

УДК 551.86:564.53:575.3/7(575.4—15+574.1)+(479)+(430.1)+(44)+(422)

ЭВОЛЮЦИЯ АММОНИТОВ И СОБЫТИЯ СЕДИМЕНТАЦИОННОЙ ИСТОРИИ ЗАКАСПИЯ В АПТСКОМ И АЛЬБСКОМ ВЕКАХ

С. З. Товбина

Зоны и подъярусы аптского и альбского ярусов основаны на филогенетических этапах широко распространенных и быстро эволюционировавших групп аммонитов. Таксономический состав и облик аммонитовых комплексов определяют пять крупных семейств отряда Ammonitida, образующих последовательность во времени: Deshayesitidae (нижний апт), Parahoplitidae (средний — верхний апт), Leymeriellidae (нижняя зона нижнего альба), Hoplitidae (от верхней зоны нижнего альба до конца альба), Dipoloceratidae (средний и верхний альб в Западной Европе, в Закаспии — верхний альб, кроме нижней и верхней зон). На фоне этой последовательности от конца раннего баррема до конца раннего альба медленно и вяло протекала эволюция семейства Douvilleiceratidae, периодически переживавшего взрывное видообразование в раннем апте и начале среднего, в конце раннего альба.

В основе анализа проблемы, вынесенной в заголовок, лежит идея о том, что в ходе осадконакопления происходят периодически высокоэнергетические события, нарушающие целостность экосистем и способствующие формированию новых сообществ в результате вселения новых элементов либо эволюционных сдвигов. Нарушения относительно спокойного развития проявились в виде каких-то границ, по выражению В. А. Красиловой [10], «где что-то случилось», которые и должны служить стратиграфическими границами. Представления об экосистемной природе стратонов наиболее полно развиты В. А. Красиловым [9, 10]. Эта концепция заставляет нас искать следы событий на границах, к которым приурочены смены видовых комплексов. Среди таких событий наиболее зримое выражение имеют перерывы, которые могут быть следствием как действительно кратковременных событий — штормы, подводные оползни, так и более длительно действовавших сил, например сильных донных течений.

На рис. 1 показаны наиболее выделяющиеся в разрезах и пространственно перерывы в пределах Европейской палеозоогеографической области. Они проявляются, хотя и дискретно, почти на всех зональных границах. Особенно выдержанные перерывы приурочены к рубежам этапов тектонической истории бассейна, которые определяются чередованием трансгрессий и регрессий или последовательных волн трансгрессий.

В Закаспии трансгрессия первой половины раннего апта в конце его и среднем апте сменилась регрессией, в позднем апте и раннем альбе прошли две волны трансгрессии, разделенные региональным перерывом. Средний альб — регрессивный этап, и, наконец, в позднем альбе проявилась еще одна трансгрессия, которая в конце этого века вновь сменилась кратковременной регрессией. Смену направленности развития фиксируют перерывы, относящиеся к зональным моментам *Deshayesites deshayesi* и *Dufrenoya furcata*, *Acanthohoplites prodromus*,

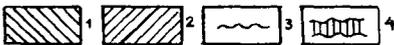
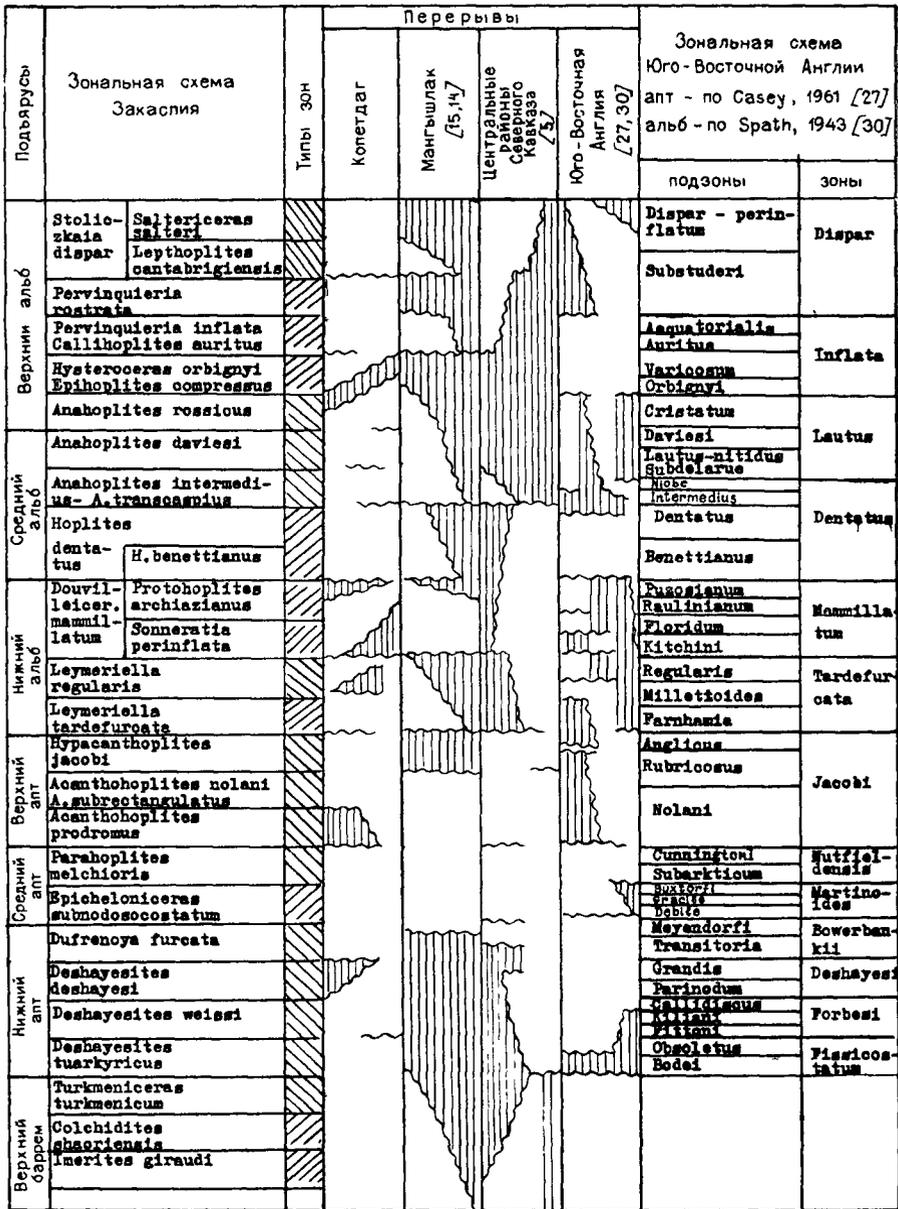


