

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Краткий электронный курс лекций
для обучающихся
биологических направлений подготовки

Петрозаводск
Издательство ПетрГУ
2022

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

*Краткий электронный курс лекций
для обучающихся биологических направлений подготовки*

Составители:

Т. Ю. Кучко, А. А. Зорина

Петрозаводск
Издательство ПетрГУ
2022

ISBN 978-5-8021-3953-0

© Кучко Т. Ю., Зорина А. А., составление, 2022

© Петрозаводский государственный университет, 2022

УДК 56
ББК 28.1
П141

Издается по решению редакционно-издательского совета
Петрозаводского государственного университета

Рецензенты:

В. В. Горбач, доктор биологических наук, зав. кафедрой зоологии и экологии ПетрГУ;
Е. А. Шуйская, кандидат биологических наук, зам. директора по научной работе
ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник»

Палеонтология : краткий электронный курс лекций для обучающихся
П141 биологических направлений подготовки / сост.: Т. Ю. Кучко, А. А. Зорина ;
М-во науки и высш. образования Рос. Федерации, Федер. гос. бюджет. обра-
зоват. учреждение высш. образования Петрозав. гос. ун-т. – Петрозаводск :
Издательство ПетрГУ, 2022. – 1 CD-ROM. – Систем. требования : PC, MAC
с процессором Intel 1,3 ГГц и выше ; Microsoft Windows, MAC OSX ;
256 Мб (RAM); Adobe Reader ; дисковод CD-ROM. – Загл. с титул. экрана. –
Текст : электронный.

ISBN 978-5-8021-3953-0

В электронном курсе лекций представлены теоретические и методические осно-
вы палеонтологии для обучающихся по биологическим дисциплинам. В краткой, но
доступной форме изложены общие положения и основные понятия, история науки,
формы сохранности ископаемых, биоминерализация и фоссилизация, руководящие
ископаемые и их комплексы, эры истории Земли, закономерности эволюции. Осно-
вные разделы науки рассматриваются с учетом ее интенсивного развития, современ-
ных взглядов об органическом мире прошлого и растущего числа палеонтологиче-
ских данных. Материал иллюстрирован для более глубокого освоения информации.

Издание адресовано биологам, геологам и всем любителям палеонтологии.

УДК 56
ББК 28.1

Учебное электронное издание
Минимальные системные требования:
PC, MAC с процессором Intel 1,3 ГГц и выше;
Microsoft Windows, MAC OSX; 256 Мб (RAM);
Adobe Reader; дисковод CD-ROM

© Кучко Т. Ю., Зорина А. А., 2022
© Петрозаводский государственный университет, 2022

Содержание

Введение	4
<i>Тема 1. Теоретические и методические основы палеонтологии</i>	5
1.1. История палеонтологии	5
1.2. Направления палеонтологии.....	8
1.3. Разделы палеонтологии.....	9
1.4. Палеонтологические методы	10
<i>Тема 2. Скелет и биоминерализация</i>	15
<i>Тема 3. Факторы и стадии захоронения. Фоссилизация и формы сохранности</i>	20
<i>Тема 4. Палеонтология и геохронология</i>	34
<i>Тема 5. Руководящие ископаемые и их комплексы в архейскую и протерозойскую эры</i>	41
5.1. Архейская эра	42
5.2. Протерозойская эра.....	44
<i>Тема 6. Руководящие ископаемые и их комплексы в палеозойскую эру</i>	53
6.1. Кембрий (кембрийская система)	53
6.2. Ордовик (ордовикская система)	60
6.3. Силур (силурийская система)	67
6.4. Девон (девонская система)	70
6.5. Карбон (каменноугольная система).....	73
6.6. Пермь (пермская система)	78
<i>Тема 7. Руководящие ископаемые и их комплексы в мезозойскую эру</i>	81
7.1. Триас (триасовая система)	82
7.2. Юра (юрская система).....	84
7.3. Мел (меловая система).....	87
<i>Тема 8. Руководящие ископаемые и их комплексы в кайнозойскую эру</i>	94
8.1. Палеоген (палеогеновая система).....	94
8.2. Неоген (неогеновая система)	96
8.3. Четвертичный, или антропогеновый, период (система)	98
Закономерности в развитии органического мира	101
Библиографический список.....	104

Учебное электронное издание

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

*Краткий электронный курс лекций
для обучающихся биологических направлений подготовки*

Составители:

Кучко Тамара Юрьевна

Зорина Анастасия Александровна

Редактор *И. И. Куроптева*

Художественный редактор *Е. В. Лавренова*

Подписано к использованию 19.05.2022.

1 CD-R. 12 Мб. Тираж 100 экз. Изд. № 21

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33
<https://petsu.ru>
Тел.: (8142) 71-10-01

Изготовлено в Издательстве ПетрГУ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33
URL: press.petsu.ru/UNIPRESS/UNIPRESS.html
Тел./факс: (8142) 78-15-40
nvrahomova@yandex.ru

Введение

Палеонтология изучает ископаемые организмы (фоссилии) геологического прошлого Земли, что закодировано тремя словами греческого происхождения: *palaios* – древний; *on, ontos* – существо; *logos* – понятие, учение. Автором термина «палеонтология» является французский зоолог и анатом Анри Мари Дюкроте-де-Блэнвилль (1822). Профессор Московского университета Григорий Иванович Фишер фон Вальдгейм активно пропагандировал и использовал термин «палеонтология» в научной и учебной литературе (поэтому некоторые палеонтологи считают его соавтором этого термина), хотя ранее он предлагал термин «петроматогнозия».

Краткий курс лекций выступает продолжением общего биологического образования. Представленный материал позволяет:

- 1) расширить знания о систематике современных и ископаемых организмов;
- 2) изучить механизмы биоминерализации и фоссилизации;
- 3) раскрыть основные закономерности жизни, в т. ч. на примере эволюции органического мира прошлого;
- 4) изучить на конкретных примерах комплексы «руководящих ископаемых» для различных стратиграфических подразделений или реконструировать органический мир прошлых геологических эпох;
- 5) установить филогенетические связи живых организмов;
- 6) проследить этапы формирования биосферы;
- 7) объяснить причины основных биотических событий (например, таких как массовые появления и вымирания организмов крупных таксономических рангов);
- 8) изучить причины биологического разнообразия;
- 9) выяснить, как формировались осадочные горные породы и некоторые типы полезных ископаемых.

В издании представлены материалы для освоения дисциплины «Палеонтология», которые полностью соответствуют федеральному государственному стандарту высшего образования и учебному плану по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология. Форма изложения информации является краткой, но вместе с тем очень насыщенной и наглядной, что должно способствовать лучшему усвоению материала.

Тема 1. Теоретические и методические основы палеонтологии

Цель палеонтологии – изучение органического мира Земли во времени и в пространстве. Палеонтологический метод применяется как в биологии, так и в геологии, непосредственно связывая данные области знания, например в биостратиграфии. Большинство исследователей ставят своей целью реконструкцию органического мира прошлых биосфер с раскрытием законов их развития. Таким образом, палеонтология по объектам изучения и конечной цели исследований является дисциплиной биологической, и ее иногда даже называют «палеобиологией».

1.1. История палеонтологии

Ископаемые организмы, или окаменелости, известны человеку начиная с палеолита. Об этом свидетельствуют находки ожерелий из фрагментов вымерших кораллов, кремневых панцирей ископаемых морских ежей, использовавшихся в ритуалах погребений. Древние головоногие моллюски белемниты назывались «чертовыми пальцами», а ископаемые представители фораминифер – гигантские одноклеточные нуммулитиды описывались как окаменевшие монеты. Основные этапы развития науки представлены в табл. 1.

Таблица 1

Роль ученых в развитии палеонтологии

Ученые	Значение для палеонтологии
Зарождение науки	
<i>Ксенофан</i> (VI–V вв. до н. э.) и <i>Аристотель</i> (384–322 гг. до н. э.), Древняя Греция	Авторы древнейших научных письменных документов об ископаемых организмах
<i>Антони ван Левенгук</i> (1632–1723), Голландия	Изобрел первый микроскоп, с помощью которого изучал различные формы живой материи, в т. ч. ископаемые
<i>Карл Линней</i> (1707–1778), Швеция	Предложил первую единую систему органического мира в целом; основатель бинарной номенклатуры для биологов и палеонтологов
<i>Жорж-Луи Леклерк де Бюффон</i> (1707–1788), Франция	Автор 36-томной «Естественной истории», «Теория Земли»; преувеличивал значение геологической деятельности моря; предложил гипотезу развития земного шара и его поверхности
<i>Михаил Васильевич Ломоносов</i> (1711–1765), Россия	Автор работы «О слоях земных», основоположник естествознания в России. Считал ископаемых прежними обитателями морских бассейнов, причину их гибели видел в смене условий от морских к континентальным, которые зависели от колебаний «земной тверди»

<p>Практически все ученые XVIII в. рассматривали ископаемых как вымершие организмы, выясняли причины их гибели, условия захоронения и развития.</p> <p>С начала XVIII в. в России стали специально собирать палеонтологические объекты для создания первого музея, известного как «Кунсткамера Петра Великого» (пробораз большинства естественно-исторических академических музеев)</p>	
<p>Становление палеонтологии как науки</p>	
<p><i>Додарвиновский этап (конец XVIII – середина XIX в.)</i></p>	
<p><i>Уильям Смит</i> (1769–1839), Англия</p>	<p>Основоположник биостратиграфии</p>
<p><i>Жан Батист Ламарк</i> (1744–1829), Франция</p>	<p>Создал первую эволюционную теорию развития органического мира; основоположник палеозологии беспозвоночных; автор «Учения о развитии органического мира»</p>
<p><i>Жорж Леопольд Кювье</i> (1769–1832), Франция</p>	<p>Основоположник палеозологии позвоночных; автор «Теории катастроф»; на основании закона корреляции восстановил строение многих ископаемых позвоночных</p>
<p><i>Адольф Теодор Броньяр</i> (1801–1876), Франция</p>	<p>Основоположник палеоботаники, описал и предложил первую единую систематику и историю развития ископаемых растений</p>
<p>Основы палеонтологии как науки были заложены почти одновременно Ж. Б. Ламарком, Ж. Кювье и А. Броньяром. Они использовали ископаемых для определения относительного возраста вмещающих пород и реконструкций условий обитания вымерших организмов</p>	
<p><i>Христиан Иванович Пандер</i> (1794–1865), Россия</p>	<p>Разработал палеонтологически обоснованную стратиграфию кембрия и ордовика окрестностей Петербурга и привел 200 рисунков ископаемых, открыл конодонтов</p>
<p><i>Пётр Михайлович Языков</i> (1798–1851), Россия</p>	<p>Впервые палеонтологически обосновал стратиграфию юры и мела Поволжья и ввел русские эквиваленты иностранных терминов и латинских названий</p>
<p><i>Григорий Иванович Фишер фон Вальдгейм</i> (1771–1853), Россия</p>	<p>Занимался биостратиграфией и фауной палеозоя и мезозоя Подмосковья; описал известные роды ископаемых, основал Московское общество испытателей природы</p>
<p><i>Яким Григорьевич Зембницкий</i> (1784–1851), Россия</p>	<p>Написал первые два учебника по палеозологии беспозвоночных и палеоботанике; заложил основы преподавания палеонтологии</p>
<p><i>Карл Францевич Рюлье</i> (1814–1858), Россия</p>	<p>Дал первые палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции юры Подмосковья</p>
<p><i>Эдуард Иванович Эйхвальд</i> (1795–1876), Россия</p>	<p>Собрал и описал коллекцию ископаемых России, включающую беспозвоночных, позвоночных и растения всего фанерозоя; автор «Палеонтологии России»</p>
<p>Изучение ископаемых в России в XIX в. постепенно приобрело биологическое направление, но биостратиграфические аспекты при этом обязательно сохранялись</p>	
<p><i>Дарвиновский этап (середина – конец XIX в.)</i></p>	
<p>Теоретические и практические достижения палеонтологии как науки на этом этапе тесно связаны с общими успехами в биологии</p>	

<i>Чарльз Дарвин</i> (1809–1882), Англия	Для разработки эволюционного учения привлек палеонтологический материал; выделил закономерности эволюции: необратимость, прогрессивность, адаптивность, монофилетичность, неполнота геологической летописи
<i>Томас Генри Гексли</i> (или <i>Хаксли</i>) (1825–1895), Англия	Установил родственные связи между медузами и полипами, доказал происхождение птиц от пресмыкающихся и т. д.; автор трудов «О зоологических связях человека с низшими животными», «О месте человека в природе»
<i>Вильгельм Генрих Вааген</i> (1841–1900), немецко-австрийское происхождение	Послойно изучал ископаемых; построил филогенетические ряды развития вымерших животных; считал, что смена мутаций может служить основой зональной шкалы
<i>Мельхиор Неймайр</i> (1845–1890), Австрия	Изменяемость видов показал на раковинах брюхоногих моллюсков, причиной изменчивости считал влияние окружающей среды
<i>Владимир Онуфриевич Ковалевский</i> (1842–1883), Россия	Создал новую классификацию копытных; установил принцип радиации; основал эволюционную палеонтологию и палеоэкологию
<i>Луи Долло</i> (1825–1895), Бельгия	Автор рукописи «Законы эволюции»; развивал эволюционную палеонтологию; сформулировал мысль о прерывистости и необратимости эволюции
После организации в 1882 г. Геологического комитета, во главе которого стал геолог и палеонтолог <i>Александр Петрович Карпинский</i> (1847–1936), было начато систематическое изучение геологического строения территории России. Исследования на юге России и в Сибири положили начало накоплению отечественного материала по ископаемым позвоночным	
<i>Последарвиновский этап (первая половина XX в.)</i>	
<i>Лев Семёнович Берг</i> (1876–1950), Россия	Утверждал, что эволюция идет через изменение почти всего состава особей; считал, что онтогенез и филогенез идут по законам: одни признаки повторяют прежние стадии, другие предваряют будущие
<i>Алексей Алексеевич Борисяк</i> (1872–1944), Россия	Изучал четвертичных млекопитающих палеогена; основатель Палеонтологического института АН СССР и его первый руководитель; развивал палеонтологический метод
<i>Сергей Сергеевич Четвериков</i> (1880–1959), Россия	В 1926 г. заложил основу будущей СТЭ (синтетическая теория эволюции) в статье «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики»
<i>Иван Антонович Ефремов</i> (1908–1972), Россия	В 1940 г. сформировал основные принципы учения о захоронении и образовании местонахождений ископаемых животных и растений, выделив его в особый раздел – тафономию
<i>Юрий Александрович Орлов</i> (1893–1966), Россия	Организатор Палеонтологического музея в Москве (1937); автор трудов «Основы палеонтологии» и «Палеонтология беспозвоночных», основал «Палеонтологический журнал»; интересовался палеоневрологией

<p>На дальнейшее развитие палеонтологической науки особое влияние оказали два важнейших события в геологии:</p> <ul style="list-style-type: none"> – разработка радиометрического метода датирования, который позволил присвоить абсолютные даты геологической шкале времени; – разработка теории о движении литосферных плит, что помогло понять географическое распределение древней жизни 	
<i>Последарвиновский этап (вторая половина XX в.)</i>	
<i>Уиллард Франк Либби</i> (1908–1980), США	<p>В 1949 г. разработал радиоуглеродный анализ и продемонстрировал его пригодность на образцах дерева известного возраста. В дальнейшем это открытие послужило применению радиоизотопного метода для определения возраста окаменелых форм жизни</p>
<i>Клэр Кэмерон Паттерсон</i> (1922–1995), США	<p>В 1953 г. впервые достаточно точно определил возраст Земли посредством определения возраста изотопов свинца</p>
<i>Адольф Зайлахер</i> (1925–2014), Германия	<p>Ввел этологию в качестве критерия для классификации ископаемых следов; разработал концепцию ихнофиций – совокупности следов окаменелостей, которая дает представление об условиях, в которых обитали их формирующие организмы</p>
<p>В течение последних двух десятилетий XX в. возрос интерес к массовым вымираниям и их роли в эволюции жизни на Земле. Возобновился интерес к кембрийскому взрыву, во время которого появились планы строения большинства типов животных. Открытие окаменелостей эдиакарской биоты и развитие палеобиологии расширили знания о жизни задолго до кембрия</p>	
<i>Современная палеонтология (XXI в.)</i>	
<p>На службе современной палеонтологической науки всевозможные томографы и ускорители частиц, компьютерные технологии и т. д. Сегодня ученые могут создать 3D-модель остатков животного, даже не извлекая его из породы. И это только начало новых открытий</p>	

1.2. Направления палеонтологии

В табл. 2 представлены основные и новаторские направления в палеонтологии.

