представлениям – процесс сложный и многоступенчатый. В абиссали и ультрабиссали есть группы и относительно молодые и относительно древние. К сожалению, возраст отдельных компонентов глубоководных фаун определяется только по косвенным данным из-за того, что нам почти неизвестны ископаемые глубоководные фауны (по крайней мере, фауны большинства многоклеточных). Изменение структуры морской биоты в конце мезозоя – начале кайнозоя, которое заняло большой отрезок времени, было связано не только с вымиранием одних групп и появлением других, но и с их перераспределением между разными зонами моря.

Очень интересно в этом отношении рассмотрение некоторых групп морских ежей. В одном из самых многочисленных отрядов – Spatangoida к концу мела (маастрихт) вымирает значительная часть меловых родов одного из двух подотрядов – Meridosternina (рис. 6а); часть родов вымирает в дании–палеоцене. В послепалеоценовых отложениях мы почти не встречаем представителей этого подотряда. Их практически нет и в шельфовой зоне современных морей. Зато в абиссали и батиали они представлены достаточно широко (4 семейства и 13 родов). Преобладающее число видов принадлежит двум семействам Urechinidae и Pourtalesiidae, первые представители которых появились в мелководных бассейнах в самом конце мела (маастрихте) и начале палеогена. Можно предполагать, что переход этих групп к существованию на больших глубинах, требовавшему специфических адаптаций, произошел в эоцене. В области шельфа, начиная с эоцена интенсивно развивался другой подотряд – Amphisternina, существовавший и ранее, но достигший подлинного расцвета в кайнозое (рис. 6, б).

Выше уже упоминалось, что о некоторых группах организмов на рубеже мезозоя и кайнозоя мы почти ничего не знаем. Таковы радиолярии, силикофлагеллаты, диатомовые водоросли, белемноидеи. В некоторых случаях недостаточность наших знаний об истории развития группы связана со строением самих организмов, не сохраняющихся или очень редко сохраняющихся в ископаемом состоянии. В качестве примера можно указать мшанок-ктеностомат, моллюсков-колеоидей (за исключением белемноидей), ряд групп кишечнополостных и т.д.

Следует сказать, что картина изменений будет менее искаженной при рассмотрении таксонов высших рангов. В настоящее время практически невозможно достаточно достоверное решение вопроса о развитии органического мира на видовом уровне на любом рубеже, где можно предполагать значительные изменения условий существования.

Второй причиной, играющей немаловажную роль в данном вопросе, является не всегда достаточная надежность данных о стратиграфическом положении материалов. Не случайно в "Основах палеонтологии", как уже было сказано, в большинстве случаев указана только эпоха существования таксона и редко – век. Нельзя забывать, что во многих старых работах в качестве возраста вида приводится "верхний мел" или "сенон". Такие указания естественно не дают нам возможности судить о точном распределении таксона, а если учесть, что одни авторы включали в сенон маастрихт, а другие – не включали, трудности стоящие при определении времени появления и вымирания формы становятся еще больше.

Еще большая путаница может происходить с учетом остатков организмов из отложений датского яруса. Для части исследователей даний все еще относится к мелу, для части (особенно американских) – к палеогену. Таким образом, он может оказаться и в разделе "верхний мел" без указания яруса и в "палеоцене" также без особых уточнений.

Третьим фактором, весьма сильно осложняющим работу, является субъективность подхода к систематике организмов. В качестве примера можно указать систематику фораминифер, принятую в двух, почти одновременно вышедших руководствах – "Основах палеонтологии" и "Treatise on invertebrate paleontology". В русском руководстве фораминиферы приняты за подкласс, включающий 13 отрядов, в американском – за отряд с пятью подотрядами. Подотряду текстулариин последнего издания соответствуют 5 отрядов в русском руководстве. Имеются расхождения и на семейственном и надсемейственном уровнях. На значительную разницу в понимании таксонов семейственной группы у гастропод любезно указал нам О.В. Амитров. По его данным, надсемейству церитаций в понимании известного специалиста по моллюскам Венца в "Основах палеонтологии" соответствуют 4 надсемейства.

Можно указать примеры разного понимания родов. До настоящего времени не пришли к одному мнению о единстве или самостоятельности родов Teichertia и Deltoido-

nautilus из меловых-палеогеновых наутилоидей, о самостоятельности рода Danaturia из дания. А для группы, где на данном этапе всего 12 родов, 2 рода – достаточно большой процент. Насколько можно судить по литературным данным, совершенно по-разному понимаются многие роды двустворчатых моллюсков (например, Pecten), о сомнительности ряда родов сказано авторами в ряде разделов выпущенных томов "Развитие и смена органического мира...", из которых мы приводили выше цифровые данные.

Таким образом, при оценке событий, происходивших на рубеже, необходимо помнить об известной неполноценности этих данных. Помня об этом, все же приходится констатировать, что на рубеже мезозоя и кайнозоя действительно было значительное вымирание в самых разных классах органического мира. Сильнее всего оно сказалось на видах и родах, значительно слабее на семействах и почти не отразилось на более высоких таксонах. Однако имелись классы, в которых вымирания или совсем не происходило (например, скафоподы), или оно не совпадало по времени с массовым вымиранием в других группах. Так, в некоторых из классов животных основным рубежом, на котором происходила смена таксонов, был не рубеж мела и палеогена, а рубеж раннего и позднего мела (гастроподы, насекомые). Даже там, где наиболее сильное вымирание происходило на принятом рубеже эр, оно шло разными путями. Известны случаи, когда действительно в конце маастрихта происходило исчезновение довольно значительного числа видов и родов, последних в данной группе вообще. В некоторых случаях такое вымирание, однако, шло очень постепенно и в конце маастрихта вымирало небольшое число последних представителей (аммоноидеи, иноцермы), или довольно значительное количество, но имевших ограниченное распространение (динозавры). В большинстве случаев значительное вымирание могло охватить только часть крупных таксонов класса, а в других оно было незначительным или даже не происходило вовсе (мшанки, головоногие). Достаточно характерна неодновременность вымирания разных таксонов на всей территории их обитания (тригонии, аммоноидеи, черепахи).