Рис. 1. Зональное расчленение и развитие перерывов в аптском и альбском веках в Среднеевропейской палеозоогеографической области: 1 — филозоны; 2 — акмезоны; 3 — размывы; 4 — перерывы

Douvilleicer. mammillatum, Anahoplites rossicus и Hysterocheras orbigny, в основании зоны Stoliczkaia dispar.

Насколько одновременно каждый из перерывов, разделяющих аммонитовые комплексы, проявился в пространстве? По-видимому, это имело место в пределах одного бассейна. Можно привести ряд

примеров быстрого распространения эвстатических трансгрессий на западе Средней Азии. Так, позднеаптская трансгрессия, хорошо геохронологически датированная, на восток распространялась очень быстро в течение одного зонального момента. Начало трансгрессии сопровождалось не только эрозией в прибрежной части бассейна (образование базальной пачки каракузской свиты верхнеаптско-нижнеальбского возраста, отвечающей по времени зоне *Acanthohoplites prodromus* и нижней части зоны *A. polani*), но и размывами на внешнем шельфе, которые выразились в выпадении местами зоны *A. prodromus* из разреза в Западном Копетдаге. Такой же «мгновенный характер» имела позднеальбская трансгрессия, с которой связываются широкое распространение на востоке региона аккапчигайской свиты и размыв на рубеже зональных моментов *Anahoplites rossicus* и *Hysterocheras orbigny*.

Нет доказательств одновременности в абсолютном значении проявления размывов, геологически одновозрастных, на обширных пространствах шельфовых морей, занимавших в аптском и альбском веках территорию Европы и запада Средней Азии. Каждому крупному обособленному сегменту земной коры свойственна скорее всего своя ритмика тектонических пульсаций. Можно думать, что начинавшиеся эволюционные сдвиги, обусловленные определенными направленностью развития и состоянием генофондов, в тех или иных участках совпадали стохастически с теми или иными подходящими по времени внешними событиями, нарушавшими стабильность среды, которые стимулировали начавшийся эволюционный процесс в качестве факторов изоляции. Наиболее энергичные из этих событий способствовали вымиранию групп, достигших высокой степени специализации.

Эти предположения подтверждаются фактическим материалом. Однако прежде чем обратиться к этим фактам, необходимо рассмотреть последовательность и общие закономерности появления и распространения характерных аммонитов. В районах развития наиболее стратиграфически полных и хорошо изученных разрезов апта и альба (Англо-Парижский бассейн, север ФРГ, Закаспий) прослеживаются в совокупности филогения ранее упомянутых семейств аммонитов, стадии филоциклов (возникновение, гемера, вымирание) и их полные биозоны. С филогенетической стадийностью связаны частота встречаемости, пространственное распространение таксонов, число видов. На стадиях возникновения таксоны представлены немногими видами и ограниченно распространены. Расцвет таксона или группы видов выражен значительной популяционной численностью, большим числом видов и широким географическим распространением.

Как уже упоминалось, раннеаптский этап связан с семейством *Deshayesitidae*. Полная биозона последнего представлена в Туркмении и захватывает конец баррема, когда появились наиболее ранние его представители — эндемичный род *Turkmeniceras*. Ранний апт соответствует времени расцвета дегезитид и широкой их географической экспансии. Наиболее прогрессивный род *Deshayesites* образовал в Туркмении три последовательных во времени видовых комплекса, соответствующих трем зонам совместного распространения [3, 4]: *D. tuarkyricus*, *D. weissii*, *D. deshayesi*. Зона *tuarkyricus* характеризуется высокой степенью эндемизма и значительным разнообразием морфологических типов. Имеются виды с очень узким и очень широким пупком, очень густорребристые со сложной ветвистостью ребер и редкорребристые с простым чередованием главных и промежуточных. В зоне *weissii* несколько сглаживаются морфологические различия между видами и достигается наибольшее видовое разнообразие. В зоне *deshayesi* упро-

щение скульптуры усиливается и сокращается видовое разнообразие. Зона *Dufrenoya furcata* представляет следующую и завершающую стадию в развитии дегезитид. Возникшее ранее сглаживание ребер на вентрالي охватывает и последний оборот с образованием ряда краевых бугорков, что коррелированно связано с плоской вентралью.

На рубеже нижнего и среднего апта происходит смена доминант в палеонтологической сукцессии на уровне семейств. В среднем и верхнем апте основной элемент аммонитовой фауны в бассейнах Европы и Средней Азии — семейство *Parahoplitidae*, при этом средний апт — время господства подсемейств *Colombiceratinae* и *Parahoplitinae*, верхний апт — *Acanthohoplitinae*. Биозона семейства захватывает уже конец раннего апта. Самый ранний из родов *Procolombiceras* обнаружен в Грузии в зоне *Dufrenoya furcata* [23]. На этапе расцвета (гемере) парагоплитид, отвечающем среднему и верхнему подъярусам апта, выделяются два подэтапа: 1) усиленной адаптивной радиации и 2) стабилизации [20]. Первый подэтап характеризуется большим морфологическим разнообразием, существенными различиями видов по форме раковины и ее элементов, а также скульптуре при устойчивости основных черт развития и строения перегородочной линии. Особенности позднеаптского подэтапа: большое видовое разнообразие, высокая популяционная численность, слабые морфологические различия между видами, космополитизм многих видов, ярко выраженная направленность развития.