Таблица 2

Примеры некоторых направлений палеонтологии

<i>Направление</i>	<i>Объекты исследований</i>
Таксономическое	Характеристика биоразнообразия и систематика древних животных и растений, описание региональных фаун и флор
Морфофункциональное	Объяснение функций морфологических признаков, которые наблюдаются у древних организмов
Филогенетическое	Изучение развития разных по рангу таксонов древних организмов, построение схемы этапов становления и развития отдельных

	групп древних организмов, вплоть до момента возможного исчезновения
Палеоэкологическое	Изучение сложных связей между организмами и средой их обитания
Палеобио-географическое	Характеристика распространения на поверхности Земли в прошлом таксономических групп разного ранга и причин, которые влияли на изменение площадей этого распространения
Биостратиграфическое	Выявление закономерностей распределения ископаемых в осадочных горных породах
Новаторские направления	
Палеонтология докембрия	Изучает огромный интервал, включающий в себя $7/8$ всей биологической истории Земли. В настоящее время ученые создали целостную картину биоты этого периода
Молекулярная палеонтология	Характеристика молекулярных следов жизнедеятельности древних организмов – «хемофоссилии»
Бактериальная палеонтология	Изучение ископаемых бактерий во всех осадочных горных породах: пересматриваются многие взгляды на процессы седиментации в прошлом, на процессы рудообразования, нефте- и газонакопления и биоминерализации
Биосферная палеонтология	Изучает причины биотических кризисов в прошлом

1.3. Разделы палеонтологии

Выделяют более 25 разделов палеонтологии, которые оформились в основном во второй половине XX в. и разрабатываются до сих пор (табл. 3). Рассматривают два основных блока.

К первому относятся разделы, которые составляют основное содержание и фундамент палеонтологии: палеозоология (палеонтология) беспозвоночных и позвоночных, палеоботаника, палеонтологические проблематики, микропалеонтология, протистология, докембрийская биота, палео: неврология, фаунистика, флористика, биогеография, ихнология, биогеохимия; молекулярная, эволюционная, бактериальная палеонтологии; палеоэкология и экогенез, геобиология, тафономия, актуопалеонтология, биоминерализация, фоссилизация.

Второй блок связан с практическим применением палеонтологии в геологии: био-, эко-, климатостратиграфия, событийная и секвентная стратиграфия. Стратиграфия – наука, раздел геологии об определении относительного геологического возраста слоистых осадочных и вулканогенных горных пород, расчленении толщ пород и корреляции различных геологических образований (табл. 3).

Примеры некоторых разделов палеонтологии

Раздел	Объект изучения
Палеозоология беспозвоночных	Изучает всех ископаемых животных за исключением представителей типа Хордовые (<i>Chordata</i>)
Палеонтология позвоночных	Изучает хордовых, преимущественно один из его подтипов – Позвоночные (<i>Vertebrata</i>)
Палеоботаника	Исследует ископаемые растения
Палеоэкология и экогенез	Занимается взаимоотношением древних организмов со средой обитания
Палеобиогеография	Занимается закономерностями пространственного распределения ископаемых фаун и флор. Тесно связана с палеофаунистикой и палеофлористикой
Тафономия	Исследует закономерности перехода живого вещества в ископаемое состояние
Геобиология	Эволюция биосфер геологического прошлого планеты
Палеобиогеохимия	Обобщает результаты биоминерализации, фоссилизации и литогенеза
Актуопалеонтология	Изучает переход современных форм в «захороненное» состояние
Биостратиграфия	Стратиграфическое расчленение и стратиграфическая корреляция проводятся по ископаемым остаткам

1.4. Палеонтологические методы

Объектами исследования палеонтологии служат любые сохранившиеся в слоях пород остатки организмов и следы их жизнедеятельности.

Остатки древних организмов называют *ископаемые, окаменелости, органические остатки, фоссилии*. Чаще всего в ископаемом состоянии встречаются скелеты организмов, их части и слепки.

Палеонтологические методы заключаются в изучении останков живых организмов (рис. 1, табл. 4). Они основаны на следующих принципах:

- эволюционность развития органического мира;
- этапность смены не повторяющихся во времени комплексов организмов;
- необратимость эволюции органического мира.

Основные положения палеонтологических методов:

- для каждого комплекса осадочных образований характерны присущие только этому комплексу ископаемые организмы;
- толщи осадочных пород, имеющие одинаковый возраст и отложившиеся в одинаковых физико-географических условиях, содержат близкие ископаемые организмы;
- вертикальный разрез осадочных пород всех материков имеет одну и ту же последовательную смену ископаемых организмов.

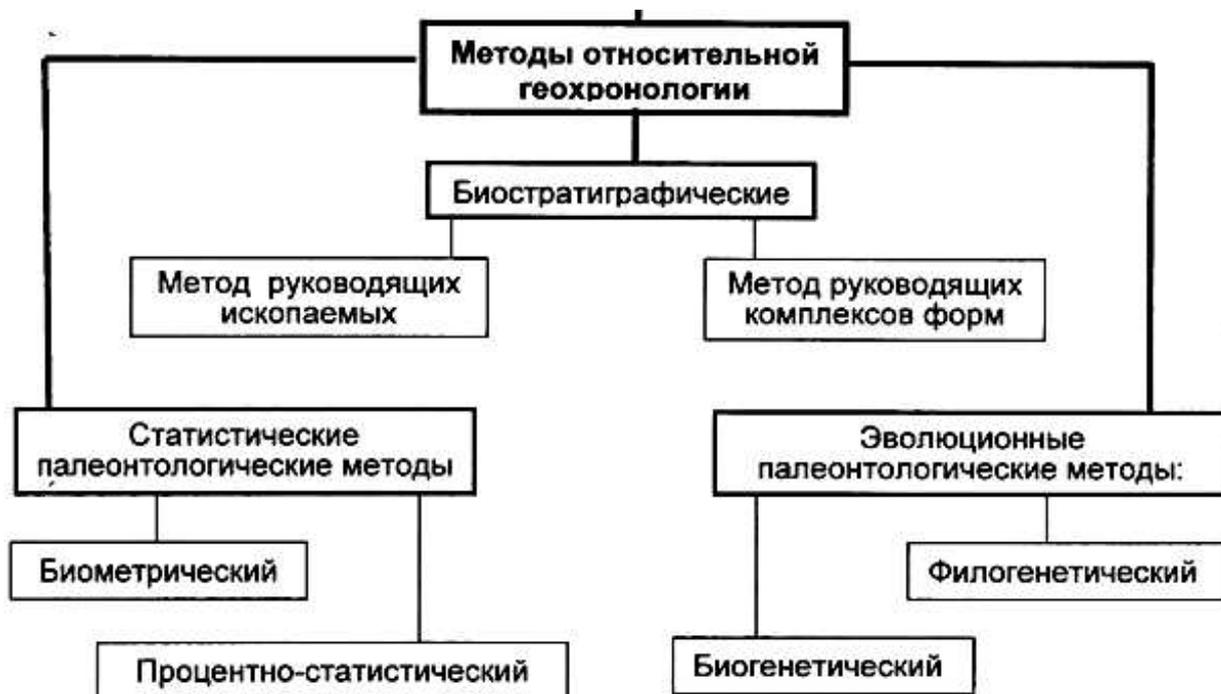


Рис. 1. Палеонтологические методы
(Михайлова, 2006)

Таблица 4

Характеристика методов палеонтологии

Методы	Характеристика
1. Биостратиграфический: определение относительного возраста осадочных толщ земной коры по сохранившимся в них ископаемым остаткам организмов	
1.1. Метод руководящих ископаемых	<p>Для определения геологического возраста используют не все ископаемые организмы, а руководящие. Руководящие формы – остатки или отпечатки вымерших организмов (окаменелости), наиболее типичные для отложений земной коры определенного геологического возраста.</p> <p>Характеристика:</p> <ul style="list-style-type: none"> • быстрая эволюция (до 10–30 млн лет); • небольшое вертикальное и широкое горизонтальное распространение; • характерные черты; • хорошая сохранность; • частая встречаемость. <p>Сложность в проявлении рекурренции – присутствие одних и тех же руководящих форм в различных стратиграфических горизонтах</p>
1.2. Метод руководящих комплексов форм	<p>Из-за рекурренции использование только руководящих форм без учета сопутствующего комплекса ископаемых может привести к стратиграфическим ошибкам. Поэтому изучают целый комплекс форм за определенный геологический период. По их значению выделяют:</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>характерные (контролирующие) формы</i> – существуют в пределах изучаемого времени; известны до изучаемого времени и исчезают во время него; расцвет их приходится на изучаемое время, а исчезают после него;

	<ul style="list-style-type: none"> • <i>колониальные формы</i> – появляются в конце изучаемого периода, по ним устанавливают стратиграфическую границу; • <i>доживающие (реликтовые) формы</i> – характерные для предыдущего времени, а в изучаемое время становятся редкими и исчезают; • <i>рекуррентные формы</i> – развитие их испытывает в какой-то момент затухание, но с возобновлением благоприятных условий вновь наступает их расцвет
2. Статистические палеонтологические методы:	
2.1. Процентно-статистический	Определение относительного возраста изучаемого слоя производится путем подсчета процентного содержания общих видов ископаемых форм с формами эталонного разреза
2.2. Биометрический	Применяют в целях корреляции разрезов; основан на применении математической обработки результатов измерений различных признаков организмов, их относительных величин (удлиненность раковины, отношение высоты раковины к длине, выпуклость или отношение выпуклости створки к высоте и т. д.); по полученным данным строят кривые изменчивости
3. Эволюционные палеонтологические методы:	
3.1. Филогенетический	В основе лежит принцип установления родственных связей между организмами (филогенез – историческое развитие предков данной формы)
3.2. Биогенетический	Сравнительно-анатомический или сравнительно-эмбриологический: изучается онтогенез (индивидуальное развитие организма), т. е. прослеживаются стадии развития особи от зародыша до взрослого состояния
!!! Изучение филогении и онтогении групп животных позволяет установить появление и развитие относительных признаков и применить их для биостратиграфии (царство, тип, класс, отряд, семейство, род, вид)	

Важнейшими и классическими руководящими формами среди макрофоссилий являются:

- брахиоподы (плеченогие моллюски) – палеозой, мезозой;
- иглокожие – палеозой, третичные отложения;
- трилобиты (трехлопастные раки) – кембрий, силур;
- головоногие, куда входят:
 - наутилоидеи – ранний палеозой;
 - аммоноидеи – силур-мел;
 - белемниты – юра-мел;
- граптолиты (писчие камни) – ордовик-силур;
- гастроподы (брюхоногие моллюски) – третичный – четвертичный периоды;
- пластинчатожаберные (двустворчатые моллюски) – третичный – четвертичный периоды.

Методика изучения ископаемых

Изучение ископаемых состоит из следующих этапов: полевые сборы фоссилий, химико-техническая (препарирование) обработка найденных образцов и научная обработка.

Ископаемых можно собирать из коренных отложений местонахождения (обнажение горных пород или керн скважины), из осыпи и ледниковых валунов, но наиболее ценную информацию можно получить только из отложений, залегающих в коренных обнажениях. Полевые работы состоят из расчистки отложений в местонахождении, полойного описания отложений всего разреза, сплошного отбора образцов по всему разрезу на микроорганизмы или в поиске и отборе макрофауны и флоры.

Характер сборов ископаемых зависит от трех основных факторов: что собирают (макрофоссилии или микро- и нанофоссилии), с какой целью собирают (биостратиграфические, палеоэкологические, тафономические исследования, сборы музейных коллекций и т. д.), от времени, отпущенного на сборы, и от финансового обеспечения.

В полевом дневнике и на этикетке для образцов указывают следующие данные: название организации, административный адрес, географический адрес, градусную привязку, литологическую характеристику пород, мощность слоя, геологический (геохронологический) возраст, дату, фамилию и инициалы коллектора. Должны быть зарисованы выходы отложений и особенности отдельных фрагментов, указаны места отбора образцов и их номера.

Способы препарирования ископаемых в лабораторных условиях:

- макрофоссилии очищают от частиц породы с помощью воды и щеток, реже с помощью дробления породы или нагревания и последующего охлаждения;
- изготавливают шлифы (если отделить ископаемое от породы невозможно);
- микро- и нанофоссилии извлекают с помощью различных растворов, содержащих кислоты, щелочи, соли и пр., и помещают в консерванты (смолы, глицерин, гипс);
- для обугленных остатков растений используют мацерацию: образец последовательно помещают в различные смеси кислот, солей, щелочей, а затем промытый образец заключают в какой-нибудь консервант типа желатина, канадского бальзама, глицерина.