Различна судьба групп, уцелевших от вымирания, и в палеогене. В некоторых случаях вымирание, начавшееся в маастрихте, растянулось на даний и начало палеоцена (брахиоподы, морские лилии, фораминиферы в целом), и лишь с начала эоцена начинался бурный расцвет группы, в других (мшанки-хейлостоматы) – увеличение числа таксонов начиналось с начала палеоцена, в третьих (морские ежи) – в дании и палеоцене создавался особый "переходный комплекс", а с эоцена значительно увеличивалось таксономическое разнообразие группы и она окончательно приобретала кайнозойский облик.

Совершенно различно в этих случаях могла идти и смена таксонов. В одних случаях действительно происходило не только вымирание, но и реальное уменьшение общего числа таксонов, как это имело место у головоногих моллюсков, у планктонных фораминифер. В других – число высших таксонов (семейств) практически не менялось или даже возрастало, но происходила бурная смена подчиненных таксонов (родов) за счет вымирания одних и появления других.

Таким образом, картина смены органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя в целом исключительно сложна. Можно лишь констатировать, что на протяжении времени с кампане по танет включительно действительно шло очень сильное изменение состава большинства групп, сопровождавшееся, иногда полным вымиранием отдельных, довольно крупных ветвей. В большинстве классов полная перестройка завершилась к эоцену, когда наблюдалась новая усиленная вспышка формообразования, значительное увеличение таксонов разных рангов – от видового до семейственного, и фауна в целом окончательно приобрела кайнозойский облик.

Интересно проследить, были ли такого рода вымирания на других отрезках существования органического мира на протяжении фанерозоя. Внимательный анализ графиков, приведенных в работе Г.П. Леонова (1973), показывает, что пики расцвета и вымирания в развитии разных групп органического мира на протяжении фанерозоя были неоднократно. Иногда эти пики не уступали таковым в конце мезозоя. Так, для морских лилий минимумы в числе семейств показаны на рубежах поздней перми и триаса, раннего и среднего триаса, среднего и позднего триаса, триаса и юры [Леонов, 1973, рис. XII–I]. В классе головоногих вымирание таксонов семейственного ранга было очень значительным на рубежах перми и триаса, триаса и юра, причем последнее не уступает изменениям, происшедшим на рубеже мела и палеогена [Леонов, 1973, рис. XII–8]. Если взять беспозвоночных в целом [Леонов, 1973, рис. XII–18], то наиболее сильное сокращение числа семейств приходится на рубежи перми и триаса и триаса и юры. Несколько пиков хорошо видно в развитии тетрапод. Наименьшее число семейств среди них оказалось на

рубежах девона и карбона, перми и триаса, триаса и юры, мела и палеогена. Имеются пики, отражающие возрастание разнообразия и уменьшение его и на отрядном уровне. Для отрядов беспозвоночных минимальные показатели приходятся на рубежи девона–карбона, перми–триаса, триаса–юры; мела–палеогена.

Очень интересны графики в работе Н.В. Валентайна, опубликованной одновременно со сводкой Г.П. Леонова [Valentine, 1973]. Автор составил их для морских шельфовых беспозвоночных с хорошо сохраняющимся скелетом. На графиках отчетливо видно, что наименьшее число классов и отрядов [фиг. 9–4] отмечалось на рубеже перми и триаса. Уровень отрядов еще имел тенденцию к новому повышению, достигшему нового максимума в мелу, после чего наступил новый, правда, незначительный, спад. Уровень классов остался тем же, каким он стал после вымирания на рубеже палеозоя–мезозоя. Если сравнить кривые для вымирания и появления отрядов во второй половине мезозоя, то также оказывается, что эти события значительно уступают таковым, характерным для перми и триаса. Пожалуй следует добавить, что максимальное число отрядов появилось вообще в раннем палеозое (ордовик и силур), а максимальное вымирание отрядов было в перми.

На уровне семейств (фиг. 9–5) самое сильное уменьшение их общего числа также зарегистрировано в перми. Далее кривая числа семейств неуклонно растет и достигает максимума (значительно превышающего уровень этих таксонов в палеозое) в начале кайнозоя. Кривые появления и исчезновения семейств действительно показывают, что значительное вымирание произошло в конце мела, но в это же время произошло появление новых семейств, причем в большей степени, чем вымерло, что и обусловило общий ход кривой вверх. Больший уровень появления новых таксонов этой группы был достигнут только в ордовике (а вымирание – в ордовике, начале девона и перми).

Можно привести и некоторые данные в абсолютных цифрах и процентах. Как уже было сказано выше, в маастрихте вымерло 11 семейств аммоноидей. Однако на рубеже нория и рэта прекратило существование 20 семейств этой группы, или 80% всех известных тогда аммоноидей, на рубеже плинсбаха и тоара – 50% (из 13 семейств, существовавших в плинсбахе, в тоаре осталось 6). (Данные взяты по рисункам в Treatise on invertebrate paleontology, 1957). Достаточно интересные данные имеются по отряду Nautilida. После раннего карбона сохранилось только 30%, известных тогда родов наутилид, после поздней перми также 30, на рубеже триаса и юры осталось только 3% родов, число родов наутилоидей, известных в мелу, только на 50% сохранилось в палеогене и, наконец, в неогене осталось 30% родов, известных в палеогене. Как хорошо видно, вымирание в конце мезозоя было отнюдь не самым сильным в истории этого отряда.