На рубеже аптского и альбского веков произошла смена филогенетической доминанты в палеонтологической сукцессии. В первой половине раннего апта господствовало своеобразное семейство *Leumeriellidae*. Его зарождение прослежено Р. Бринкманом [24] в северо-западной части ФРГ. Проблема происхождения и развития семейства *Leumeriellidae* подробно рассматривалась А. А. Савельевым [15]. Первый род *Proleumeriella*, в котором известен только один вид, появился уже в конце апта. В нижней части альба по распространению этого вида выделена зона *Proleumeriella schrammeni*. В Закаспии зоны *schrammeni* нет, что отчасти связано с перерывом. Однако, судя по нахождению в этой зоне видов *Acanthohoplites uhligi*, *A. aschiltaensis* [24], она частично может соответствовать еще зоне *Acanthohoplites polani*.

Зоны *Leumeriella tardefurcata* и *L. regularis* отвечают расцвету семейства и характеризуются весьма большим разнообразием видов и значительной популяционной численностью, особенно на Мангышлаке, Копетдаге и Туаркыре.

Новый резкий скачок в палеосукцессии происходит на рубеже зональных моментов *Leumeriella regularis* и *Douvilleiceras mammillatum*. Последний характеризуется необычным расцветом ранних голплитид, особенно проявившимся на Мангышлаке. Первые представители семейства *Hoplitidae* известны уже с конца апта. Это род *Bucaillella*, представленный только одним видом, обнаруженный П. Дестомбом и другими в Нормандии, где вмещающие его отложения выделены в местную зону *Bucaillella cayeuxi* [29]. В Южной Англии в подошве зоны *Leumeriella tardefurcata* появился еще один эндемичный род *Farnhamia*, также пока известный в составе только одного вида. Следующий род *Arcthoplites* довольно широко распространился в бореальной области, а в Среднеевропейской ему, по мнению Р. Кейси [26], соответствует род *Tetrahoplites*. В зональный момент *Douvilleiceras mammillatum* происходит взрыв таксогенеза ранних голплитид, выразившийся в появлении сразу нескольких родов: *Gastroplites*, *Protohoplites*, *Otoplites*, *Tetrahoplites*, *Sonneratia*, *Pseudosonneratia*, *Hemison-*

peratia. Центром этого взрыва таксогенеза можно считать Мангышлак [15, 16]. В Туркменский бассейн ранние гоплитиды проникли весьма ограниченно, главным образом единичные виды *Sonneratia* и *Cleoniceras* (вторая ветвь ранних гоплитид), очевидно наиболее мобильные и конкурентоспособные формы, многочисленные также в Англо-Парижском бассейне.

раннего альба

Параллельно и независимо во второй половине ~~эпохи~~ переживали расцвет *Douvilleiceras*. Первые редкие *Douvilleiceras* появляются в зоне *Leymeriella regularis*. В зоне *Douvilleiceras mammillatum* они многочисленны и широко распространены. Большого видового разнообразия и необычайной популяционной численности (П. Дестомб указывает свыше тысячи экземпляров [28]) они достигли в Парижском бассейне. В Закаспии их находки сравнительно редки, хотя и постоянны, по крайней мере в Копетдаге. Свое существование род завершил в начале зонального момента *Hoplites dentatus* (подзоны *Isohoplites eodentatus*, *Lyelliceras lyelli* в Англо-Парижском бассейне). В Западной Туркмении им соответствует подзона *Hoplites benettianus*, в которой также встречаются единичные индивиды *Douvilleiceras*.

Новый этап морфологической эволюции гоплитид отвечает среднему альбу. С этого момента начинается и наиболее заметная географическая дифференциация аммонитовых комплексов Среднеевропейской области, которая и обусловила различное зональное деление в Закаспии и Парижском бассейне. Объем и палеонтологическое выражение среднего альба в Закаспии определяются филогенетической последовательностью: род *Hoplites* — виды *Anahoplites* группы *intermedius* — *A. daviesi*. Род *Hoplites* возник от каких-то гастроплитин (этот вопрос пока открытый). Виды его появляются в разных бассейнах практически одновременно. Биозона рода в Южной Англии охватывает зоны *Hoplites benettianus*, *Hoplites dentatus*, *Anahoplites intermedius*. В Закаспии тейльзона рода ограничивается зоной *Hoplites dentatus* с подзоной *H. benettianus*. В зоне *Anahoplites intermedius* гоплиты совершенно отсутствуют. Видовое разнообразие рода в Туркмении невелико. Совершенно отсутствуют гоплиты с зигзагообразными ребрами (*H. rudis*, *H. cunningtoni* и др.), весьма разнообразные в Англии. Скорее всего это особая ветвь, произошедшая от *Protohoplites* и, по-видимому, давшая начало столь разнообразным в среднем альбе Англии видам родов *Dimorphoplites* и *Euhoplites*. Уже в зоне *Hoplites dentatus* намечается тенденция у вида-индекса к уплощению раковины, которая предопределяет переход к роду *Anahoplites*. Связующим звеном являлся, по-видимому, вид *Anahoplites praesox* Spath. Зоне *Anahoplites intermedius* отвечает в Туркмении биозона вида-индекса. В верхней части от него отделился местный вид *A. asiaticus*, дающий переход к *Anahoplites daviesi*. Видовое разнообразие в зоне *intermedius* невелико, но численность популяций весьма значительна (десятки экземпляров). Здесь встречаются почти все английские виды этого рода и несколько местных видов. В зоне *daviesi* видовое разнообразие резко падает, уменьшается и популяционная численность. Группой *A. daviesi* завершается определенная морфологическая стадия филогенеза гоплитид, отвечающая среднему альбу. В этом смысле логична принятая в Советском Союзе граница среднего и верхнего альба по кровле зоны *daviesi*. Следует отметить, что в Южной Англии существование вида *A. intermedius* было менее продолжительным, чем в Закаспии. Английская зона *intermedius* соответствует эпиболии вида. В течение последующих английских зон, предшествующих зоне *daviesi*, — *niobe*, *subdelague*, *lautus-nitidus* — происходит необычайный расцвет родов *Dimor-*

phoplites и Euhoplites, в Закаспийский бассейн проникших в очень незначительном количестве. Таким образом, закаспийская зона *intermedius* больше по объему одноименной английской зоны и соответствует большей части интервала *intermedius* — *lautus-nitidus*, как это и предполагал Н. П. Луппов [11].