Способы обработки ископаемых:

➤ *шлифование* (изготовление серии шлифов или аншлифов):

шлиф – тонкая пластинка, помещенная между предметным и покровным стеклами в канадскую или пихтовую смолу, которую изучают под микроскопом в проходящем или в отраженном свете;

аншлиф – штуф окаменелости, одна или несколько поверхностей которой пришлифованы и отполированы для изучения в отраженном свете или под бинокулярной лупой;

- *«протравка»* используется для получения рельефа с пришлифованной или необработанной поверхности образца:
химическое травление осуществляют с помощью кислот, щелочей и солей;
физическое травление – с помощью инертного газа, например аргона;
- *реплика* – снятие с поверхности образца тонких оттисков на прозрачных пленках: образец полируют до зеркального блеска или оставляют естественным, затем протравливают кислотой, снимают оттиск с помощью прозрачной фотопленки или постепенно застывающего лака;
- *слепок* – объемная копия различных полостей, оставшихся от фоссилий или находящихся в самих фоссилиях; для заливки используют свинец, целлюлозу, латекс, гипс.

Фоссилии изучают при помощи технических средств: лупы, микроскопов стереоскопических, поляризационных и электронных сканирующих, фотоаппарата, рентгеноустановки, микроанализаторов (для определения химического состава ископаемых), томографа. При изучении мягкотелых организмов и остатков мягкого тела применяют рентгенографию.

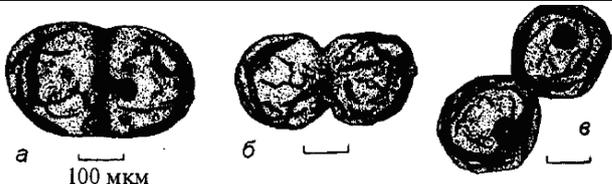
Тема 2. Скелет и биоминерализация

В палеонтологии объектами изучения являются все ископаемые, но наибольшую роль играют скелеты животных и различные остатки растений и насекомых. В широком понимании *скелетом* называют комплекс сильно уплотненных твердых тканей различного состава – от органического до минерального (табл. 5).

Происхождение скелета связано с *биоминерализацией* – совокупностью биохимических процессов, в ходе которых происходит образование неорганических твердых веществ в живых организмах. Так формируются твердые части тела: кости, зубы, раковины, панцири, скорлупа и т. д. Наружные скелеты защищают клетки или мягкое тело и его части от внешних воздействий физического и биологического свойства (механические повреждения, нападения хищников, турнирные бои и т. д.). Внутренние скелеты (иногда и наружные) являются опорой для мягких тканей и органов или выполняют другие функции, как, например, челюстной аппарат, статолиты медуз, отолиты рыб и т. д. У большинства животных скелет эктодермального происхождения; у меньшинства – мезодермального или смешанного типа.

Таблица 5

Классификация скелетов по способу образования

Скелеты	Характеристика	Пример
I. Секретионные – образуются за счет обособления клеточных и тканевых выделений, возникающих в процессе метаболизма		
1. Органические:	<ul style="list-style-type: none"> • Появились на первых стадиях эволюции; • являются матрицей для минеральных скелетов; • в геологическом прошлом, вероятно, появились первыми 	 <p>Органикостенные микрофоссилии: <i>a-v</i> – разные стадии жизненного цикла клеток, существовавших 3,5 млрд лет назад (с 2,5 млрд лет подобные клетки становятся массовыми) (Михайлова, 2006)</p>
<i>Протеиновые</i>	<ul style="list-style-type: none"> • В состав входят простые белки из остатков аминокислот, содержащих, как правило, одну или две аминокислотные группы; • характерны для фораминифера отряда <i>Alogromiida</i>, ископаемых граптолитов (полухордовых) и современных птеробранхий; • к протеиновой группе скелетов близки хрящевые капсулы головоногих моллюсков, защищающие мозг и глаза, хрящевые скелеты круглоротых и хрящевых рыб, состоящие в основном из коллагена, а также шелкоподобные волокна губок (спонгин) и роговые образования (чешуя) позвоночных и кораллов; • породы не образуют 	



Роговая чешуя ящерицы
(Сухов, 2013)



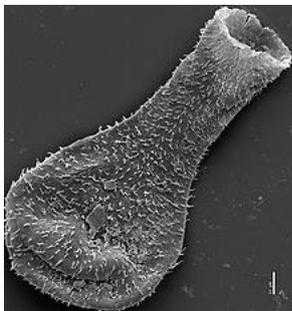
Протеиновый скелет ископаемых граптолитов, ранний палеозой (fossilera.com)



Протеиновый скелет *Dimetrodon grandis*
(Сухов, 2013)

Хитиновые

- Образованы полисахаридом, линейным полимером, состоящим из остатков N-ацетил – D-глюкозамина, объединенных гликозидными связями;
- являются основным компонентом наружных скелетов членистоногих, хитиной, некоторых червей, кишечнополостных (конулят, актиний, гидроидных), брахиопод, мшанок и акритарх;
- входят в состав клеточных стенок грибов и зеленых водорослей;
- хитиновые скелеты беспозвоночных представлены различными минералами карбонатной и фосфатной групп;
- в эволюции некоторых ископаемых прослеживается увеличение содержания минеральной составляющей по сравнению с органической (например, у конулят);
- породы не образуют



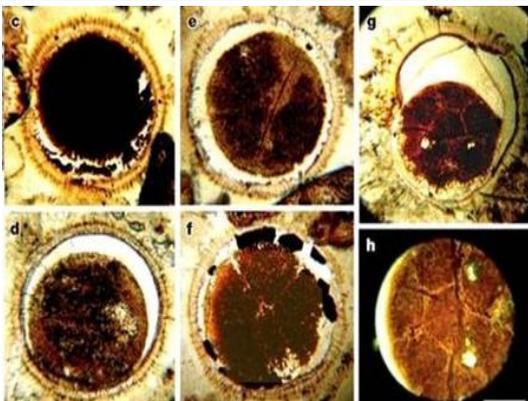
Хитиной, ордовик



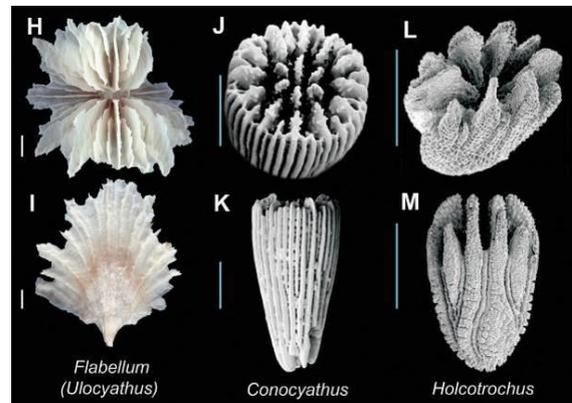
Колония мшанок, ордовик
(ammonit.ru)



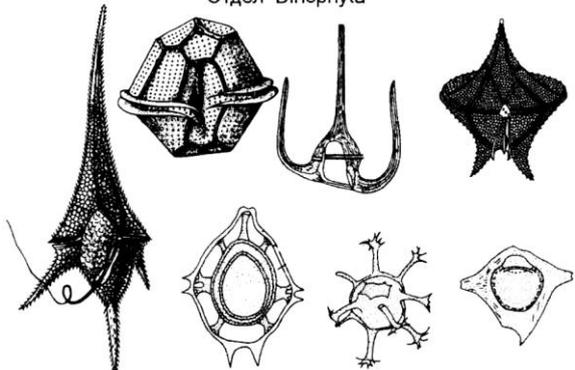
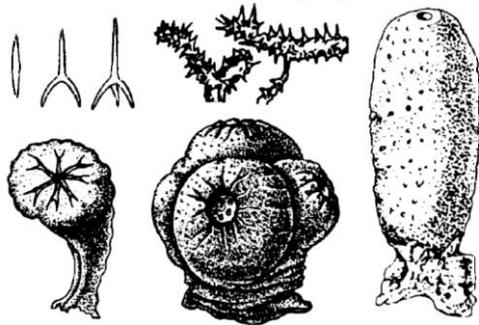
Хитиновые брахиоподы отряд *Lingulida*, палеозой
(Леонтьева, 2016)

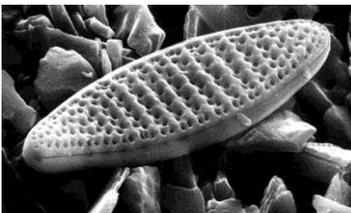
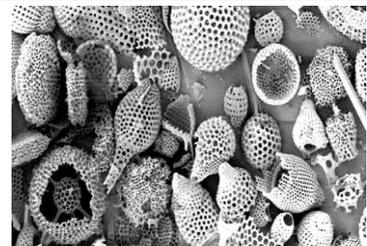


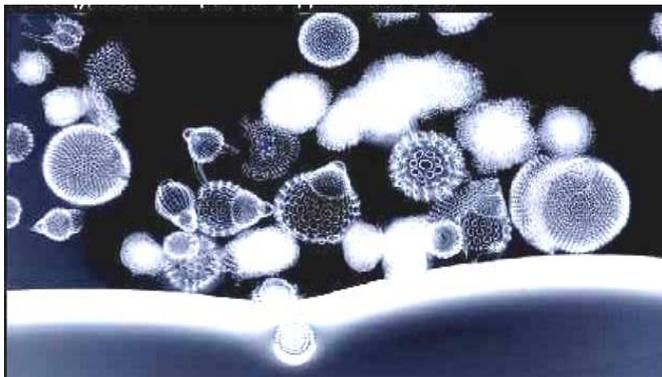
Акритархи из нижнепалеозойских отложений (present5.com)



Ископаемый хитиновый скелет кишечнополостных

<p><i>Целлюлозные</i></p>	<ul style="list-style-type: none"> • Целлюлоза, или клетчатка, – основной компонент клеточной оболочки большинства растений; • у животных целлюлоза есть у асцидий; • относятся к группе полисахаридов; • обладают большой прочностью и нерастворимы в воде; • благодаря целлюлозе ископаемые растения широко представлены в геологической летописи; • клеточная оболочка растений содержит лигнин (составляет основу гумусовых углей) и кутин (воскоподобное вещество); • образование пород: торф, уголь, горючие сланцы 	
<p>Отдел Dinophyta</p>  <p>Динофитовые водоросли с целлюлозным панцирем (Михайлова, 2006)</p>	 <p>Лист папоротника (ammonit.ru)</p>	
<p>2. Минеральные:</p>	<ul style="list-style-type: none"> • В строении принимают участие более 40 минералов: карбонаты и фосфаты кальция, водный кремнезем и соединения железа и т. д.; образование минеральных скелетов идет с различной скоростью у разных видов и у особей разного возраста; • формирование скелета на личиночной стадии известно у иглокожих, моллюсков, брахиопод, мшанок; • бактерии способны осаждать и концентрировать снаружи (и внутри) оболочек минералы из группы карбонатов и фосфатов, соединения железа, оксиды и гидроксиды марганца, соединения серы, цинка, свинца, меди, золота и т. д. 	
<p><i>Известковые</i></p>	<ul style="list-style-type: none"> • Карбонатизированные скелеты; • встречаются во всех пяти царствах; • часто представлены кальцитом, арагонитом; • образование пород: известняк, мергель, писчий мел, доломит, ракушняк и т. д. 	
 <p>Известковый панцирь морского ежа (Сухов, 2013)</p>	<p>Subfamily Favositinae Genus Favosites</p>  <p>Палеозойский коралл подкласса <i>Tabulata</i>, кальцит (Сухов, 2013)</p>	<p>Подкласс Calcispongia</p>  <p>Известковые губки (Михайлова, 2006)</p>

<p><i>Кремневые</i></p>	<ul style="list-style-type: none"> • Силицитизированные скелеты; • представлены обычно опалом; • у примитивных животных (солнечники, радиолярии, губки); • у низших растений (диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые – динофлагелляты); • образование пород: спонголит (из спикул губок), радиолярит (из скелетов радиолярий), диатомит (из диатомей); биогенно-хемогенные: трепел, опока 	
 <p>Отряд Triaxonida</p> <p>Кремневые губки (Михайлова, 2006)</p>	 <p>Силицитизированные диатомовые водоросли</p>	 <p>Радиолярии ордовика (ammonit.ru)</p>
<p><i>Фосфатные</i></p>	<ul style="list-style-type: none"> • Фосфатизированные скелеты (как примесь или основной компонент); • преимущественно состоят из апатита, даллита и их производных; • у бактерий, грибов, животных: медуз (статолиты), конулярий, червей, членистоногих, моллюсков, брахиопод, мшанок, иглокожих, хордовых (особенно у позвоночных); • образование пород: биогенный фосфорит (из верхнеюрских аммонитов, нижнеордовикских брахиопод р. <i>Obolus</i>) 	
 <p>Нижнеордовикские брахиоподы рода <i>Obolus</i> (Леонтьева, 2016)</p>	 <p>Фосфатизированные губки мелового периода (ammonit.ru)</p>	 <p>Фосфатизированные конулярии (ammonit.ru)</p>
<p><i>Стронциевые</i></p>	<ul style="list-style-type: none"> • Климатический, геохимический (для карбонатных пород) индикатор; • геохимическая диагностика рифовых толщ; • палеобиохимические реконструкции; • чем больше арагонита, тем больше в осадках стронция; • при трансформации арагонита в кальцит происходит потеря стронция; • входит в состав около 40 минералов (как примесь): целестин и стронцианит; • примеры: обогащает арагонитовые скелеты, скелеты, сложенные магниальным кальцитом, объединяет рифогенные породы 	



Минеральный скелет радиолярий из сульфата стронция принимает форму правильных геометрических фигур, состоящих из отдельных игл (ammonit.ru)

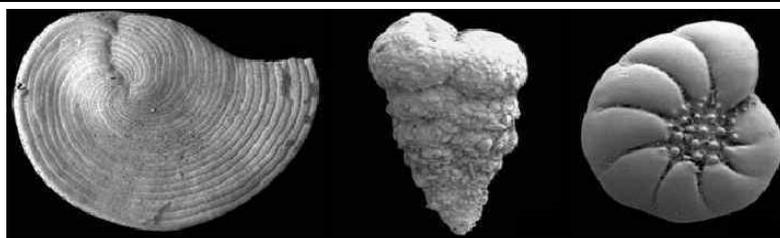


Колония ископаемых кораллов юрского возраста, объединенных стронцием (fossilera.com)

II. Агглютинированные – образуются за счет склеивания посторонних минеральных частиц секреторным органическим цементом

- Цемент: протеин, хитин, слизь и другие органические образования;
- склеиваются любые частицы субстрата – кварцевые, песчано-илистые, известковые, вплоть до микроскопических раковин, редко – только гранатовые зерна или кремневые спикулы.