Весьма впечатляющие цифры можно привести по пресмыкающимся [подсчитано по "Основам палеонтологии", 1964]. В позднем триасе было известно 39 семейств этого класса. Из них не пересекли рубежа триаса и юры 31 (80%). В конце мела существовало уже 63 семейства, из которых 39 неизвестны в палеогене (63%).

Следует думать, что при внимательном анализе событий, разыгрывавшихся в перечисленных группах на указанных рубежах, также можно было бы показать очень сложную смену таксонов, а не простое массовое вымирание непосредственно на рубеже.

Исключительно интересные данные по современной нам эпохе имеются в "Красной книге" [Фишер, Саймонт, Винсент, 1976]. С 1600 по 1969 г. с лица Земли исчезло 63 вида млекопитающих (1,2%), а 120 видам (2,84%) грозит исчезновение. Вымерло 94 вида птиц (1,09%), а 187 видов под угрозой вымирания. Кроме того, вымерло 64 подвида млекопитающих и 164 подвида птиц, а 200 подвидов первых и 287 – вторых находятся под угрозой исчезновения. В итоге получается, что за 400 лет перестала существовать 1/100 часть высших животных и 1/40 часть – в опасности. Если мы возьмем отдельные отряды млекопитающих, то показатели окажутся более высокими. В отряде сирен вымирание равно 20% видов, непарнокопытных – 11, сумчатых – 8, насекомоядных – 2,6, парнокопытных – 2,1, ластоногих – 3%. Создается впечатление, что если за четыреста лет могли произойти такие изменения, то за значительно большие сроки, которыми обычно оперируют геологи, ряд отрядов вымрет полностью. Вероятно, вполне естественно может возникнуть возражение, что процесс вымирания был ускорен вмешательством человека.

Безусловно, нельзя полностью объяснять события прошлого, только применяя данные о современных событиях, актуализм дает нам лишь модель событий, возможные

пути их развития, но не исключает и процессов, с которыми нам не приходится сталкиваться на практике в наши дни или которые сейчас имеют второстепенное значение. Можно назвать хотя бы некоторые причины, которые могли играть значительную роль в изменении органического мира прошлого. Вероятно, на первое место следует поставить трансгрессии и регрессии, охватывавшие то большие, то меньшие районы Земного шара. Как известно, наиболее населенной зоной океана является шельф. Поэтому увеличение или уменьшение площади шельфа, безусловно, должно было вести к расцвету тех или иных групп, или к их уменьшению, к обострению конкурентной борьбы за местообитания, к поискам новых жизненных ниш и уходу из уже привычных и т.д.

Выше уже упоминалось о судьбе морских ежей – подотряда Meridosternina, последние представители которого известны в области эпиконтинентальных морей конца мела – начала палеогена, почти неизвестны в мелководных послепалеоценовых отложениях и в шельфовой зоне современных морей, но достаточно хорошо представлены в батиали и абиссали. В шельфовой зоне морей с палеоцена и особенно с эоцена интенсивно развивается другой подотряд отряда Spatangoida–Amphisternina, который фактически полностью вытесняет с мелководья представителей первого подотряда [Соловьев, 1974], что резко отражается и на числе известных нам таксонов (рис. 6).

На рубеже мела и палеогена появились морские ежи семейства Echinometridae. Представители этой небольшой по объему, но очень своеобразной группы, приурочены, главным образом, к тропической зоне и являются обитателями коралловых рифов [Соловьев, 1980]. Эхинометриды прекрасно приспособлены к жизни на рифах. Среди них есть формы, обитающие в пустотах кораллового известняка и между колониями кораллов (Heterocentrotus), есть сверлильщики (Echinometra, Echinostrephus), изрешечивающие громадные площади твердого и являющиеся, таким образом, мощными деструкторами рифов.

Не совсем ясно, когда эта чисто кайнозойская группа начала играть значительную роль в рифовых биоценозах, т.е. когда она стала доминирующей – основные роды известны пока только по современным представителям, некоторые – с олигоцена и миоцена. Но первые представители появились в палеоцене и, по-видимому, тогда они начали вытеснять с рифовых биотопов некоторые группы мезозойских правильных морских ежей.

Дифференциация и специализация в классе морских ежей привели к появлению в палеоцене и к расцвету начиная с эоцена очень своеобразной группы – отряда Clypeasteroida (плоские морские ежи). Клипеастероиды обладают весьма необычным способом питания. Они являются сестонофагами – новый для этого класса экологический тип (очень яркий пример изменения в цепи питания). Причина появления и расцвета этой специфически кайнозойской группы, играющей важную роль в биоценозах шельфа кроется не только в особенностях развития предков этой группы, но и в появлении той экологической ниши, которую они оказались способными освоить, отсутствием в ней серьезных конкурентов, трофическими особенностями грунтов и толщи воды и т.д. Резкое преобладание грубых и терригенных грунтов на дне моря в некоторые эпохи кайнозоя по сравнению с позднемеловой эпохой (когда на огромных пространствах происходило накопление тонких карбонатных илов), приведшее к перераспределению и изменению характера биотопов на шельфе, явилось следствием орогенических движений, изменения климата и других факторов.

Интересно, что, по-видимому, к рубежу мела и палеогена приурочено возникновение некоторых глубоководных групп брахиопод [Макридин, Кац, Камышан, 1975] и морских лилий. Выше уже было сказано, что проблема возникновения глубоководных фаун является одним из интереснейших вопросов становления современного органического мира, и эта проблема теснейшим образом связана с проблемой вымирания, или точнее, исчезновения ряда групп из поля зрения палеонтологов.