Верхний альб начинается в Закаспии зоной *Anahoplites rossicus*. Единичные экземпляры зонального вида появляются уже в зоне *Anahoplites daviesi*, и в южных районах Копетдага обнаружена популяция форм, показывающая морфологический переход от *A. daviesi* к *A. rossicus*. Суть этого морфологического перехода заключается в следующем. Уже у *Anahoplites daviesi* намечается складкоподобность ребер. В упомянутой популяции эта особенность усиливается; кроме того, ребра постепенно расширяются в верхней половине боков, и заметна тенденция их соединения с вентральным краем, где мелкие зубчики, свойственные виду *daviesi*, сливаются группами, образуя более крупные зубцы, направленные вдоль вентральной и слегка заходящие на нее. Таким образом и формируется тип скульптуры *Anahoplites rossicus*. В одноименной зоне появляется группа видов с массивными складкообразными ребрами, которые дают начало роду *Semenovites*. За пределы Закаспия представители этой ветви гоплитин почти не проникли. В Англо-Парижском бассейне в начале позднего альба продолжали процветать лаутиформные *Euhoplites* и *Dimorphoplites*.

Поздний альб был также временем расцвета килеватых *Dipoloceratidae*. Род *Dipoloceras* появляется в Англии в среднем альбе в зоне *subdelague*. Зона *Dipoloceras cristatum*, соответствующая закаспийской зоне *Anahoplites rossicus* [11], характеризуется разнообразными *Dipoloceras* и *Hysterocheras*. Верхний альб Англо-Парижского бассейна отличается необычайным разнообразием килеватых аммонитов, а также поздних гоплитид: *Euhoplites*, *Epihoplites*, *Callihoplites* и др. В Закаспийский бассейн единичные виды проникали эпизодически. Очень редкие *Dipoloceras* (*D. buchardianum*) встречаются в зоне *rossicus*. Регулярно небольшим числом видов появлялись представители родов *Hysterocheras* и *Pervinqueria*. Самостоятельного развития эта группа в Закаспии не имела, так же как *Epihoplites*, *Callihoplites*, *Argaphoceras*, *Pleurohoplites*. Лишь в самом конце позднего альба (с конца времени *Pervinqueria rostrata*) в Копетдаге вновь прослеживается филогения поздних гоплитин — филогенетический ряд *Callihoplites cratus* Seeley — *Lepthoplites sumbarensis* Tovbina — *L. cantabrigiensis* Spath, встречающихся спорадически в верхней части зоны *Pervinqueria rostrata*. Необычайно многочисленны (десятки индивидов) виды рода *Lepthoplites* в нижней части зоны *Stolizckaia dispar*, выделяемой автором в лону *Lepthoplites cantabrigiensis*. В верхней части зоны спорадически встречается род *Saltericeras*, представляющий переход от *Callihoplites* группы *tetragonus* к сеноманским *Schloenbachia*, единичные представители которого появляются уже в конце альба.

Обзор развития и распространения аммонитовой фауны в аптском и альбском веках показывает: 1) возникновение новых таксонов произошло всегда локально. Особенно это наблюдается на примере появления первых родов новых семейств. Они всегда эндемичны, ограничены пределами зоогеографических подпровинций или даже районов, бедные видами и появляются на один или более зональных моментов раньше, чем семейство получает широкое географическое распространение; 2) центры происхождения и развития все время мигрировали в пределах Среднеевропейской и Средиземноморской областей. Так, семейство *Deshayesitidae* возникло в конце баррема на юго-западе

Туркменского бассейна, следы происхождения Parahoplitidae ведут в Грузию, семейство Leumeriellidae появилось в позднем апте на западе ФРГ, и, наконец, голплитиды зародились в Англо-Парижском бассейне в конце апта. Широкое пространственное распространение семейств происходило на стадиях их расцвета.

Пограничные слои баррема и апта. Как уже упоминалось, в Туркмении наблюдается первое появление дегезитид, представленных здесь самым ранним из известных эндемичным родом *Turkmeniceras*. Такие черты онтогенеза этого рода, как развернутый «криоцератидный» второй оборот, смещение внутренней боковой лопасти на внешнюю сторону, служат рекапитулированными признаками гетероморфных предков. Наиболее вероятно, по мнению автора, род *Colchidites*, в развитии которого ясно выражена тенденция к сокращению количества оборотов геликоидального навивания на средних стадиях индивидуального развития и удлинению конечной планоспиральной стадии [7, 19] от *Colchidites intermedius* Djan. (5—8 геликоидальных и 0,5 планоспирального оборотов) к *Colchidites colchicus* Djan. (4—7 геликоидальных и 1—2 и более планоспиральных) и далее к *Colchidites shaoriensis* Djan. (2—3 оборота геликса и 2 и более планоспиральных). Уместно отметить, что если до сих пор этот вывод был в значительной мере умозрительным, что справедливо отметила Э. В. Котетишвили [8], то в настоящее время получен подтверждающий материал. Недавно С. В. Лобачева и В. А. Прозоровский детально описали разрез верхнего баррема в районе Пырнуара в Западном Копетдаге. Было найдено довольно много гетероцератид, хотя и плохой сохранности. Тем не менее отчетливо наблюдается, что редкие обломки крупных геликсов, принадлежавших колхидитам группы *S. intermedius* Djan., а также *S. colchicus*, встречаются ниже по разрезу, чем колхидиты группы *S. shaoriensis* Djan.