Примеры: бентосные беспозвоночные – фораминиферы, губки, кишечнополостные, черви, изредка членистоногие



Раковины фораминифер из карбонатных осколков (ammonit.ru)



Раковина кремневой морской губки (pinterest.ru)



Агглютинированные домики ручейников (pinterest.ru)

Тема 3. Факторы и стадии захоронения. Фоссилизация и формы сохранности

Теоретические и практические основы тафономии обосновал И. А. Ефремов (1940). Он ввел термины «тафономия» и «ориктоценоз».

Основой анализа тафономии являются общности (комплексы) организмов, или ценозы, последовательно сменяющие друг друга при захоронении.

Стадии захоронения (рис. 2):

биоценоз → *танатоценоз* → *тафоценоз* → *ориктоценоз*.

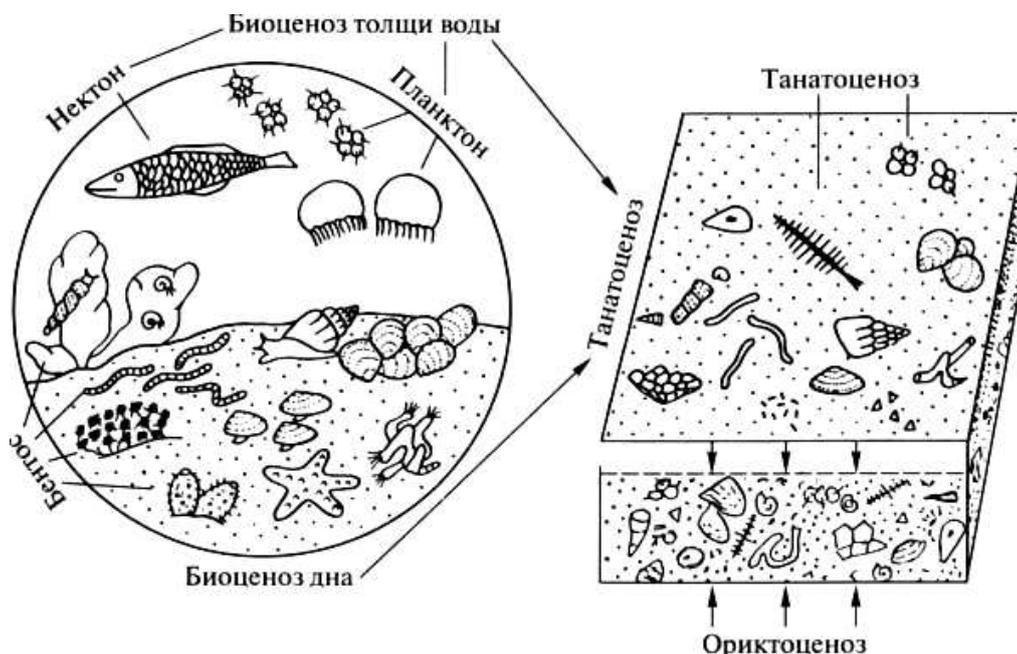


Рис. 2. Стадии захоронения
(Михайлова, 2006)

Биоценоз – сообщество живых организмов, объединенных в единую систему трофическими и экологическими связями);

танатоценоз – комплекс умерших организмов до стадии захоронения;

тафоценоз – захороненные организмы и их остатки до стадии фоссилизации;

ориктоценоз – комплекс окаменелых остатков ископаемых организмов какого-нибудь местонахождения или слоя, прошедших фоссилизацию.

Термин «биоценоз» предложил С. А. Зернов (1913), а термины «танатоценоз» и «тафоценоз» – Е. Васмунд (Wasmund, 1926).

Факторы захоронения

Процессы захоронения зависят от двух основных факторов: биотического и абиотического.

Примеры биотических, или биологических, факторов:

1. Первичная структура умершего организма с определенным строением и соотношением мягкого тела и скелета.

1.1. От мягкотелых бесскелетных форм сохраняются многочисленные отпечатки (рис. 3), ядра, полости и следы жизнедеятельности (знаменитые отпечатки: юрские золенгофенские сланцы Германии, среднекембрийские сланцы Бёрджесс Канады, верхнепротерозойские терригенные породы эдиакары Австралии, венда России, синия Китая).

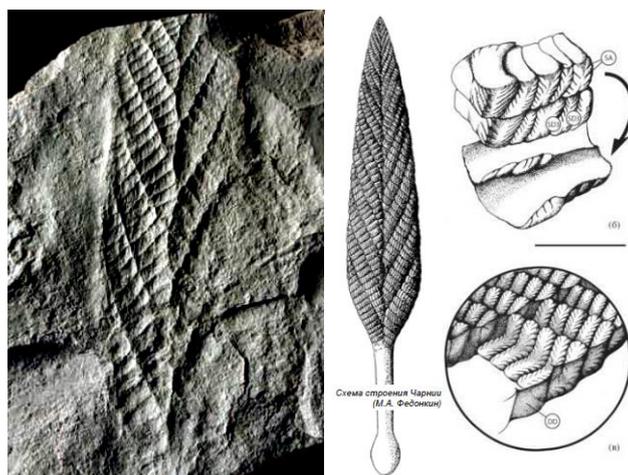


Рис. 3. Отпечаток, рисунок и реконструкция Чарнии (Иванцов, 2008)

1.2. Скелетные формы.

1.2.1. Наилучшее захоронение у тех, кто имел сплошной скелет: раковины, единый панцирь, различные трубки (рис. 4).

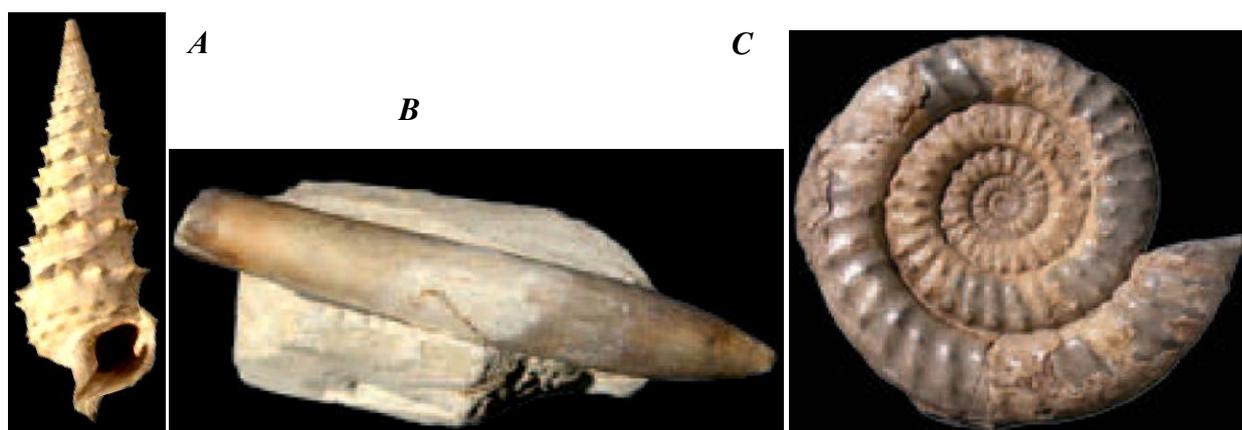


Рис. 4. Захоронение сплошного скелета:

A – *Serratocerithium serratum* (Mesogastropoda, Gastropoda, Mollusca), лютет, эоцен;

B – *Hibolithes* sp. (Cephalopoda, Coleoidea, Mollusca), юра;

C – *Ammonitida* (Cephalopoda, Mollusca), мезозой
(Данукалова, 2009)

1.2.2. Разрозненный тип захоронения для изолированных скелетных элементов: склериты, зубы, чешуи, таблички и т. д. (рис. 5).

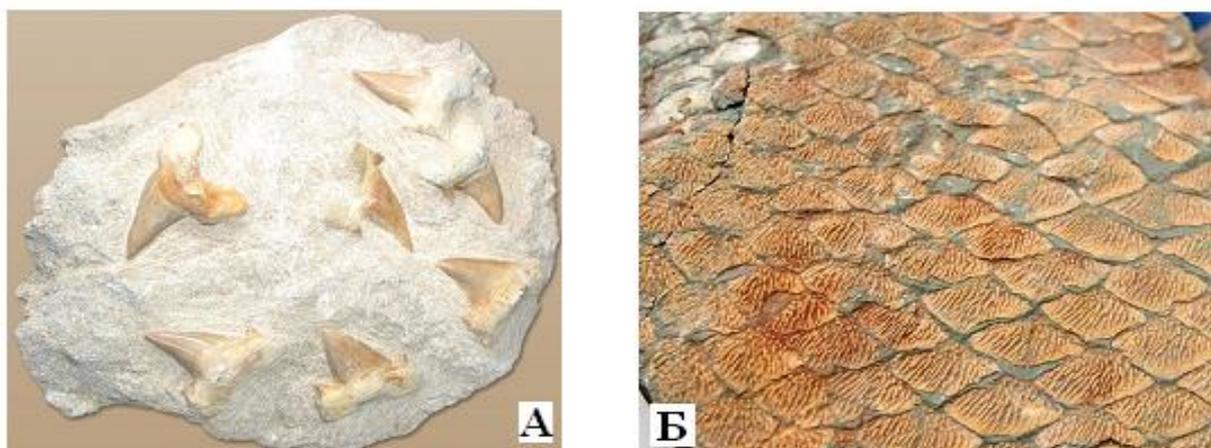


Рис. 5. Окаменелые зубы акул (А) и окаменелая чешуя акул (Б)

1.2.3. Сложные конструкции, которые при захоронении проходят определенные стадии разрушения: панцири ежей, скелеты позвоночных и т. д. (рис. 6).

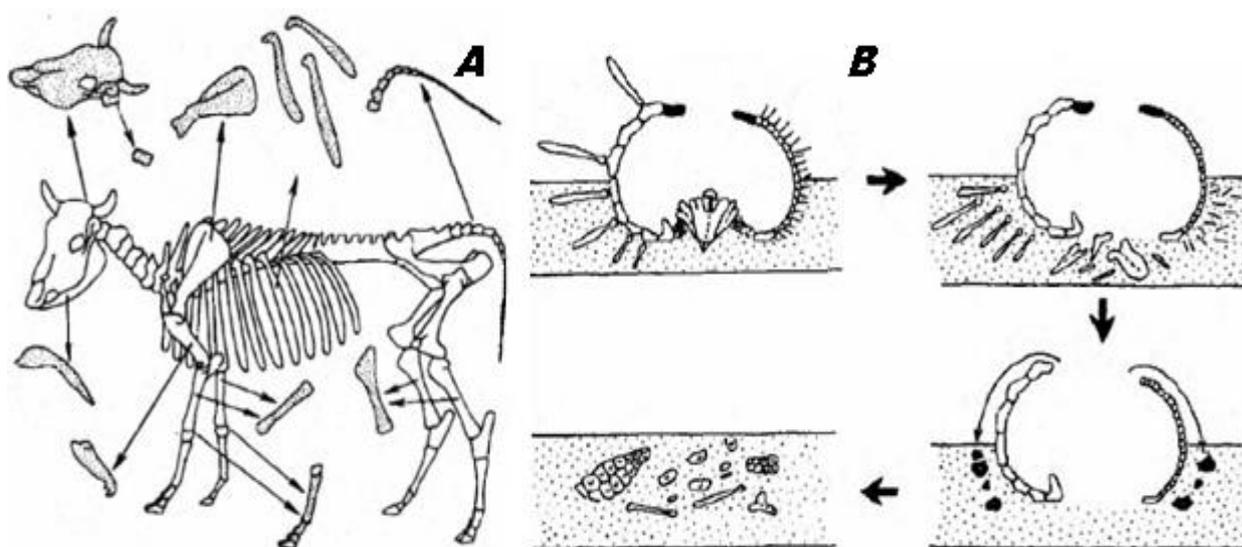


Рис. 6. Стадии разрушения скелета млекопитающих (А) и правильного морского ежа (В) при захоронении и фоссилизации (Михайлова, 2006)

2. Деструкция мягких тканей (и скелета) за счет хищников, падалеядов, бактериального, грибкового и другого биогенного вмешательства.

Примеры абиотических факторов:

1. Процессы осадконакопления и фоссилизации (геологический фактор).

2. Геологическое время (геохронологический интервал), прошедшее от стадии танатоценоза до ориктоценоза.

3. Химические и физические свойства консерванта (осадка в широком понимании), в котором оказывается тафоценоз.

4. Физические свойства среды: направление и скорость течения, солёность воды, влияние минерализованных источников и т. д. (рис. 7).

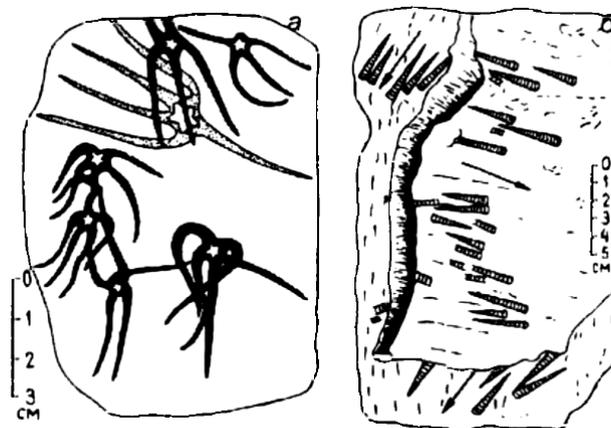


Рис. 7. Влияние течений на расположение окаменелостей:
а – отпечатки офиур на одном уровне напластования;
б – раковинки тентакулитов на соседних уровнях напластования,
стрелки показывают направление течений
(Михайлова, 2006)

Формы сохранности

Общим термином для форм сохранности служат словосочетание «органические остатки» и его синонимы: окаменелости, ископаемые, фоссилии.

Физико-химические процессы перехода организма, а также следов и продуктов его жизнедеятельности в ископаемое состояние называют **фоссилизацией**.

Характеристика процессов фоссилизации:

- условия – погибшие организмы изолированы от атмосферного кислорода, микроорганизмов, течений, ветров и перепадов температуры;
- процессы протекали на дне древних водоемов или на морском мелководье;
- начинается при попадании умершего организма в осадок со стадии тафоценоза (минералы из грунтовых растворов заполняют полости, оставшиеся от погребённых организмов, и замещают исходные органические и неорганические вещества, создавая их каменные копии);
- продолжается до тех пор, пока ископаемое не будет извлечено из породы или вместе с ней (в результате тектонических процессов и эрозии, окаменелости оказываются на поверхности и привлекают внимание людей);
- при фоссилизации основными процессами являются перекристаллизация и минерализация.