Вероятно, довольно сложной была причина гибели аммоноидей. Обычно считают, что в гибели головоногих виноваты костистые рыбы. Вполне возможно, что они свою роль сыграли, уничтожая главным образом икру и молодь аммоноидей. Однако нельзя забывать и другой возможной причины. Аммоноидеи очень резко отличаются от представителей отряда Nautilida, существовавшего одновременно с ними с девона до мела и продолжающего существовать ныне, исключительно мелкими юными особями ("личинками"). Надо думать, что юные "наутилоиды", достигавшие размера 20–25 мм и достаточно похожие на своих родителей, были значительно лучше приспособлены к различным незначительным изменениям условий обитания, как абиотическим, так и био-

тическим, чем "личинки" аммоноидей. Вполне вероятно, что достаточно сильное сокращение шельфовых морей и удобных мелководий, связанное с регрессией, в конце мела было не менее важной причиной гибели аммоноидей, чем расцвет рыб.

Приходится иметь в виду, что нам далеко не всегда ясны особенности биологии вымерших форм, а без этого решение многих вопросов остается на уровне предположений. Прекрасным примером являются те же головоногие моллюски. После вымирания аммоноидей уже в палеоцене возникает своеобразный род наутилоидей – Aturia, во многом копирующий аммоноидей, и, даже более того, совершенно определенную их группу – климений. Перегородочная линия атурий такая же, как у некоторых климений, сифон занимает совершенно дорсальное положение, как и у климений. Более того, у атурий самый маленький из всех мезокайнозойских наутилоидей первый оборот раковины, по размерам которого мы обычно судим о размерах юной особи, вышедшей из яйца. В этом отношении атурии в какой-то степени также приближаются к аммоноидеям. Интереснейшим и очень резким отличием атурии как от климений, так и от всех мезокайнозойских наутилоидей является строение сифона, очень отдаленно напоминающего сифонные аппараты раннепалеозойских головоногих. Мы говорим так подробно об атурии и ее особенностях потому, что этот род получил очень широкое распространение в палеогене–миоцене и включал, по некоторым данным, до 50 видов. Затем он исчез бесследно. Что способствовало столь успешному развитию атурий, что вызвало потом их быструю гибель? Было ли связано это с исчезновением аммонитов или нет? Что дало этой группе своеобразное копирование древних аммоноидей? На эти вопросы ответа нет, но совершенно ясно, что причина во взаимосвязях разных групп, а не во влиянии абиотических факторов.

Не менее интересный вопрос представляют и взаимоотношения разных групп аммоноидей друг с другом, взаимосвязь отдельных групп с конкретными условиями обитания и т.д. Можно привести исключительно интересный пример сложности этих взаимосвязей, правда на аммоноидеях не "последних дней их существования", а более древних.

Среди аммоноидей видное место занимал отряд филлоцератид. Как выше уже было сказано, он благополучно существовал до маастрихта вместе с другими отрядами этой группы. Своеобразием филлоцератид, по сравнению с литоцератидами и аммонитидами, была его необычайная устойчивость – отсутствие смены таксонов на семейственном и родовом уровне практически на протяжении всего позднего мела. Причина "устойчивости" не очень ясна. Интереснейшие факты из истории развития этой группы удалось установить совсем недавно В.В.Друщицу и М.В.Кнориной [1980], изучавших морфогенез представителей рода Phyllopachyceras из берриаса полуостровов Таймыр и Пахса (ранее филлоцератиды были хорошо известны только из средиземноморской области). Авторам удалось установить, что бореальные представители филлоцератид отличаются от юных рядом особенностей: более крупным протоконхом, более широким сифоном и несколько иным его положением на ранних стадиях развития и некоторыми другими особенностями строения раковины. Интересно, что такая сильная перестройка ряда особенностей в строении организма, видимо связанная с некоторыми изменениями и в его физиологии, не повела к существенным переменам в строении перегородочной линии, считающейся основным звеном в эволюции аммоноидей. Возможно, что эти изменения были связаны с жизнью в морях другого пояса, и что именно удивительная приспособляемость филлоцератид и была причиной "устойчивости" группы.

С изменением условий существования связывает Л.А.Вискова (1980) те значительные и сложные изменения в классе мшанок, которые произошли на рубеже мела и палеогена. Они связаны не только с глубиной обитания, но и составом пищи (микропланктона), газовым, солевым, температурным и гидродинамическим режимами, а также с составом осадков, микрорельефом дна и другими абиотическими и биотическими факторами.

В настоящее время в литературе, в том числе и популярной, очень большое внимание уделяется проблеме накопления в воздухе углекислоты в результате сжигания огромного количества каменного угля и нефти. Обсуждается возможность влияния этого процесса на климат земли, на таяние полярных льдов и т.д. Не исключено, что в какой-то степени сходные процессы могли быть и в прошлом, только конечно не за счет сжигания, а за счет выделения углекислоты при оживлении вулканической деятельности, при массовых излияниях лав из трещин и т.д. Даже незначительные изменения температуры поверхностных вод в тех или иных районах Мирового океана могли губительно сказаться на обитателях, в первую очередь на молоди различных беспозво-

ночных, проходивших здесь свое развитие. Если принять во внимание, что группа уже могла идти по пути сокращения ареала в течение долгого времени, то такое изменение условий обитания в последнем убежище могло оказаться роковым.