Гетероцератиды необычайно многочисленны и разнообразны в верхнебарремских отложениях Западной Грузии. В Западную и Южную Туркмению они проникали дважды в зональные моменты *Imerites giraudi* и *Colchidites securiformis*. Род *Turkmeniceras* известен только в Туркмении, и его возникновение есть по существу реализация и логическое завершение эволюции гетероцератид в направлении редукции геликса. Колхидиты с наиболее сокращенными геликсами найдены в колхидитовом горизонте на Большом Балхане в разрезе Огланлы. При этом по форме оборотов и скульптуре планоспиральной части они практически неотличимы от *Turkmeniceras*. Наблюдается значительное индивидуальное варьирование размеров геликса, что само по себе является признаком рудиментарности органа. Вместе с последними колхидитами встречаются первые туркменицерасы. Т. Н. Богданова показала [2], что виду *Turkmeniceras turkmenicum* Tovbina свойственны наиболее длительная «криоцератидная» стадия (весь второй оборот) и минимальная объемлемость, скоррелированная со слабой расчлененностью шовного седла, у более позднего вида *Turkmeniceras geokdereensis* Tovbina второй оборот едва развернутый или соприкасающийся и несколько большая объемлемость. Такой необычный путь эволюционного развития, каким был переход от барремских гетероморфов к раннеаптским нормально завернутым аммонитам, служит примером преадаптивированности предковых форм. Направленность в ряду *Heteroceras* — *Colchidites intermedius* — *S. colchicus* — *S. shaoriensis*, появление и увеличение длины планоспиральных оборотов и сокращение размеров и числа оборотов геликоидального навивания предопределили в конечном итоге полную редукцию геликса и возникновение рода

Turkmeniceras — первого представителя нового семейства Dashayesitidae [18]. Последние колхидиты и туркменицерасы, показывающие вариабельность средних стадий онтогенеза, представляют те дестабилизированные генетические организации, которые возникают на переломных моментах эволюционного процесса.

Каковы же были геологические условия в момент этого преобразования? Вторая половина барремского — начало аптского веков озаменовались крупной палеогеографической перестройкой. В бассейне Туркмении это нашло отражение в глубоком преобразовании осадочного процесса — смене преимущественно карбонатного осадконакопления (или терригенно-карбонатного) терригенным, сопровождавшейся гумидизацией климата. В начале нижнего апта

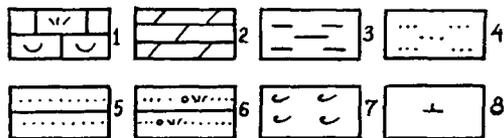
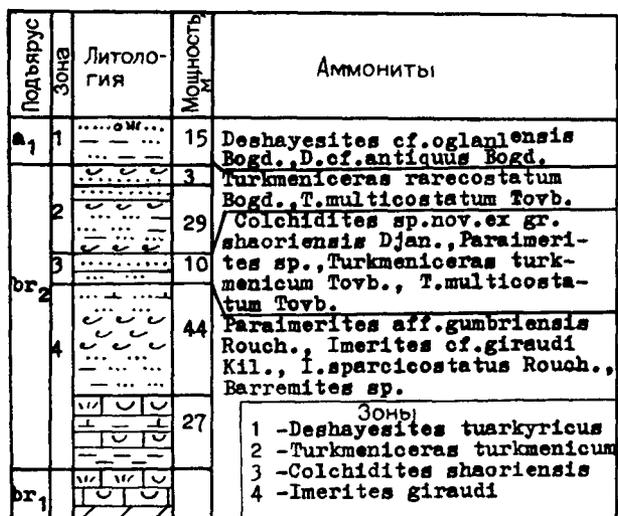


Рис. 2. Разрез верхнего баррема и пограничных слоев апта в ущелье Огланлы на Большом Балхана: 1 — органогенно-детритовые известняки; 2 — мергели; 3 — глины; 4 — алевролиты; 5 — песчаники, 6 — оолито-детритовые песчаники; 7 — ракушняка, устричники; 8 — карбонатность пород

произошла одна из наиболее обширных раннемеловых трансгрессий в эпиконтинентальных бассейнах Европейской палеозоогеографической области [13].

На западе Туркмении, а также в Центральных Каракумах верхний баррем и пограничные слои апта представляют собой сравнительно однообразную терригенную толщу, а в Центральном и Восточном Копетдаге — известняково-мергельную, в которой вверх по разрезу увеличивается содержание алевролитового материала. Интересен разрез у пос. Огланлы в центральной части северного крыла мегантиклинали Большого Балхана. Это преимущественно глинисто-алевролитовая толща с пластами ракушняков и песчаников (рис. 2), в барремской части которой выделяются те же три горизонта с аммонитами, которые были выделены в Копетдаге [18] и в настоящее время могут быть переведены в ранг зон (снизу вверх): *Imerites giraudi*, *Colchidites shaoriensis*¹, *Turkmeniceras turkmenicum*². Ракушняковые прослои со-

¹ В Копетдаге выделялся горизонт с *Colchidites nicortsmindensis* Rouch. [18], однако этот вид упразднен М. В. Какабадзе [7]; накопленный материал показывает, что наиболее обычные виды из группы *Colchidites shaoriensis* Djan.

² Переведен в зону Т. Н. Богдановой [2, 3].

держат разнообразный комплекс двустворок, среди которых особенно многочисленны крупные толстораковинные устрицы, сферы, тригонии и гервиллии, что указывает на мелководность в целом. Именно в этом разрезе обнаружены упомянутые формы *Colchidites ex gr. shaoriensis* с очень маленьким (около одного оборота) геликсом. Близкие физико-географические условия были на территории Дагестана, где верхний баррем и нижние слои апта представлены чередованием тонко- и среднезернистых глинистых и известковистых песчаников, алевролитов с отдельными пачками темных глин, с тонкими прослоями детритовых известняков, с богатой фауной двустворок и развитием устричников [12]. Южнее на юго-восточном окончании Большого Кавказа в верхнем барреме и нижнем апте развиты относительно глубоководные известковистые глины и флишевые карбонатно-глинистые толщи. Из аммонитов здесь встречаются в барреме фило- и литоцератиды, а по всему разрезу многочисленны белемниты [22]. Для аммонитид условия существования были, по-видимому, неблагоприятными. В центральных районах Северного Кавказа во многих разрезах отложения верхнего баррема частично или полностью размыты, а в основании апта наблюдаются следы перерыва — прослой конгломерата с фосфоритовой галькой, желваками и конденсированной фауной верхнего баррема и нижней части апта [5]. На Мангышлаке аптский ярус залегает трансгрессивно на континентальном барреме [17]. В Южной Англии самые нижние слои апта — атерфилдские глины, или зона *Deshayesites fissicostatus*, ложатся несогласно на эродированную поверхность подстилающих вельдских отложений [27]. Несогласное залегание апта на морском или континентальном барреме наблюдается в Парижском бассейне [32].