Перекристаллизация – процесс изменения кристаллографической решетки и морфологии кристалла при сохранении его химического состава. При этом образуются более устойчивые по отношению к внешней среде модификации минералов (например, биогенный арагонит модифицируется в кальцит, а таблички опала структурируются в бипирамидальный кристалл).

Под **минерализацией** (окаменением) понимают увеличение доли минеральной составляющей по отношению к органической. **Диагенез** – совокупность процессов преобразования рыхлых осадков в осадочные горные породы. **Катагенез**, или «поздняя стадия диагенеза», – преобразование осадочных горных пород (после диагенеза) в метаморфические горные породы.

Частными случаями минерализации являются обызвествление, фосфатизация, окремнение, ожелезнение, пиритизация, заполнение, замещение, псевдоморфозы. Например, при обызвествлении увеличивается доля карбонатной составляющей, компоненты организма «пропитываются» известью (пример: цианобионты в растворах, обогащенных кальцием, и в известково-илистых отложениях). При фосфатизации увеличивается доля фосфатов за счет минералов биогенного и хемогенного происхождения (пример: кембрийские брахиоподы и личинки позднекембрийских членистоногих). Окремнение сопровождается увеличением доли водного кремнезема, т. е. гидрата окиси кремния. Окремнение может быть биогенным и хемогенным. Биогенный кремнезем скелетов радиолярий преобразуется в кварц, почти неотличимый от хемогенного кристалла.

Биоминерализация – процесс образования минералов за счет биосинтеза. Выделяют два пути: «индуцируемый» (концентрация биоминералов происходит без участия органической матрицы) и «матрицируемый» (концентрация биоминералов осуществляется на матрице).

По размерности выделяют три группы ископаемых: *макро-* (более 1–2 мм), *микро-* (десятые и сотые доли миллиметра) и *нанофоссилии* (сотые доли миллиметра и менее).

Микро- и нанофоссилии имеют большое практическое и теоретическое значение для изучения таких групп организмов, как радиолярии, фораминиферы, конодонты, кокколитофориды, кремневые жгутиковые, споры, пыльца, акритархи и микробные сообщества.

По степени полноты и специфики сохранности существует следующая классификация ископаемых: *субфоссилии*, *эффоссилии*, *ихнофоссилии*, *копрофоссилии*, *хемофоссилии* и *гастролиты* (рис. 8).



Рис. 8. Схема фоссилизации
(Леонтьева, 2016)

Характеристика форм сохранности:

1. Субфоссилии:

- имеют наиболее полную сохранность;
- могут сохранять молекулы генетического кода;
- условия формирования: геологически маленький отрезок времени (≈ 2 млн лет), во время которого процессы фоссилизации полностью не успели проявиться;
- консерванты: вечная мерзлота, различные битумы (асфальт, озокерит и др.), золотые пески, вулканический пепел, реже торфяники и лава;
- процессы фоссилизации: замораживание, высушивание.

У *животных*, кроме скелета, сохраняется мягкое тело вплоть до внутренних органов, волосяного покрова и перьев.

Примеры животных (рис. 9): мамонты, носороги и птицы, насекомые в янтаре известны из четвертичных, реже – неогеновых отложений.



Рис. 9. Примеры субфоссилий:

A – мамонт, найденный в вечной мерзлоте (Леонтьева, 2016); *B* – муха в янтаре (Рычкова, 2015)

У *растений* («мумификаты») наблюдается слабоизмененное органическое вещество с клеточной структурой; распространены достаточно широко в палеозойских и мезозойских породах.

Растительные остатки, частично или полностью сохраняющие клеточную структуру, называют *фитолеймами* (рис. 10): семена, орехи, шишки хвойных, древесина, реже листья, захороненные в торфяниках.



Рис. 10. Примеры фитолеймов:

A – окаменевшая древесина; B – ископаемая шишка; C – листья папоротника

Псевдофоссилии (псевдоморфозы), или ложные ископаемые (рис. 11):

– минералогические и литологические образования, имеющие с ископаемыми организмами сходный внешний облик;

– органическое вещество замещается минеральным – кальцитом, кремнием, окисью железа, пиритом.



Рис. 11. Псевдоморфозы:

A – халькантит и атакамит, замещающие мышшь; B – пирит по раковине аммонита *Kosmoceras* (Леонтьева, 2016)

2. Эуфоссилии, или эвфоссилии, (табл. 6):

– мягкое тело разрушено и уничтожено, но его отпечаток или ядро могут сохраниться;

– наиболее многочисленные свидетели органического мира прошлого.

Выделяют две основные группы:

первая группа: скелеты, раковины, панцири, чешуи, зубы и т. д. животных; органические и минерализованные оболочки клеток бактерий, цианобионтов и грибов; листья, плоды, споры, пыльца и другие части растений;

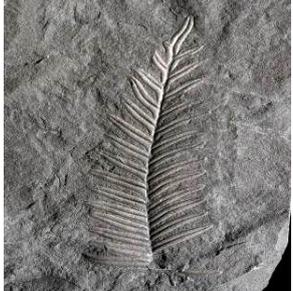
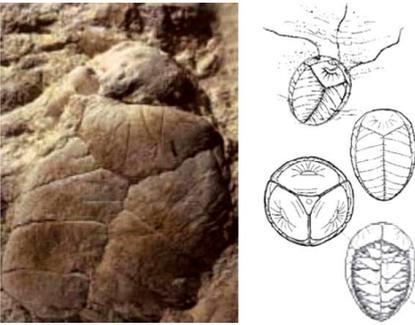
вторая группа: отпечатки (на поверхности осадка имеется уплощенный оттиск от организма или его фрагментов) и ядра (осадок сохраняет объемную полость от организма или объем его составных частей; различают внутренние и внешние ядра). Промежуточные формы сохранности между отпечатком и ядром являются слепками, которые делят на позитивные и негативные.

Таблица 6

Примеры эуфоссилий

1. Сохранившийся скелет		
<p>Неизменный скелет: форма сохранности характерна для четвертичной системы; отсутствуют следы fossilization: скелет легкий, пористый, сохранена прижизненная окраска</p>		
<p>Измененный скелет: а) окаменение (окаменевший скелет), минеральный состав скелета не меняется, меняется кристаллическая решетка – скелет тяжелый, неокрашенный. Пример: арагонит → кальцит</p>		
<p>б) обугливание (обугленный скелет) характерно для скелетов первично органического состава (целлюлоза, хитин, роговое вещество)</p>		

2. Скелет и мягкое тело отсутствуют

<p>Отпечатки: а) мягкого тела</p>	 <p style="text-align: center;">Кимберелла</p>	 <p style="text-align: center;">Лист папоротника</p>
<p>б) скелета</p>	 <p style="text-align: center;">Рептилия</p>	 <p style="text-align: center;">Трилобит</p>
<p>Ядра а) внутреннее ядро образуется за счет заполнения породой внутренних полостей скелета моллюсков, черепных коробок и т. д.; отливки сердцевин стволков (ядра гладкие, имеются отпечатки внутренних элементов строения)</p>	 <p style="text-align: center;">Аммонит</p>	 <p style="text-align: center;">Стебель каламита</p>
<p>б) внешнее ядро образуется сложнее: заключенный в породе скелет растворяется, образовавшаяся полость заполняется породой (ядро шероховатое, ребристое, отражает наружную скульптуру скелета)</p>	 <p style="text-align: center;">Аммонит</p>	 <p style="text-align: center;">Морская лилия</p>
<p>в) слепки позитивные (в кровле слоя) и негативные (в подошве вышележащего слоя)</p>	 <p style="text-align: center;">Вентогирус (поздний венд) и его реконструкция</p>	 <p style="text-align: center;">Трибрахийд</p>

3. Ихнофоссилии (рис. 12, 13):

– представлены следами жизнедеятельности организмов в виде отпечатков или объемных образований: следы отдыха, передвижения по субстрату (ползание, хождение, бег), движения в субстрате (зарывание, сверление, ходы и норы), следы пастбищ в виде поверхностей выедания, следы повреждений разных частей растений насекомыми и т. д. (рис. 12);

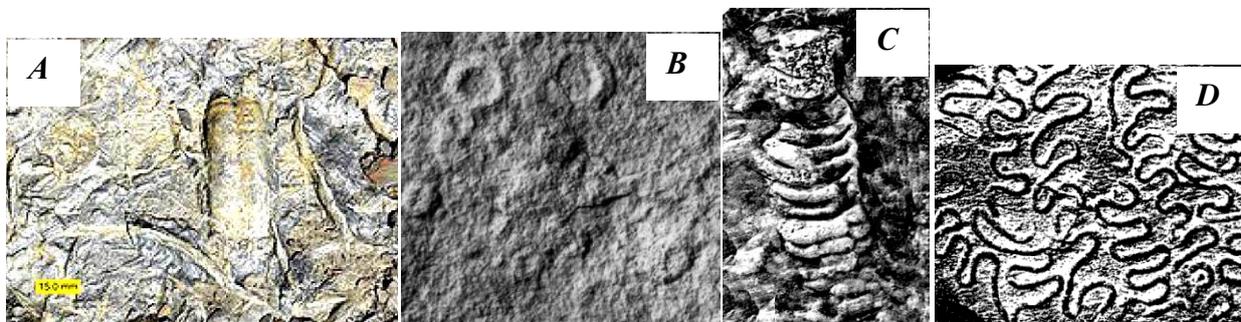


Рис. 12. Примеры ихнофоссилий:

A – ископаемые следы ползания трилобитов рода *Rusophycus* (Сухов, 2013);
B – выход норки на поверхность *Arenicolites* isp.; *C* – прямолинейные норки *Iterichnus ternarus* (Беккер, 2013); *D* – система туннелей из третичных турбидитов Италии (Микулаш, 2006)

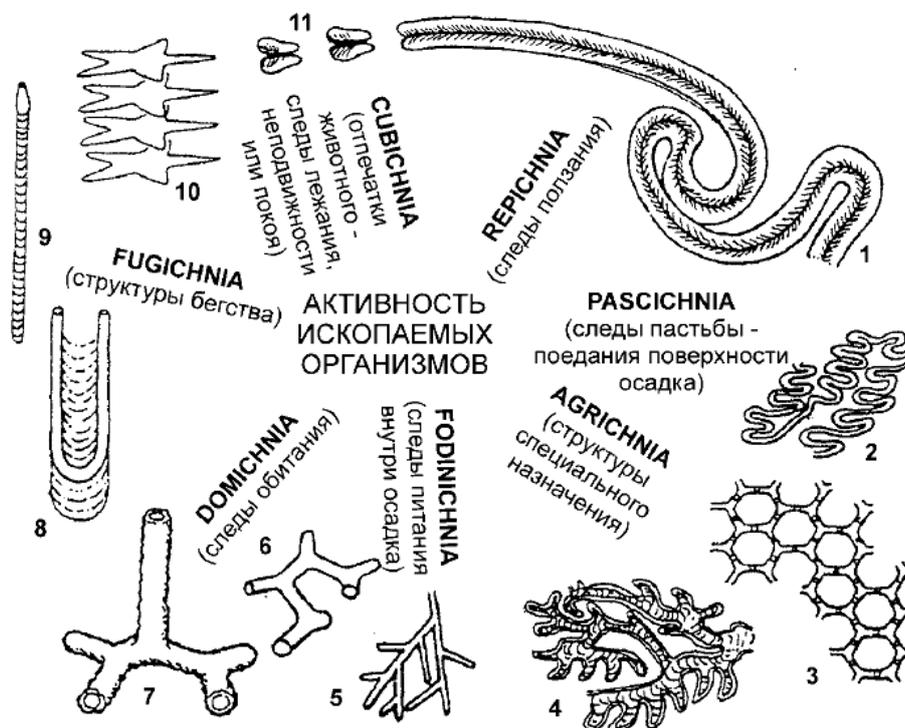


Рис. 13. Этологические категории ископаемых следов жизнедеятельности:

1 – *Cruziana*; 2 – *Cosmorhaphes*; 3 – *Paleodictyon*; 4 – *Phycosiphon*;
 5 – *Chondrites*; 8 – *Thalassinoides*; 7 – *Ophiomorpha*; 8 – *Diplocraterion*;
 9 – *Gastrochaenolites*; 10 – *Asteriacites*; 11 – *Rusophycus*
 (Микулаш, 2006)

– трудности в определении систематического положения организма (одинаковые следы могут оставлять разные представители фауны) и его определение только в пределах групп крупной систематической категории (беспозвоночные, позвоночные, трилобиты и т. д.);

– имеют большое значение для восстановления условий палеобассейнов (при отсутствии других органических остатков);

– ископаемые следы беспозвоночных разнообразнее и многочисленнее, чем у позвоночных;

– морфология следов хорошо фиксирует уровень сложности поведенческих реакций (рис. 13).

Биоглифы (рис. 14) – ископаемые следы жизнедеятельности организмов на поверхности или внутри осадочных пород: следы питания, ползания, зарывания организмов в грунт, их норы, ходы, выполненные в рыхлых (черви, моллюски) или плотных скалистых (некоторые двустворчатые моллюски, камнеточцы) грунтах, в раковинах моллюсков и плеченогих (губки, черви);



Рис. 14. Биоглиф *Paleodictyon*, верхний триас (ammonit.ru)

– попадаются микроскопические полости, образованные цианобактериями или грибами на ископаемых остатках животных и растительных организмов;

– индикаторы обстановок и условий формирования осадочных образований.

4. Копрофоссилии:

– формируются за счет конечных продуктов жизнедеятельности организмов (рис. 15);

– окраска копрофоссилий четко отличается от окружающей породы.

Копролиты – окаменевшие экскременты позвоночных животных.

Пеллеты – фекалии современных и ископаемых беспозвоночных (грунтоеды, детритофаги и биофильтраторы, представленные преимущественно червями, моллюсками и иглокожими).