Скорее всего, к гибели группы приводил комплекс причин, и не какая-либо одна. Исключительный интерес всегда вызывала и продолжает вызывать гибель динозавров. Она обсуждается и в научной и в популярной литературе. Пожалуй, трудно найти фактор, который не признавался бы причиной гибели динозавров (вытеснение млекопитающими, изменение температуры, отравление изменившимися растениями, нарушение обмена веществ, трансгрессии и регрессии, космические факторы и т.д.). Достаточно подробно они перечислены и кратко рассмотрены в работе А.К.Рождественского [1978]. Автор показывает сложность проблемы, несостоятельность ряда теорий и приходит к выводу, что гибель динозавров не была одноактным катастрофическим процессом. Уменьшение числа таксонов шло в течение длительного времени. Оно сопровождалось уменьшением ареала и, в конечном счете, динозавры вымерли. По мнению А.К.Рождественского, намечается явная связь между горообразованиями, изменениями береговой линии, уменьшением или увеличением зон, пригодных для обитания динозавров. По-видимому, эти процессы могли быть практически незаметными, так как не всегда отражались на других группах, обитавших в тех же районах.

Как указывает В.Б.Суханов [1978] одной из интересных в этом отношении групп являются черепахи. Анализ остатков этих животных из отложений интересующего нас отрезка времени показывает как наличие преемственности этих фаун, так и относительную неизменность условий их существования. Таким образом, вряд ли незначительные изменения условий существования могли явиться причиной гибели другой большой группы организмов (динозавров), обитавшей совместно с первыми.

В ряде случаев первостепенную роль играла взаимосвязь разных групп органического мира, иногда очень удаленных друг от друга в систематическом отношении. Цепи коэволюционных связей могли быть самыми неожиданными. Не вызывает сомнения, что адаптивная радиация копытных, столь характерная для кайнозоя, связана с широким распространением травянистых степей, в свою очередь связанных с изменениями климата и закономерностями эволюции покрытосеменных растений. Достаточно ясна связь исторического развития насекомых с эволюцией покрытосеменных. Развитие насекомых, являвшихся одним из очень заметных компонентов биосферы, имело большое значение для развития ряда групп животных [Родендорф, 1970] и, безусловно, влияло на успешность развития некоторых групп растений [Жерихин, 1978]. Пути влияния растений на развитие фауны на примере позднемезозойских насекомых достаточно убедительно показаны Н.С.Калугиной [1974]. Высказано предположение, что широкое распространение листопадной флоры привело к сильной эвтрофикации водоемов, а это послужило причиной смены экологических комплексов водной энтомофауны. Позже тот же автор сделал попытку выявить возможные связи в развитии прибрежной водной растительности и морской фауны [Калугина, 1976].

Нет никакого сомнения, что имелся ряд факторов и общепланетарного характера, факторов абиотических, которые так или иначе должны были сказаться на судьбе разных групп органического мира, иногда непосредственно мешая или способствуя развитию тех или иных групп, иногда путем нарушения устоявшихся биоценотических связей.

Можно указать несколько достаточно важных событий. Намечается совершенно определенная коррелятивная связь между количеством семейств бентосных организмов и конфигурацией континентов [Москвин, 1979]. Наименьшее число семейств совпадает с пермо-триасовым соединением ряда континентов в единый, начало значительного возрастания числа семейств приходится на триасово-юрское расширение Тетис. Наконец, с мел-палеогеновым распадом Гондваны и образованием Атлантического океана совпадает максимум числа семейств. Безусловно, это объясняется уменьшением и увеличением площади шельфовых морей, столь благоприятных для жизни морских организмов.

До настоящего времени не вполне ясны особенности палеогеографии позднего мела и условия, в которых могли образоваться огромные залежи писчего мела, столь характерного для этой эпохи. По этому поводу высказывалось много различных предположений, но окончательно вопрос еще не выяснен. Вне всякого сомнения это одна из характернейших особенностей интересующего нас времени и "аналогии условий седиментации, приведших в позднемеловую эпоху к накоплению на континентах писчего

мела, неизвестны ни в современных морях и океанах, ни в бассейнах других периодов и эпох" [Найдин, 1979, с. 51]. Вполне вероятно, что своеобразие условий эпиконтинентальных морей того времени и должно было сильно сказаться на образе жизни самых разных групп организмов.

В связи с этим небезынтересно будет привести слова, принадлежащие М.М.Москвину. "Р.В.Фейбридж устанавливает в истории Земли несколько геохимических революций, резко отражавшихся на осаждении карбоната кальция, и пятую из них приурочивает к меловому периоду. Он характеризует поздний мел как время необычайно широкого распространения выделяющих известь пелагических организмов (кокколитофорид, фораминифер), в результате жизнедеятельности которых образовалась формация белого мела. Такой расцвет этих организмов свидетельствует, что парциальное давление CO_2 было низким, а поверхностные воды океанов были перенасыщены $CaCO_3$" [Москвин, 1979, с. 87].

В этой же работе М.М.Москвина достаточно детально рассмотрена еще одна очень интересная особенность в образовании отложений мелового периода. Дважды за период, а именно в апте–альбе и сеномане–туроне широко распространены лишенные остатков донной фауны темноокрашенные битуминозные, нередко листоватые прослои [Москвин, 1979]. По мнению авторов, работы которых рассматривает Москвин, такие отложения могли возникнуть в условиях кислородной недостаточности океанов.

Выше уже было сказано, что на разных группах организмов по-разному должны были сказываться колебания температуры вод океана, которые происходили в мелу. На графике палеотемператур Европы по белемнитам, приведенном в работе Москвина [1979, рис. 2] отчетливо видно резкое понижение ее на рубеже альба и сеномана, повышение в коньяке–сантоне и новое понижение в маастрихте, правда, не столь значительное, как в сеномане. Как пишет М.М.Москвин, на Русской платформе, в Крыму, Закаспии и Зауралье сеноманский минимум и оптимум в середине позднего мела не подтверждаются [1979, с. 89].Видимо, надо иметь в виду и тот факт, что палеотемпературы по остаткам скелетных организмов дают только температуру конкретного местообитания данного организма и делать обобщающие выводы можно только на основании очень большого числа анализов представителей разных групп, для которых имеются достаточно ясные данные об их образе жизни, времени интенсивного роста скелета и т.д. Но так или иначе температурные изменения вод океана сбрасывать со счета полностью нельзя.