Напротив, в более южных морях области Тетис, где отлагались преимущественно карбонатные осадки (например, в Юго-Восточной Франции, в Западной Грузии, Болгарии), смена аммонитовых комплексов происходит в сравнительно однообразной мергельно-известняковой толще, в которой заметные следы перерывов не устанавливаются [7, 25, 31].

Таким образом, если на обширных пространствах морей Средне-европейской области в конце баррема и начале апта палеогеографическая перестройка сопровождалась поднятиями, вызвавшими перерывы в осадконакоплении, то на юге и западе Туркменского бассейна данный процесс происходил сравнительно постепенно. Не являлось ли это море убежищем, азилом, где экологический стресс не был катастрофическим и сумели выжить и приспособиться переходные аммонитовые популяции? Рис. 3 дает представление об условиях обитания переходных популяций и характере изоляции. Это был мелководный участок бассейна с накоплением преимущественно песчано-алевритовых осадков, с богатой донной фауной, ограниченный либо более глубоководными зонами моря, либо территориями, где происходил размыв осадков.

Естественно, возникает вопрос, почему переходные популяции не возникли, например, в Грузии, где смена аммонитовых комплексов на рубеже баррема и апта также происходит в относительно монофазальной толще известняков, которые вверх по разрезу становятся более глинистыми, переходят в мергели? Какое-то причинное объяснение, вероятно, можно найти в том, что в краевой части ареала распространения колхидитов, где таксономическое разнообразие намного ниже, чем в центре ареала, такой как Грузия, была ослаблена конкуренция. Но не исключено, что имел место просто элемент случайности.

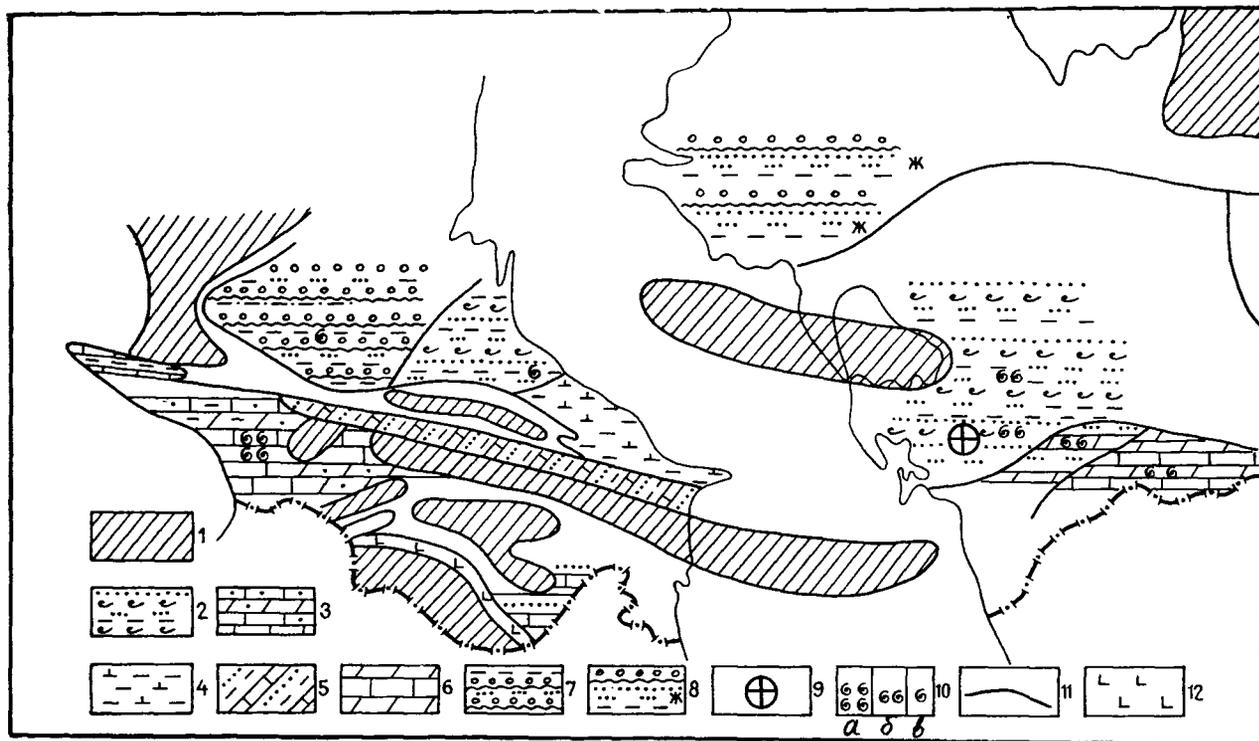


Рис. 3. Схема фашиально-палеогеографических обстановок позднего баррема и начала апта на территории Кавказа и Закаспия (составлена с использованием работ [1, 4, 7, 8, 12, 17, 22]): 1 — размываемая суша; 2 — мелководный шельф с накоплением терригенных осадков, с развитием ракушечников, устричников; 3 — мелководный шельф с малоомощными накоплениями пелитоморфных, песчанистых глауконитовых известняков и мергелей с обильной фауной; 4 — темно-серые известковистые глины глубокого шельфа; 5 — флиш геосинклинального трюга; 6 — относительно глубоководный периодически обмелявшийся шельф с накоплением известняков и мергелей; 7 — область развития перерыва в осадконакоплении в позднем барреме и начале апта; 8 — конденсированный нижний апт с размывом ложится на лагунно-континентальные терригенные пестроцветы верхнего баррема; 9 — местонахождение популяции переходных форм *Colchidites* ex. gr. *shaoriensis*; 10 — частота встречаемости гетероператид: а — многочисленные, б — немногочисленны, но постоянно встречаются, в — единичные находки; 11 — границы фашиально-палеогеографических зон; 12 — вулканогенные породы

Пограничные слои среднего и верхнего альба. Повсеместно в Закаспии к этой границе приурочен резкий литологический раздел. В Копетдаге обычно на светло-серые песчаники зоны *Anahoplites daviesi* резко ложатся желтоватые рыхлые алевролиты или темно-серые глинистые алевролиты зоны *Anahoplites rossicus*, и только в разрезах Чандырской синклинали на юге советской территории Копетдагской складчатой системы верхние слои среднего альба и нижние слои верхнего представляют монофаціальную пачку глинистых темно-серых алевролитов, в которых найдена вышеописанная переходная популяция. По-видимому, и в этом случае на территории современной Чандырской синклинали, которая в альбское время являлась обособленной морфоструктурой шельфа со сложившимся особым типом разреза, был своеобразный ази́ль, где переживали экологический стресс переходные популяции. В других районах Закаспия: на Туаркыре, на Мангышлаке — верхний альб ложится на средний с размывом.