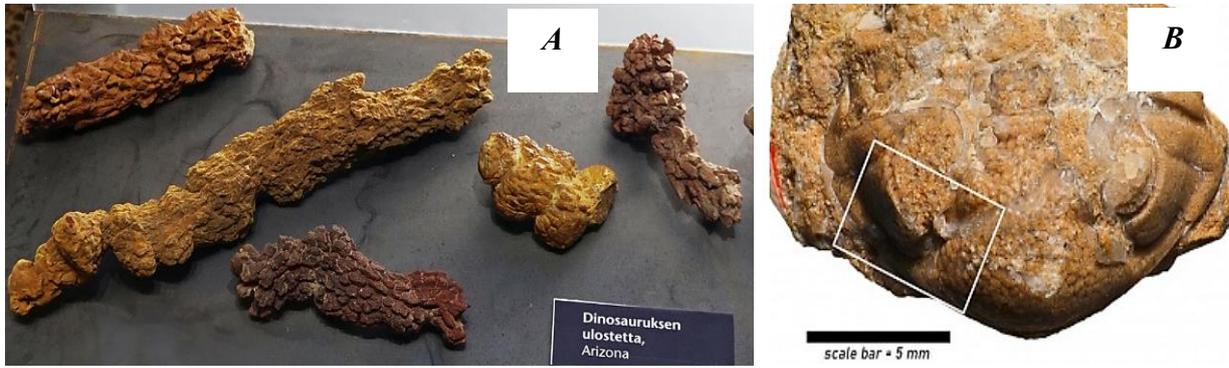


Рис. 15. Копрофоссилии:

A – окаменевшие копролиты динозавров (was.imgix.net);

B – пеллеты в панцире погибшего трилобита *Estoniops exilis* (ammonit.ru)

Биотурбация – процесс биологической переработки осадка, который, пройдя через кишечник, обогащается кальцием, железом, магнием, калием, фосфором и органическими веществами.

Копрофоссилии используются для восстановления пищевых связей прежнего биоценоза.

Продукты жизнедеятельности бактерий и цианобионтов в виде биогенных известняков, фосфоритов, железистых соединений в кварцитах, органического вещества в шунгитах, пластов и конкреций различного минерального состава рассматривают как копрофоссилии с большой долей условности;

– к ним условно относят продукты жизнедеятельности бактерий (образования железистых, марганцевых и фосфоритовых конкреций, графитов, серы, нефти, газа и т. д.) и цианобионтов (строматолиты, онколиты и катаграфии; рис. 16).

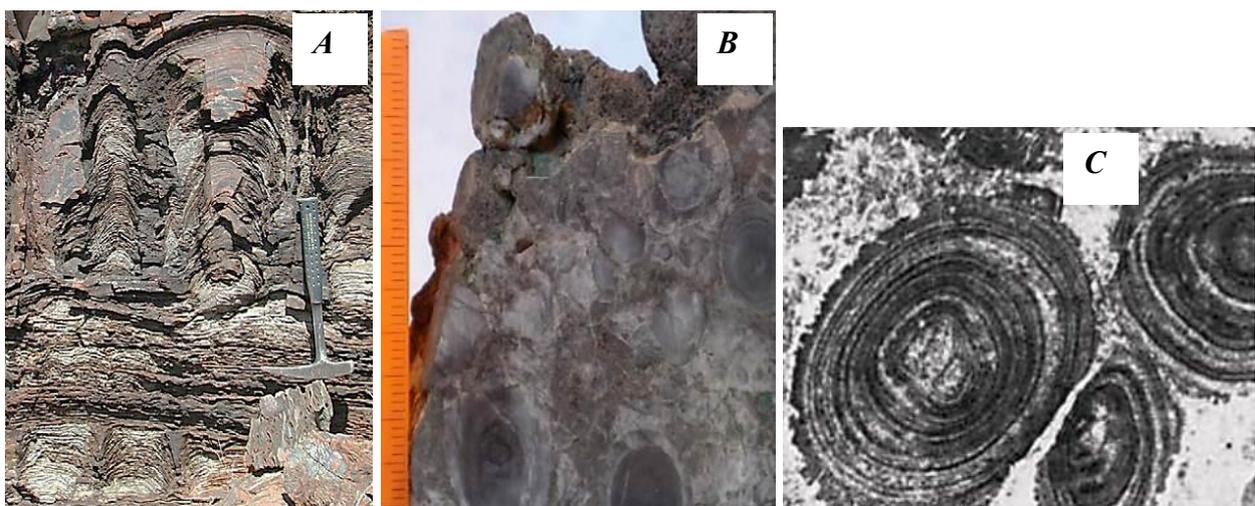


Рис. 16. Копрофоссилии цианобионтов:

A – желваково-столбчатые строматолиты, 2,8–2,6 млрд лет назад;

B – онколиты рифея; *C* – катаграфии *Osagia gigantea* Koroljuk нижнего кембрия (Титоренко, 2012)

5. Хемофосфилии (рис. 17):

- органические молекулы и их фрагменты биогенного происхождения;
- наибольшее количество обнаружено в горючих ископаемых (в нефти);
- состав биомолекул позволяет определить систематическую принадлежность исходного организма (но не морфологию) на уровне царств, реже типов;
- обнаружены ископаемые органические биомолекулы растений, животных, грибов и цианобионтов;
- значение для решения проблемы возникновения жизни и происхождения горючих ископаемых;
- образуются более устойчивые соединения (абиетиновая кислота, затем углеводороды) и завершаются геологически достаточно быстро, формируя своеобразные органические минералы – ретен (шерерит) и фихтелит, структура которых сохраняет углеродный скелет исходных соединений.

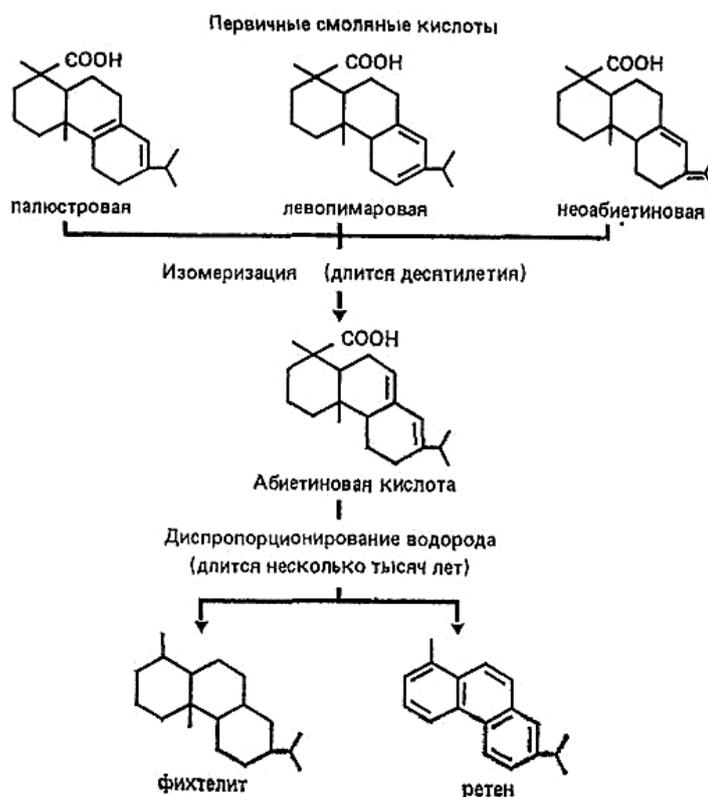


Рис. 17. Самопроизвольные превращения смоляных кислот в погребенной сосновой древесине в торфяной залежи (Скриган, 1981)

6. Гастролиты (рис. 18):

- желудочные камни: представлены камушками, которые использовали ископаемые птицы и динозавры для дробления заглатываемой пищи;
- характерны округлые края и гладкая поверхность;

– находят вместе с костями и скелетами позвоночных, нередко там, где находился желудок;

– по гастролитам оценивают расстояние, которое животное могло преодолевать при жизни.

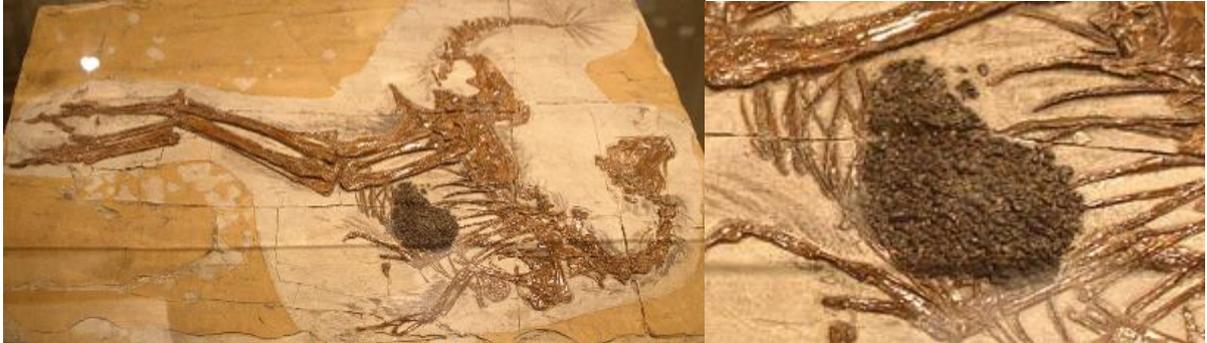


Рис. 18. Гастролиты в желудке каудиптерикса *Caudipteryx fossil*

Тема 4. Палеонтология и геохронология

Практическое применение палеонтологии в основном связано с геологией, преимущественно с биостратиграфическими работами. Палеобиологический, или палеонтологический, метод стал основным при построении международной геохронологической (стратиграфической) шкалы.

Геохронологическая шкала показывает расположение в определенной последовательности условных отрезков времени, на которые делится история Земли. Стратиграфической называется последовательность совокупностей горных пород (геологических тел), слагающих земную кору и образовавшихся в течение интервала геологического времени (табл. 7).

Таблица 7

Пределы длительности геохронологических эквивалентов общих стратиграфических подразделений

(Данукалова, 2009; Леонтьева, 2013)

<i>Стратиграфические подразделения</i>	<i>Геохронологические подразделения</i>	<i>Длительность подразделений, млн лет</i>
Акротема	Акрон	до 2000
Эонотема	Эон	1000–570
Эратема (группа)	Эра	340–65
Система	Период	80–22
Отдел	Эпоха	40–12
Ярус	Век	9–3
Зона (хронозона)	Фаза	1,5–0,7
Раздел*	–	1,0–0,5
Звено*	Пора	0,5–0,2
Степень*	Термо(крио)хрон	80–20 (в средн. 40) тыс. лет

* Используются для отложений четвертичной системы.

На рубеже XVIII–XIX вв. ученые обратили внимание на то, что породы, залегающие друг над другом (разновозрастные), содержат комплексы ископаемых, отличающиеся друг от друга. Расчленение и корреляция пород на основе ископаемых позволили построить геологическую шкалу по относительному принципу «древнее – моложе».

При разработке стратиграфической шкалы были использованы два основных критерия стратификации: расчленение и корреляция. Слои конкретных разрезов, выделенные при расчленении, затем сопоставляли (коррелировали) со слоями уже известных разрезов по сходству ископаемых организмов (метод руководящих ископаемых). Каждая группа слоев с характерным комплексом руководящих ископаемых получила свое собственное название.

Абсолютную продолжительность большинства подразделений в настоящее время вычисляют при помощи изотопного метода; необходимо учитывать, что коэффициент ошибки при этом методе возрастает от молодых отложений к древним. Об изотопном возрасте говорят, когда дают рубежи и объемы в единицах времени, об относительном возрасте – по отношению раньше – позднее (древнее – моложе) и в этом случае используют имена собственные, например: силур, юра, мел и т. д.

Стратиграфия неразрывно связана с геохронологией. Каждое стратиграфическое подразделение соответствует геохронологическому, и наоборот (табл. 7). Границы между стратиграфическими единицами могут быть двух типов: согласные (если стратиграфическая последовательность не нарушена) и несогласные (если последовательность нарушена, отсутствуют отложения какого-то времени). Согласные границы рисуют ровной линией, несогласные – волнистой.

Для фанерозоя в основу построения шкал положен постулат о неповторимости и необратимости эволюции органического мира (палеонтологический метод). Для докембрия палеонтологический метод сложнее использовать из-за неполноты данных или отсутствия ископаемых.

Прилагаемая общая стратиграфическая шкала (табл. 8) представляет собой актуализированный (по состоянию на 2019 г.) вариант табл. 1, 2 и 3 Приложения 1 к Стратиграфическому кодексу России (2019).

Знак (~) отмечает возраст границ ярусов, для которых не утвержден стратотип границы или нет рассчитанного геохронологического возраста.

Помещенные в таблицах индексы стратиграфических подразделений используются в практике картосоставительских работ, в т. ч. индексы ярусов ордовика и силура, утвержденные научно-редакционным советом в 2014 г. Индексы, заключенные в скобки, использовались в геологических картах, изданных до 1986 г.

Общая стратиграфическая шкала
Общая стратиграфическая шкала четвертичной системы

Общие стратиграфические подразделения					Возраст, млн лет	Морская изотопная шкала (Pillans, Gibbard, 2012)	Геохронологические подразделения										
Система	Надраздел (отдел, подотдел)	Раздел	Звено	Степень			Возраст границ стадий, тыс лет	Стадия	Период	Эпоха	Фаза	Пора					
Четвертичная (квартер) Q	Плейстоцен P	Неоплейстоцен Np	Верхнее III	III ₄	0.0117	11.7	1	Четвертичный (квартер)	Плейстоценовая	Неоплейстоценовая	Поздняя						
				III ₃								2					
				III ₂								3					
				III ₁								4					
				II ₆								5					
				II ₅								6					
				II ₄								7					
				II ₃								8					
				II ₂								9					
				II ₁								10					
				I ₆								11					
				I ₅								12					
				I ₄								13					
				I ₃								14					
				I ₂								15					
				I ₁								16					
				Эоплейстоцен E								Верхнее E II	20-35	Четвертичный (квартер)	Плейстоценовая	Неоплейстоценовая	Поздняя
												Нижнее E I	36-64				
				Гелазский**												1.806	
Неогеновая					2.588												
Плиоцен Верхний						103		Неогеновый									
Пьяченцкий								Плиоценная									