Имеется, возможно, и еще некоторое число причин более или менее планетарного масштаба, которые могли влиять на развитие органического мира. Этим вопросам всегда уделялось достаточно много внимания не только в научной, но и в научно-популярной литературе, а в последнее время число таких работ возросло еще более.

Достаточно велико и число работ в которых отстаивается возможность влияния различных внеземных факторов (вспышки сверхновых, падение большого метеорита или встреча с кометой и т.д.). Рассматривать их, равно как и все теории о "причинах земного происхождения" не входит в нашу задачу – это прекрасно сделано в уже указанных нами работах Л.Ш.Давиташвили [1969] и Л.К.Габуния [1969], а обзор новейших взглядов должен быть сделан в специальном очерке. Скажем только, что исключать полностью самый факт внеземных причин на каком-то этапе или этапах развития Земли и органического мира, безусловно нельзя. В пользу этого говорят интересные сообщения о повышенном содержании иридия в пограничных мел–палеогеновых отложениях, имеющиеся в нескольких статьях. Пожалуй, наиболее интересным является сообщение об очень большом повышении иридия в пограничных отложениях Сев. Америки, Европы, Австралии, т.е. ряда регионов весьма удаленных друг от друга [Rawis, 1980]. Думается, однако, что даже при наличии таких событий не они были решающими в судьбе больших групп животных и растений. Воздействие сильного внеземного фактора должно было бы более или менее одинаково сказаться на родственных группах организмов, ведущих сходный образ жизни. На деле этого нет. Как мы старались показать в настоящем очерке развитие разных групп шло очень сложно – одни могли вымирать, родственные им – оставаться, у одних этот процесс шел быстро, у других медленно. Иногда вымирание сопровождалось появлением новых таксонов в родственных группах, иногда – нет. Скорее всего, внеземные факторы (имеются в виду внезапные экстраординарные события) могли несколько изменить ход развития тех или иных биологических комплексов, возможно на довольно большой территории, повести к локальному уничтожению организмов, но вряд ли более.

Нет никакого сомнения, что проблемой этапности развития органического мира, проблемой вымирания групп организмов будут заниматься еще многие годы и, вероятно, даже в большем масштабе, чем до настоящего времени. Во-первых, идет непрерывный процесс накопления новых научных знаний, который позволяет глубже подойти к решению старых проблем. Во-вторых, человечество все яснее понимает важность проблемы сохранения биосферы, а изучение процессов ее становления, как уже было сказано, безусловно, важно для понимания возможных путей ее развития в будущем.

Именно этим, видимо, и объясняется, что в последнее время вопросами развития биосферы в прошлом начинают заниматься не одиночки, а достаточно большие и сильные коллективы. Мы уже говорили об интересной работе, опубликованной группой ученых в Северной Америке. Пять томов сводки по развитию органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя подготовлено и опубликовано большим коллективом отечественных ученых, итоги работы которых и изложены в настоящем очерке. Наконец, уже тогда, когда все книги нашей сводки были сданы в издательство, в Дании состоялся симпозиум, также посвященный событиям на том же рубеже. В двух томах тезисов докладов, сделанных на симпозиуме учеными из разных стран [Cretaceous–tertiary Boundary events, 1979], изложены материалы по разным регионам, так и по развитию отдельных групп (планктонные фораминиферы, динофлагеллаты, известковый нанопланктон, морские ежи, гастроподы, харофиты и некоторые другие) и общим закономерностям развития органического мира на этом рубеже. Из приведенных графиков достаточно хорошо видно, что, действительно, в большинстве случаев упадок в развитии группы происходит на рубеже мела и палеогена (в указанных томах мел кончается маастрихтом). Значительный новый расцвет приходится на эоцен. Однако в деталях процесс шел по-разному. Исключительно интересно, что у ряда групп после расцвета в эоцене опять начинается значительное сокращение.

Подводя итог всему сказанному мы должны сделать следующие выводы.

1. На рубеже мезозоя и кайнозоя действительно происходило вымирание отдельных таксонов высокого ранга, в большинстве же случаев вымиранием были охвачены родовая и видовая группы и значительно в меньшей степени – семейственная.

2. В большинстве случаев вымирание не было внезапным, этот процесс был достаточно длительным, в разных группах шедший с разной скоростью и выражавшийся иногда в реальном уменьшении числа таксонов в группе, иногда же в смене одних таксонов другими при почти неизменной общей численности группы.

3. Весь процесс перестройки мезозойской биосферы на кайнозойскую растянулся с кампана по палеоцен включительно. С эоцена начался быстрый расцвет большинства групп, и биосфера стала типично кайнозойской.

4. Считать этот процесс катастрофическим нет никаких оснований. Такие события в ряде групп происходили в течение фанерозоя неоднократно и, как и на рубеже мезозоя и кайнозоя, в достаточной степени асинхронно.

5. Все указанные явления нельзя объяснить какой-либо одной причиной. Судя по всему на каждую группу действовал комплекс абиотических и биотических факторов, огромную роль играла взаимосвязь и взаимозависимость групп, единство всей биосферы, каждое сильное нарушение которой вызывало цепную реакцию, приводившую к изменению даже в тех ее компонентах, на которые само изменение непосредственно влиять не могло.