Вместе с тем можно отметить и случай, когда эволюция не обнаруживает какой-либо связи с седиментационными событиями. Как уже упоминалось, размывы широко проявились на рубеже среднего и позднего апта в начале позднеаптской трансгрессии (рис. 1). К этому же уровню приурочено возникновение от рода *Protacanthoplites* родов *Acanthoplites* и *Diadochoceras*. Однако в дальнейшем в довольно монотонной циклически построенной песчано-глинисто-алевролитовой толще зон *Acanthoplites prodromus* и *Acanthoplites polani* наблюдается, как округленность вентрали с небольшим изгибом ребер к устью (комплекс видов зоны *Acanthoplites prodromus*) сменяется уплощенностью вентрали и выпрямлением ребер при одновременном усилении краевых бугорков (комплекс видов зоны *Acanthoplites polani*). В зоне *polani* происходит постепенная смена видов с сильными на брюшной стороне ребрами (*Acanthoplites uhligi* Anth., *A. anthulai* Kasan.) к комплексу с заметной ослабленностью ребер на брюшной стороне (*A. subrectangulatus* Sinz.) и далее к видам с совершенно сглаженными на вентрали ребрами с резкими краевыми бугорками (*A. migneni* Seun., *A. elegans* Glasun.) [21]. Род *Huracanthoplites* произошел от подобных наиболее поздних видов *Acanthoplites* путем скачкообразного сдвигания этой стадии на более ранние обороты. Эволюция в данном случае могла и не зависеть от внешних событий, во всяком случае это не доказуемо, но быть генетически детерминированной.

Процессы возникновения нового семейства, нового рода, нового вида на рассмотренных примерах всегда сопровождались появлением переходных популяций, ограниченно распространенных, кратковременных. Ранг вновь возникшего таксона зависит от того, на каких стадиях онтогенеза возникает преобразование. Чем более ранние стадии затрагиваются, тем более крупная единица получается в конечном итоге.

В течение филогенетического цикла таксонов (это хорошо прослеживается на семейственном уровне) упрощенно можно выделить несколько стадий. Первая стадия — появление таксона. В семействе это первый род. Вторая стадия — становление, «поиски» морфологического оптимума, сопровождающиеся возникновением значительного разнообразия морфологических типов — родов, видов, форм. Третья стадия — выравнивание и усиление единообразия морфологических форм, усиление специализации. Расцвет таксонов начинается со второй стадии, когда они приобретают широкое географическое распространение. На третьей стадии наблюдается наибольшая популяционная численность видов. Однако возникшая специализация неминуемо ведет к кри-

зису и гибели таксона. Например, направленное усиление дисковидности раковины, образование и усиление краевых бугорков, которые конвергентно проявились в разных филогенетических ветвях: у *Deshayesitidae* (ряд *Deshayesites* — *Dufrenoya*), *Parahoplitidae* (ряд *Protacanthoplites* — *Acanthohoplites* — *Hypacanthoplites*), *Hoplitidae* (ряд *Hoplites* — *Anahoplites* — *Semenovites* — *Placenticerases*), по-видимому, и представляли путь узкой специализации. Формы с наиболее резким конечным выражением основной тенденции развития (*Dufrenoya*, *Hypacanthoplites*, *Placenticerases*) оказывались последними в филогенетическом ряду.

Значение перерывов осадконакопления для эволюции имеет, очевидно, два аспекта. Во-первых, процессы, вызвавшие перерывы, могли вызывать и массовое вымирание морской биоты. Экологическое значение подводных эрозионных событий подчеркивает А. Зейлахер, поскольку они не только уничтожали сообщества, но и изменяли условия (в частности, питания) для последующих поселенцев. Он отмечает, что «послесобытийные сообщества обычно отличаются от фоновых характером и набором видов» [6, с. 167]. Таким образом, появлялись свободные экологические ниши. Во-вторых, развитие таких процессов, как сильные донные течения, могло способствовать возникновению изолятов как одной из предпосылок возникновения эволюционных сдвигов. Большое значение для эволюции имела дискретность выражения эндогенных или экзогенных факторов, вызвавших перерывы, что и обусловило возможность возникновения азилей.

Выявляющаяся закономерная связь эволюции аммонитов и геологических процессов имеет определенные следствия в теории и практике стратиграфического расчленения и классификации. Мы видим, что совпадение зональных границ с литологическими разделами не является искусственным или случайным, напротив, оно закономерно, и резкие литологические разделы между биостратиграфическими подразделениями более обычны, чем монофациальные толщи. Последние образуются и там, где находились убежища, в которых в силу тех или иных причин распад экосистем не был катастрофическим и переходные популяции могли переживать «трудные» времена и приобретать генетическую сбалансированность. Вот почему установление границ зон, подъярусов и ярусов целесообразно практически на уровне широкого распространения таксонов, которые являются руководящими при разработке дробного зонального расчленения. При этом хроностратиграфические границы будут естественно совпадать с событийными за пределами района возникновения новой группы. И наконец, закономерность палеонтологической сукцессии, обусловленной эволюцией в локализованных центрах и миграцией вслед за освобождением экологических ниш, приводит к образованию одинаковой последовательности фаун, т. е. имеет место, в сущности, гомотаксальность, но не строгая синхронность одинаковых фаун. Но, может быть, справедливо будет утверждение, что геологическая одновременность, определяемая палеонтологическим методом, — это и есть гомотаксальность.