** Подразделение квартера в объеме гелазского яруса.

Общая стратиграфическая шкала фанерозоя

Эра-тема	Система, под-система	Отдел, подотдел		Ярус	Возраст, млн лет		
					1	2	
Кайнозойская KZ	Неогеновая N	Плиоцен N ₂	Верхний N ₂ ²	Пьяченцкий N ₂ pic	3.600		
			Нижний N ₂ ¹	Занкльский N ₂ zap	5.333		
		Миоцен N ₁	Верхний N ₁ ³	Мессинский N ₁ mes	7.246		
				Тортонский N ₁ tor	11.63		
			Средний N ₁ ²	Серравальский N ₁ srv	13.82		
				Лангийский N ₁ lan	15.97		
			Нижний N ₁ ¹	Бурдигальский N ₁ bur	20.44		
				Аквитанский N ₁ aqt	23.03		
		Палеогеновая P	Олигоцен P ₃	Верхний P ₃ ²	Хаттский P ₃ h	27.82	
				Нижний P ₃ ¹	Рюпельский P ₃ r	33.9	
			Эоцен P ₂	Верхний P ₂ ³	Приабонский P ₂ p	37.8	
					Бартонский P ₂ b	41.2	
	Средний P ₂ ²			Лютетский P ₂ l	47.8		
				Ипрский P ₂ i	56.0		
	Палеоцен P ₁		Верхний P ₁ ³	Танетский P ₁ t	59.2		
			Средний P ₁ ²	Зеландский P ₁ sl	61.6		
			Нижний P ₁ ¹	Датский P ₁ d	66.0		
	Мезозойская MZ		Меловая K	Верхний K ₂	Маастрихтский K ₂ m	72.1±0.2	
					Кампанский K ₂ km (K ₂ cp)	83.6±0.2	
		Сантонский K ₂ st			86.3±0.5		
		Коньякский K ₂ k (K ₂ cn)			89.8±0.3		
		Туронский K ₂ t			93.9		
		Сеноманский K ₂ s (K ₂ cm)			100.5		
Нижний K ₁		Альбский K ₁ al			~ 113.0		
		Аптский K ₁ a		~ 125.0			
		Барремский K ₁ br		~ 129.4			
		Готеривский K ₁ g (K ₁ h)		~ 132.9			
		Валанжинский K ₁ v		~ 139.8			
		Берриасский K ₁ b		~ 145.0			

Эра-тема	Система, подсистема	Отдел, подотдел	Ярус	Возраст, млн лет		
				1	2	
Мезозойская MZ	Юрская J	Верхний J ₃	Титонский J ₃ tt	152.1±0.9		
			Кимериджский J ₃ km	157.3±1.0		
			Оксфордский J ₃ o	163.5±1.0		
		Средний J ₂	Келловейский J ₂ k (J ₂ c)	166.1±1.2		
			Батский J ₂ bt	168.3±1.3		
			Байосский J ₂ b	170.3±1.4		
			Ааленский J ₂ a	174.1±1.0		
		Нижний J ₁	Тоарский J ₁ t	182.7±0.7		
			Плинсбахский J ₁ p	190.8±1.0		
			Синемюрский J ₁ s	199.3±0.3		
			Геттангский J ₁ g (J ₁ h)	201.3±0.2		
		Триасовая T	Верхний T ₃	Рэтский T ₃ r	~ 208.5	
	Норийский T ₃ n			~ 227		
	Карнийский T ₃ k			~ 237		
	Средний T ₂		Ладинский T ₂ l	~ 242		
			Анизийский T ₂ a	247.2		
	Нижний T ₁		Оленёкский T ₁ o	251.2		
		Индский T ₁ i	251.9±0.024			
	Палеозойская PZ	Пермская P	Верхний P ₃ (Татарский)	Вятский P ₃ v		
				Северодвинский P ₃ s	265.1±0.4	
Средний P ₂ (Биармийский)			Уржумский P ₂ ur			
			Казанский P ₂ kz		270,6	
Нижний P ₁ (Приуральский)			Уфимский P ₁ u			
			Кунгурский P ₁ k	283.5±0.6		
			Артинский P ₁ ar	290.1±0.26		
		Сакмарский P ₁ s	293.52±0.17			
Ассельский P ₁ a		298.9±0.15				
Каменно-угольная C		Верхний C ₃	Гжельский C ₃ g	303.7±0.1		
			Касимовский C ₃ k	307.0±0.1		
		Средний C ₂	Московский C ₂ m	315.2±0.2		
			Башкирский C ₂ b	323.2±0.4		
		Нижний C ₁	Серпуховский C ₁ s	330.9±0.2		
	Визейский C ₁ v		346.7±0.4			
	Турнейский C ₁ t		358.9±0.4			

Эра-тема	Система, под-система	Отдел, подотдел	Ярус	Возраст, млн лет			
				1	2		
Палеозойская PZ	Девонская D	Верхний D ₃	Фаменский D ₃ fm	372.2±1.6			
			Франский D ₃ f	382.7±1.6			
		Средний D ₂	Живетский D ₂ zv (D ₂ g)	387.7±0.8			
			Эйфельский D ₂ ef	393.3±1.2			
		Нижний D ₁	Эмский D ₁ e	407.6±2.6			
			Пражский D ₁ p	410.8±2.8			
			Лохковский D ₁ l	419.2±3.2			
		Силурийская S	Верхняя S ₂	Пржидольский S ₂ ²		423.0±2.3	
				Лудловский S ₂ ¹	Лудфордский S ₂ ld	425.6±0.9	
	Горстийский S ₂ gt		427.4±0.5				
	Нижняя S ₁		Венлокский S ₁ ²	Гомерский S ₁ gm	430.5±0.7		
				Шейнвудский S ₁ shv	433.4±0.8		
	Лландоверийский S ₁ ¹		Теличский S ₁ th	438.5±1.1			
			Аэронский S ₁ ar	440.8±1.2			
			Рудданский S ₁ rd	443.4±1.5			
			Хирнантский O ₃ hr	445.2±1.4			
	Ордовикская O		Верхний O ₃	Катийский O ₃ kt	453.0±0.7		
		Сандбийский O ₃ sd		458.4±0.9			
		Средний O ₂		Дарривильский O ₂ dr	467.3±1.1		
			Дарринский O ₂ dp	470.0±1.4			
		Нижний O ₁	Флоский O ₁ fl	477.7±1.4			
			Тремадокский O ₁ t	485.4±1.9			
		Кембрийская €	Верхний € ₃	Батырбайский € ₃ bt			
				Аксацкий € ₃ ak			
				Сакский € ₃ s	~ 497		
	Средний € ₂		Аюсокканский € ₂ as		500		
			Майский € ₂ m	~ 504,5			
			Амгинский € ₂ am		509		
	Нижний € ₁		Тойонский € ₁ tn				
			Ботомский € ₁ b				
Атдабанский € ₁ at							
Томмотский € ₁ tm		535±1					

Примечание. Геохронологический возраст указан по: 1) International Chronostratigraphic Chart «Version 2018/08» (URL: <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale>); Episodes. 2013. Vol. 36. № 3. P. 199–204; 2) Стратиграфический кодекс России (СПб. : ВСЕГЕИ, 2006. 96 с.).

Общая стратиграфическая шкала докембрия

Акро-тема	Эонотема, подэонотема	Эратема	Система	Отдел	Возраст, млн лет	
	Фанерозойская	Палеозойская	Кембрий-ская	Нижний ϵ_1	535±1	
Протерозойская PR	Верхнепротерозойская PR ₂	Рифейская RF		Верхний V ₂	555–570	
				Нижний V ₁		
				Верхнерифейская RF ₃ (каратавий)	600	
		Среднерифейская RF ₂ (юрматиний)	1030			
	Нижнерифейская RF ₁ (бурзаний)	1350				
	Нижнепротерозойская PR ₁ (карельская KR)				Верхнекарельская KR ₂	1650
					Нижнекарельская KR ₁	2100
Архейская AR	Верхнеархейская AR ₂ (лопийская LP)			Верхнелопийская LP ₃	2500	
				Среднелопийская LP ₂	2800	
				Нижнелопийская LP ₁	3000	
	Нижнеархейская AR ₁ (саамская SM)				3200	

Примечание. Шкала нижнего докембрия утверждена МСК в 2001 г. (Постановления МСК. 2002. Вып. 33) и опубликована в сборнике «Общая стратиграфическая шкала нижнего докембрия России» (Кольский НЦ РАН, Апатиты, 2002). Шкала верхнего докембрия уточнена по материалам, опубликованным в Дополнениях к Стратиграфическому кодексу России (2000). Геохронологический возраст указан по Стратиграфическому кодексу России (2006).

Тема 5. Руководящие ископаемые и их комплексы в архейскую и протерозойскую эры

Во многих учебниках по палеонтологии указывается, что Земля образовалась примерно 4,6 млрд лет назад. Данное предположение ученых сформировалось в конце 40-х гг. XX в. в результате изучения метеоритов и потом неоднократно подтверждалось. В основе его лежит теоретическая предпосылка, что вся Солнечная система образовалась одновременно. Если метеориты одного возраста с нашей планетой, то дата в 4,6 млрд лет принимается.

Однако наиболее древним породам Земли, которые сегодня известны по радиометрическим данным, 4,2 млрд лет. Разницу в 400 млн лет объясняют отсутствием наиболее древних образований на Земле. Принято считать, что первичные породы глубоко метаморфизованные: из них уже не извлечь материал, который был бы пригоден для радиометрических датировок, что объясняет разрыв в геологических датах.

Период добиологической эволюции Земли называют катархеем (4600–4000 млн лет назад) – это геологический эон, интервал геологического времени, предшествовавший архею (безжизненная планета). Долгое время архей и протерозой не разделяли и называли эпохой скрытой жизни или криптозоом (докембрийский период), который противопоставлялся фанерозою (время «явной» жизни) – геологическому эону, начавшемуся ≈ 540 млн лет назад и продолжающемуся по настоящее время.

Общая характеристика докембрийского периода (архея и протерозоя):

- докембрий занимает $\frac{9}{10}$ ($\approx 90\%$) всей истории Земли, или $\frac{7}{8}$ биологической истории нашей планеты;
- медленные эволюционные изменения;
- схематичное дробление на стратиграфические (геохронологические) подразделения;
- геодинамика сопоставима со сменой климатических этапов:

<i>Геодинамика</i>	<i>Климатический этап</i>	<i>Млрд лет назад</i>
Мультиплитная	Безледниковый	3,5–2,9
Малых плит	Эпизодический ледниковый	2,9–1
Плитная	Периодический ледниковый	1–0

- начинает проследиваться тенденция увеличения роли ледникового климата (постепенное похолодание поверхности планеты):
 - 2,9 млрд лет назад – первое оледенение (**Витватерсранд** и **Мозоан Юж. Африки**);
 - 2,4–2,2 млрд лет назад – оледенения в Северной Америке (**гуронское**), Европе (**Балтийский щит**), Индии, Южной Африке (**Трансвааль**), Западной Австралии;
 - 950 млн лет назад – **гнейсеское** оледенение;

- 800 или 700 – **стертское** оледенение;
- 600 – **лапландское (вендское, варяжское)** оледенение;
- применение гипотезы «Земля – снежок» (или «Земля – снежный ком»): предполагается, что планета была полностью покрыта льдом во время гуронского и лапландского оледенений и, возможно, в другие геологические эпохи, что объясняет отложения ледниковых осадков в тропических широтах;
- в настоящее время основной причиной крупных оледенений называют биотический фактор: *гуронское* возникло из-за активной жизнедеятельности цианопрокариот, которая совпала с терминальной фазой тектономагматического цикла; *лапландское* – из-за цианопрокариот и многоклеточной растительности (водорослевые луга из эукариот);
- механизм возникновения крупных оледенений: фотоавтотрофы вовлекают углекислый газ и метан (деятельность колоний – цианобактериальных матов; разнообразие бактерий метанотрофов) в биотические циклы; в результате в атмосфере снижается количество парниковых газов и увеличивается содержание кислорода, что приводит к охлаждению поверхности планеты с последующим оледенением;
- последствия: ледники приводят к падению уровня мирового океана, обмелению шельфов (самых биопродуктивных участков моря, где концентрируется до 90 % живых организмов), вымиранию и биотическому кризису;
- в ледниковые периоды организмы выживают в «оазисах» жизни на Земле с благоприятными условиями (с теплыми водами);
- высокая образующая функция ледников: действуют на подстилающую поверхность агрессивно как наждачная бумага, все континенты обработаны ледниками той эпохи;
- суперконтинент Нуна ($\approx 1,5$ млрд лет назад) имел микроплитный характер и породил кратоны – ядра будущих континентов;
- суперконтинент Родиния (≈ 1 млрд лет назад) был сосредоточен по большей части в южном полушарии;
- нет следов рытья осадков (время «скрытой» жизни);
- вероятно, на границе архей – протерозой запущен механизм тектоники литосферных плит.

5.1. Архейская эра

Жизнь на нашей планете возникла в архейскую эру, которая разделяется на четыре периода: эоархей, палеоархей, мезоархей и неоархей.

1. Эоархей:

- продолжительность: 4,0–3,6 млрд лет назад;
- поверхность покрыта действующими вулканами, лава образовывала материки и океанические впадины, горы и плоскогорья;

- вулканическая активность, высокие температуры и давление привели к образованию различных полезных ископаемых: руд, строительного камня, меди, алюминия, золота, кобальта, железа, радиоактивных минералов и др.;
- $\approx 3,8$ млрд лет назад на Земле образовались первые достоверно подтвержденные магматические и метаморфические горные породы (гранит, диорит, анортозит).

2. Палеоархей:

- продолжительность: 3,6–3,2 млрд лет назад;
- образование первого гипотетического суперконтинента на Земле – Ваальбара и единого Мирового океана, изменивших структуру гребней океанических хребтов;
- процесс увеличения количества воды на Земле;
- объем углекислого газа в атмосфере начал снижаться;
- в водах Мирового океана происходит предбиологическая эволюция;
- появляются первые прокариоты – анаэробные бактерии с гетеротрофным типом питания;
- в осадочных породах ($\approx 3,5$ млрд лет назад) обнаружены биополимеры.

3. Мезоархей (рис. 19):

- продолжительность: 3,2–2,8 млрд лет назад;
- $\approx 2,8$ млрд лет назад суперконтинент Ваальбара начал раскалываться;
- появляются первые фотосинтезирующие организмы – прокариотические цианобактерии и сине-зеленые водоросли.



Рис. 19. Реконструкция поверхности Земли в архейскую эру (А), архейское мелководье со строматолитами (В)
(present5.com)

4. Неоархей:

- продолжительность: 2,8–2,5 млрд лет назад;
- формирование основной массы континентальной земной коры, что свидетельствует об исключительной древности континентов Земли.

5.2. Протерозойская эра

Протерозой (или протерозойская эра) длился ≈ 2 млрд лет и предшествовал палеозою. Началом протерозойской эры принято считать время 2,5 млрд лет назад; окончание ее произошло $\approx 535 \pm 1$ млн лет назад.