6. Всестороннее изучение современной биосферы поможет понять возможные причины изменения биосферы прошлого, в свою очередь детальное изучение изменений биосферы прошлого может помочь в предвидении судеб современной биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А.С. Верхнемеловые усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) европейской части СССР и сопредельных районов. М., 1979, с. 1–24.

Амитров О.В. О коллективной работе по изучению развития брюхоногих моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. – В кн.: Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Автореф., докл. Сб. пятый. Л.: Наука; 1975, с. 177–179.

Амитров О.В., Бланк М.Я. и др. Класс Gastropoda. Брюхоногие моллюски. – В кн.: Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 72–123,

Беляева Е.И., Решетов В.Ю., Трофимов Б.А Класс Mammalia. Млекопитающие. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 103–123.

Беляева Н.Г. Подкласс Asteroidea. Морские звезды. – В кн.: Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980, с. 98–115.

Белякова Г.М., Бойкова Н.Н. и др. Класс Bivalvia. Двустворчатые моллюски. – В кн.: Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 5–71.

Бланк М.Я., Джалилов М.Р. Об особенностях развития морских меловых брюхоногих моллюсков в пределах СССР. – В кн.: Палеонтологические исследования на Украине: (Материалы 1-й годич. сессии Укр. палеонтол. о-ва, Киев, 1978). Киев, 1980, с. 177–184.

Вахрамеев В.А., Ахметьев М.А. Высшие растения по данным изучения листьев. – В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977, с. 39–65.

Вискова Л.А. Тип Bryozoa. Мшанки. – В кн.: Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980, с. 4–21.

Вулых П.Е. Подкласс Synaptosauria. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 45–48.

Габуния Л.К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 234 с.

Глезер З.И. Силикофлагеллаты (кремневые жгутиковые водоросли). – В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977, с. 22–25.

Гликман Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248 с.

Гончарова И.А. Скафоподы позднего мела–палеоцена. – В кн.: Моллюски, их система эволюция и роль в природе. Автореф., докл. Сб. пятый. Л.: Наука, 1975, с. 186–187.

Гончарова И.А. Класс Scaphonoda Скафоподы. – В кн. Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 124–135.

Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 488 с.

Данильченко П.Г. Надотряд Teleostei. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 18–44.

Друщиц В.В., Кнорина М.В. Морфогенез бореальных представителей рода Phyllopachyceras и общая характеристика филлоцератид (Ammonitea). – Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология, 1980, № 6, с. 37–45.

Ефимов М.Б. Надотряд Crocodilia. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 53–56.

Ефимов М.Б. Надотряд Pterosauria. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 82–83.

Ефимов М.Б. Подкласс Lepidosauria. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 49–51.

Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 165).

Жерихин В.В. Класс Insecta. – В кн.: Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980, с. 40–97.

Заклинская Е.Д. Покрытосеменные по палинологическим данным. – В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977, с. 66–119.

Калугина Н.С. Эвтрофирование как одна из возможных причин перестройки водных биоценозов в конце мезозоя. – В кн.: Антропогенное эвтрофирование водоемов. Тез. докл. на 1-м Всесоюз. симпоз. по антропоген. эвтрофированию водоемов. Борок, 1974, с. 137–139.

Калугина Н.С. О возможных путях связи исторических перестроек морской фауны с изменением растений. – В кн.: Тез. докл. XXII сессии ВПО. Л., 1976, с. 31–35.

Кац Ю.И. Развитие брахиопод на рубеже мела и палеогена. – В кн.: Совещание по теме "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" (апрель 1972 г.): Тез. докл. и методические материалы. М.: Наука, 1972, с. 27–28.

Козлова Г.Э. Подкласс Radiolaria. Радиолярии. – В кн.: Развитие и смена простейших, ки-

шечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 27–51.
Кордэ К.Б. Дазикладиевые водоросли. – В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977, с. 31–38.
Кордэ К.Б. Харовые вородосли. – В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977, с. 26–30.
Красилов В.А. Роль палеонтологии в развитии естествознания. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 1979, 54, № 1, с. 71–80.
Кузьмичева Е.И. Класс Anthozoa. Коралловые полипы. – В кн.: Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 51–74.
Курочкин Е.Н. Состояние и задачи палеорнитологии. – Тр. Палеонтол. ин-та, 1971, т. 130, с. 347–353.
Леонов Г.П. Основы стратиграфии. М.: Изд-во МГУ, 1973. Т.1. 530 с.
Макридин В.П., Кац Ю.И., Камышан В.Н. Этапы развития мезозойских и кайнозойских брахиопод. – В кн.: Совещание по проблеме "Этапность в развитии органического мира": Тез. докл. М.: Наука, 1975, с. 38–42.
Макридин В.П., Кац Ю.И., Камышан В.Н., Попов А.М., Лапчинская Л.В., Смыслова Л.И., Тхоржевский Э.С., Кокунько В.К. О значении исследования структуры и вещественного состава раковин, палеоэкологии и хорологии мезозойских и кайнозойских брахиопод. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новое о фауне. М.: Наука, 1975, с. 109–116.
Маслакова Н.И. Некоторые особенности развития глоботрунканид. – В кн.: Совещание по проблеме "Этапность в развитии органического мира". Тез. докл. М.: Наука, 1975, с. 63–65.
Маслакова Н.И. Подкласс Foraminifera. Фораминиферы. – В кн.: Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 4–26.
Морозова В.Г. Стратиграфия датско-монтских отложений Крыма по фораминиферам. – Докл. АН СССР, 1959, т. 124.
Морозова В.Г. Зональная стратиграфия датско-монтских отложений СССР и граница мела с палеогеном. – В кн.: Граница меловых и третичных отложений: Докл. сов. геологов на Междунар. геол. конгр., 21-я сессия. Пробл. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 83–100.
Морозова В.Г. Датско-монтские планктонные фораминиферы юга СССР. – Палеонтол. журн., 1961, № 2.
Москвин М.М. Биогеография позднего мела. – В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. М., 1979, т. 9, с. 87–124.
Москвин М.М., Соловьев А.Н., Эндельман Л.Г. Класс Echinoidea. Морские ежи. – В кн.: Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980, с. 116–167.
Найдин Д.П. Проблема границы мела и палеогена в современной литературе. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 1972, 47, № 3, с. 53–67.
Найдин Д.П. Позднемаастрихтские белемнителлиды Евразии. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новое о фауне. М.: Наука, 1975, с. 91–108.
Найдин Д.П. Граница мела и палеогена. – В кн.: Границы геологических систем. М.: Наука, 1976, с. 225–258.
Найдин Д.П. Актуализм. Актуогеология. Актуопалеонтология. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 1979, 54, № 2, с. 49–63.
Николаева И.А. Подкласс Ostracoda. – В кн.: Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980, с. 24–39.
Основы палеонтологии. Членистоногие. Трилобитообразные и ракообразные. М.: Госгеолтехиздат, 1960. 515 с.
Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., Наука, 1964. 721 с.
Парамонова Н.П. Геологическая история класса Bivalvia на рубеже мезозоя и кайнозоя. – В кн.: Совещание по проблеме "Этапность в развитии органического мира": Тез. докл. М.: Наука, 1975, с. 78–80.
Пастернак С.И. Семейство Serpulidae Серпулиды. – В кн.: Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981, с. 74–77.
Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980. 176 с.
Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978. 136 с.
Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981. 142 с.
Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981. 83 с.
Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977. 130 с.
Родендорф Б.Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных. – Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 1–18.
Рождественский А.К. Надотряд Dinosauria. В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 57–81.
Салоп Л.И. О связи оледенений и этапов быстрых изменений органического мира с космическими явлениями. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 1977, 52, вып. 1, с. 5–32.
Соловьев А.Н. Закономерности эволюции морских ежей подотряда Meridosternina и происхождение глубоководных семейств Urechinidae и Pourtalesiidae. – В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Материалы Советско-японского симпозиума. Владивосток, 1974, с. 147–150.
Соловьев А.Н. О морских ежах коралловых рифов. – В кн.: Палеонтология: Материалы научных заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977–1978 гг. М.: Наука, 1980, с. 93.
Суханов В.Б. Подкласс Testudinata. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 84–102.
Фишер Д., Саймонт Н., Винсент Д. Красная книга. М.: Прогресс, 1976. 477 с.
Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. О некоторых вопросах этапности развития органического мира. – В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 5–16.
Шуменко С.И., Андреева-Григорович А.С.,

Музылев Н.Г. Известковый нанопланктон. – В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977, с. 5–21.

Cretaceous-tertiary boundary events Symposium/Ed. by W.Kegel Christensen a. Tove Birkelund. Univ. of Copenhagen, 1979, I. II. Proceedings, p. 1–250. III. Proceedings Addendum, p. 251–262.

Hancock J.M. Some cretaceous-tertiary marine faunal changes. L., 1967, p. 91–104.

Jeletzky J.A. Comparative morphology, phylogeny and classification on fossil Coleoidea. Univ. Kansas Paleontol. Contrib., 1966. 162 p.

Luterbacher H.P., Premoli Silva I. Biostratigrafia del limite Cretaceo-Terziario nell 'Appenino Centralo. 1 Riv. ital. paleontol., 1964, vol. 70, N 1, p. 67–128.

Müller A.H. Regelhafte und systemgebundene Verlagerung der Formenmaxima sich stammesgeschichtlich ablösender gleichrangiger Taxa, zweiter Nachtrag. – Biol. Zentr.-Bl., 1974, Bd. 93, S. 256–288.

Rama Rao L. The problem of the Cretaceous-Eocene boundary. – Curr. Sci., 1950, vol. 19, N 2.

Rasmussen H.W. Articulata. – In: Treatise on invertebrate paleontology. Part T. Echinodermata 2. Crinoidea. 1978, vol. 3, p. 813–1027.

Rawis R.L. Iridium probides clue to dinosaurs extinction. – Chem. and Eng. News, 1980, vol. 58, N 25, p. 40–47, 43, 45.

Russell D.A. The biotic crisis at the end of the cretaceous period. – In: Cretaceons-tertiary exctinctions and possible terrestrial causes by the K–TEC group. – Syllogeus Nat. Mus. Natur. Sci., 1977, N 12, p. 11–24.

Treatise on invertebrate paleontology. Pt. L.: Geol. Soc. Amer. a. Ubiv. Kansas press, 1957. 490 p.

Valentine I.W. Evolutionary paleoecology of the marine biosphere. Englewood Cliffs (N.J.): Prentice-Hall, Inc., 1973. 511 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3
Беспозвоночные 7
Позвоночные 22
Растения 28
Некоторые аспекты развития органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя 28

Виктор Николаевич Шиманский, Андрей Николаевич Соловьев

РУБЕЖ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор *Д.В. Петрова.* Художник *М.Р. Ибрагимов*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова.* Технический редактор *А.Л. Шелудченко*
Корректор *Л.А. Агеева*

ИБ № 24090

Подписано к печати 02.09.82. Т – 12960. Формат 70x108 1/16. Бумага офсетная № 1
Печать офсетная. Усл.печ.л. 3,5. Усл.кр.-отт.3,9. Уч.-изд.л. 3,8
Тираж 1000 экз. Тип.зак.1654 Цена 55 коп.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград. В-34, 9-я линия, 12