В заключение автор считает своим долгом выразить признательность профессору Дмитрию Павловичу Найдину, который высказал ряд существенных замечаний и рекомендаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас литолого-палеогеографических карт СССР. Т. 3. Триасовый, юрский и меловой периоды. М., 1968.
2. Богданова Т. Н. Новые барремские аммониты Зап. Туркмении//Палеонтол. ж. 1971. № 3. С. 60—71.
3. Богданова Т. Н. О рас-

членении нижнего апта Зап. Туркмении//Ежегодник ВПО. 1978. Т. 21. С. 70—81.

4. Богданова Т. Н. Аммониты семейства *Deshayesitidae* Туркмении//Тр. XIX сессии ВПО. Л., 1979. С. 152—169.

5. Друшиц В. В., Михайлова И. А. Биостратиграфия нижнего мела Сев. Кавказа. М., 1986. 189 с.

6. Зейлахер А. Общие замечания о событийных отложениях//Циклическая и событийная седиментация. М., 1985. С. 161—172.

7. Какабадзе М. В. Колхидиты и их стратиграфическое значение. Тбилиси, 1971. 118 с.

8. Котетишвили Э. В. Стратиграфия и фауна колхидитового и смежных горизонтов Зап. Грузии. Тбилиси, 1970. 116 с.

9. Красилов В. А. Палеоэкосистемы//Изв. АН СССР. Сер. геол. 1970. № 4. С. 144—150.

10. Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977. 254 с.

11. Луппов Н. П. Стратиграфия средне-верхнеальбских отложений Копетдага//Сов. геология. 1981. № 8. С. 46—57.

12. Мордвилко Т. А. Нижнемеловые отложения Сев. Кавказа и Предкавказья. Л.; М., 1960. Т. 1. 238 с.; 1962. Т. 2. 294 с.

13. Найдин Д. П., Похиалайнен В. П., Кац Ю. И. и др. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М., 1986. 262 с.

14. Савельев А. А. О стратиграфических несогласиях в толще нижнемеловых отложений Мангышлака//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46, вып. 2. С. 68—72.

15. Савельев А. А. Стратиграфия и аммониты нижнего альба Мангышлака. Л., 1973. 339 с.

16. Савельев А. А. Новая зональная схема стратиграфии нижнего альба Мангышлака//Тр. ВНИГРИ. Вып. 350. Л., 1974. С. 116—122.

17. Савельев А. А., Василенко В. П. Фаунистическое обоснование стратиграфии нижнемеловых отложений Мангышлака//Тр. ВНИГРИ. Вып. 218. Л., 1963. С. 248—300.

18. Товбина С. З. О верхнебарремских аммонитах Туркмении//Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 109. Л., 1963. С. 98—119.

19. Товбина С. З. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*//Палеонтол. ж. 1965. № 3. С. 40—48.

20. Товбина С. З. К вопросу о систематике и филогении семейства *Parahoplitidae*//Стратиграфия нижнемел. отлож. нефтегазонос. обл. СССР. Л., 1979. С. 109—122.

21. Товбина С. З., Богданова Т. Н., Лобачева С. В. Аптские отложения Копетдага//Ежегодник ВПО. 1985. Т. 28. С. 242—258.

22. Халилов А. Г. Стратиграфия нижнемеловых отложений юго-восточного окончания Бол. Кавказа. Баку, 1965. 207 с.

23. Шарикадзе М. З. *Procolombiceras* — новый род семейства *Parahoplitidae* из нижеаптских отложений Грузии//Сообщ. АН ГССР. 1979. Т. 94, № 2. С. 381—384.

24. Brinkmann R. Biostratigraphie des Leymeriellenstammes nebst Bemerkungen zur Paläogeographie des nordwestdeutschen Alb//Mitteilungen aus dem Geol. Staatinstitut in Hamburg. 1937. H. 16. S. 1—18.

25. Busnardo R. Rapport sur l'étage Barremien//Mem. Bureau rech. géol. et minières. 1965. N 34. P. 111.

26. Casey R. The ammonites genera *Archoplites* Spath and *Tetrahoplites* gen. nov.//Quart. J. Geol. Soc. London. 1952. Vol. 107. Pt. 4, N 428. P. 444—446.

27. Casey R. The stratigraphical palaeontology of the Lower Greensand//Palaeontology. 1961. Vol. 3. Pt. 4. P. 487—621.

28. Destombes P. Les ammonites de l'Albien inférieur et moyen dans le stratotype de l'Albien: Gisements, paléontologie, biozonation//Les stratotypes français. Paris, 1979. Vol. 5. P. 51—194.

29. Destombes P., Juignet P., Riault M. Ammonites de l'Aptien-Albien du Bec de Caux Normandie (NW France)//Soc. Geol. Normandie et Amis Muséum du Havre. 1972—1973. Vol. du Cent. XLI. 106 p.

30. Spath L. *Ammonoidea of the Gault*. Part XVI. London, 1943. P. 721—787.

31. Стойкова К. Х. Биостратиграфия и аммонитная фауна на аптский этаж в част от Северноизточна България: Автореф. канд. дис. София, 1986. 31 с.

32. Synthés géologique du Bassin de Paris. Vol. 1//Mem. Bur. rech. géol. et minières. 1980. N 101. 446 p.

ТуркменНИГРИ,
Ашхабад

Поступила в редакцию
10.06.87

EVOLUTION OF AMMONITES AND SEDIMENTATION HISTORY EVENTS IN APTIAN AND ALBIAN OF TRANSCASPIAN REGION

S. Z. Tovbina

The Transcaspiian Region in Aptian and Albian belongs to the European paleogeographic province. The origin centre of *Deshayesitidae* was situated in the West Turkmenia, *Parahoplitidae* — in Georgia, *Leymeriellidae* — in the north-west of FRG, *Hoplitidae* — in Anglo-Paris Basin. First genus in each family had appeared by one or two zonal moments earlier than the family full spreading. The events in sedimentation provoking the interruptions, observing almost in all zonal boundaries, were the isolation factors and thus they stimulated evolutionary transformations. It was shown for the transitional populations found in Bolshoy Balkhan (*Colchidites* er gr. *shaoriensis*) and in the south of the Kopet-Dag. They existed in the azilums — areas where uninterrupted sedimentation took place.