Общая характеристика протерозоя:

- на границе архей – протерозой происходит кислородная революция: анаэробная биосфера с отдельными аэробными карманами становится аэробной с отдельными анаэробными карманами;
- сначала атмосферный кислород расходовался на сугубо литосферные процессы;
- точка Пастера пройдена ≈ 2 млрд лет назад: концентрация кислорода достигла 1 % содержания от современного уровня в 21 %, и организмы перешли от анаэробного метаболизма к аэробному (стал выгоден кислородный тип дыхания);
- формирование всех платформ, при этом южные континенты (континентальные ядра) образованы несколько раньше северных;
- образование древних платформ – самых толстых участков земной коры с наиболее древними образованиями (метаморфические, прорванные интрузиями);
- эра водорослей и бактерий;
- эра одноклеточных простейших животных;
- к концу эры возникли самые ранние представители многоклеточных животных (черви, губки и археоциаты);
- жизнь концентрировалась в морских мелководьях;
- на ранний протерозой (2,5–1,6 млрд лет назад) пришелся своеобразный застой: большинство сообществ состояло из простых форм;



Рис. 20. Ископаемая порода с отпечатками акритарх, предположительно – водорослей (А); кварц-мусковитовые сланцы возрастом 1700 млн лет, содержащие ископаемые одноклеточные водоросли (В)
(ammonit.ru)

- в отложениях этого времени обнаружено большое количество окаменелостей – акритарх: микроскопические структуры, останки живых организмов, похожих на современный планктон, которые трудно идентифицировать (рис. 20);
- многие остатки акритарх напоминают современных цианобактерий;
- появление озонового слоя планеты.

Отдельно рассматривают **позднепротерозойский эон** (рис. 21): большую его часть составляет рифей (1650–600 млн лет назад), меньшую – венд (600–535 млн лет назад).



Рис. 21. Реконструкция поверхности Земли
в позднепротерозойский эон
(present5.com)

1. Рифей:

- в раннем рифее повсеместно распространились достоверные эукариоты;
- эукариоты перешли частично к кислородному дыханию или могли чередовать кислородное дыхание с брожением в зависимости от меняющихся условий обитания;
- среди эукариот есть первые планктонные организмы;
- в среднем рифее появились примитивные многоклеточные организмы среди растений и животных (хайнаньская (хуайнаньская) биота – совокупность макроскопических бесскелетных организмов);
- в составе многоклеточных были неподвижные бентосные формы и подвижные илоеды (следы их жизнедеятельности – катаграфии, рис. 22);

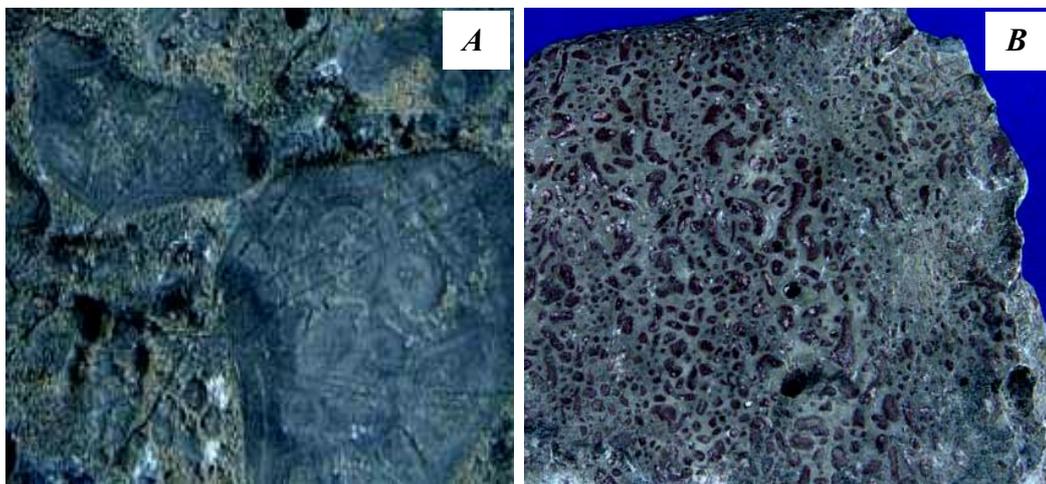


Рис. 22. Онколиты – большие круги и катаграфии –
маленькие ооиды внутри онколитов (А); катаграфии (В)
(ammonit.ru)

- в среднем рифее акритархи представляют остатки фито- и зоопланктона (рис. 23);

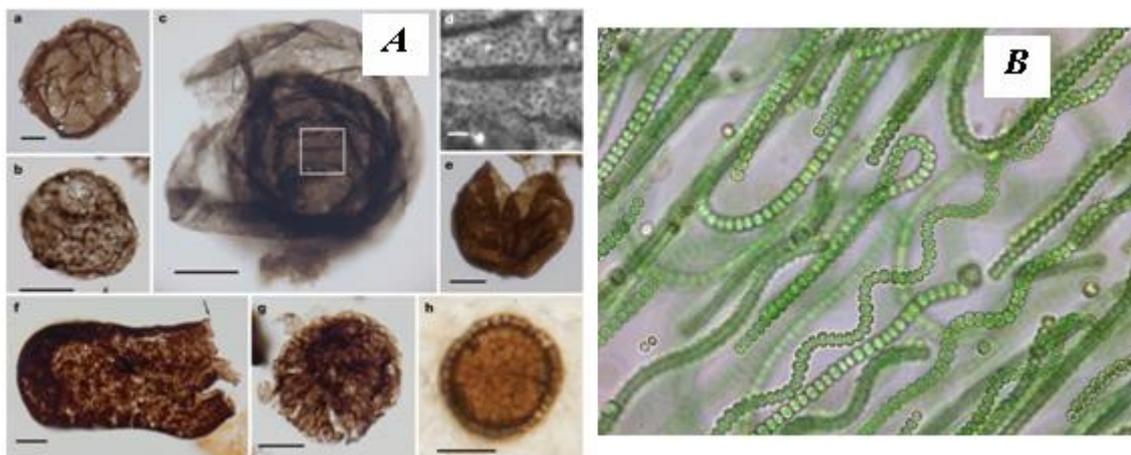


Рис. 23. Акритархи (А) и сине-зеленые водоросли (В)
(present5.com)

- развитие цианобионтов, их остатки жизнедеятельности (строматолиты) имеют важное значение для стратиграфии рифея (рис. 24);
- механизм формирования строматолитов: морская вода используется организмами как гидрокарбонатный раствор – живое существо высасывает его из окружающей среды и провоцирует образование карбонатных корочек на своих поверхностях в клеточных жидкостях, таким образом происходит замещение живого вещества слоистыми карбонатными образованиями;
- этап развития органического мира, начавшийся в среднем рифее, связан с достижением точки Пастера: животные полностью перешли к кислородному дыханию и смогли подниматься к водной поверхности (рис. 25).

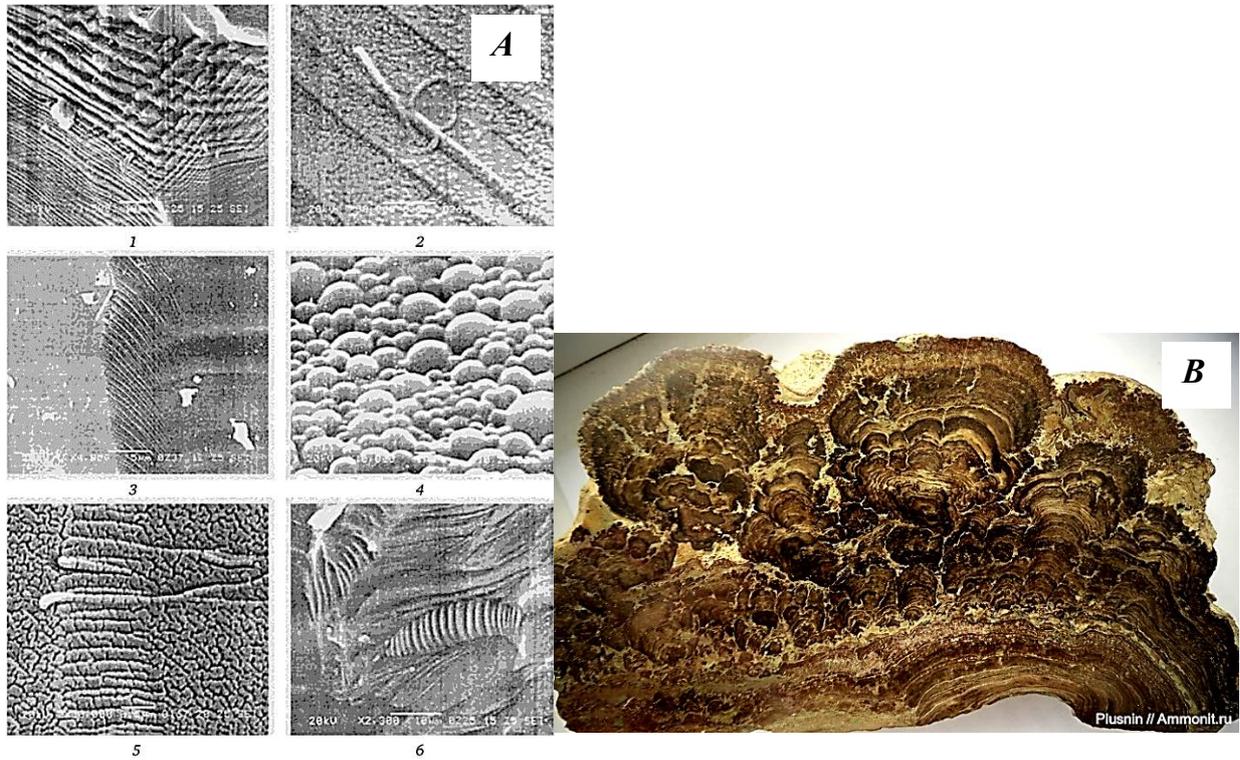


Рис. 24. Электронно-микроскопические снимки биологических объектов из строматолитов при увеличении в 2 300–50 000 раз (А): строматолиты (1), отдельные бактерии (2), цианобактерии – наблюдаются в виде волосовидных образований, вырастающих из единого основания (3), своеобразная колония из шарообразных форм (4); червеобразные формы (5) и формы, состоящие из дискообразных сегментов (6); В – строматолит в разрезе (ammonit.ru)

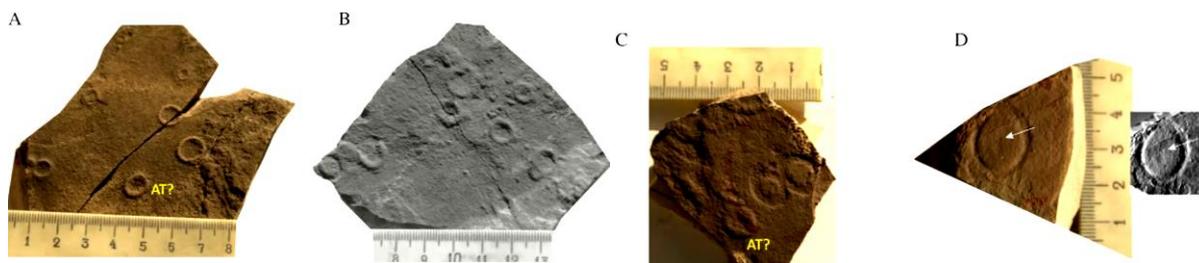


Рис. 25. Позднерифейские планктонные организмы (770 млн лет): *Nimbia occlusa* (B, D) и *Aspidella terranovica* (A, C) (fossilera.com)

Период «конец рифея – начало венда» охарактеризовался крупным лапландским (вендское, варяжское) оледенением.

2. Венд:

- суперконтинент Родиния покрыт ледниками;

- этап становления основных типов животного мира – многоклеточных;
- флора и фауна *относительно холодноводных бассейнов*:
 - одноклеточные и многоклеточные водоросли – метафиты (вендотениды): шнуровидные, кустистоветвящиеся формы или ленты длиной до 150 мм и шириной от 0,5 до 4,5 мм;
 - низшие грибы и разнообразные бактерии, нередко формировавшие слоистые маты;
 - кишечнополостные (медузы, полипы, морские перья), организмы, близкие к червям (сабелледициды) в форме плоских лепешек, имеющих размеры от нескольких сантиметров до 1 м;
- флора и фауна *тепловодных (карбонатных) мелководных бассейнов* (рис. 26):
 - характерно карбонатонакопление;
 - ведущая роль за цианобактериальными сообществами (следы их жизнедеятельности находят в виде рифоподобных карбонатных построек – строматолитов);
 - появились организмы с минеральным скелетом – преимущественно кишечнополостные: мелкие одиночные полипы с карбонатным скелетом («эдиакарская фауна»);
 - есть колониальные организмы;

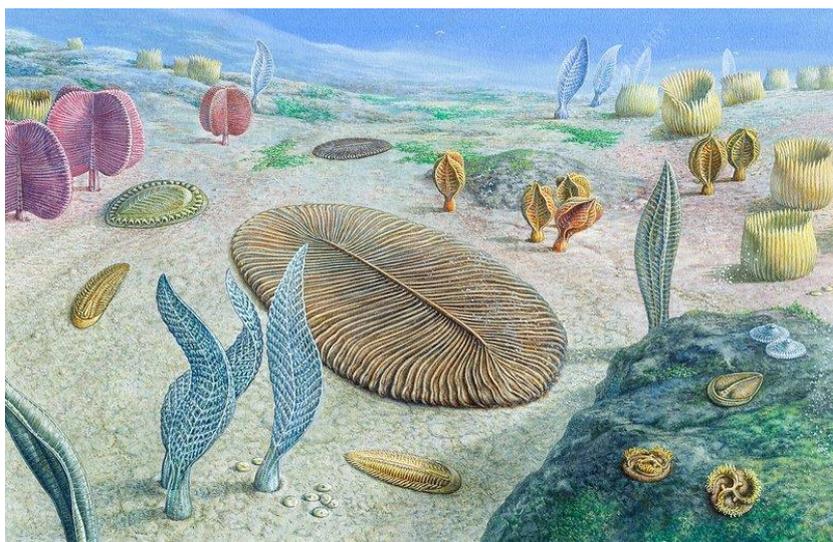


Рис. 26. Реконструкция биоты Венда
(present5.com)

- к концу венда происходит массовое вымирание организмов (главным образом, эдиакарской фауны): причина – появление хищников, которые стали родоначальниками следующей биоты. Доказательства:
 - увеличиваются размеры и количество акритарх, усложняется рельеф их поверхности, что свидетельствует об экологическом давлении (например, со стороны хищников);
 - появляются фекальные пеллеты – результат жизнедеятельности хищников;
 - «кризис акритархов»: они достигают предела своих физиологических возможностей;

- появление хищников и исчезновение акритарх изменяет структуру всего сообщества, что подтверждается при изучении вендо-кембрийских отложений (синих глин из двухвалентного железа).

Вендские ископаемые:

- представлены только отпечатками;
- местонахождение – песчано-глинистые морские отложения на прибрежном мелководье;
- захоронение связывают с катастрофическим накоплением осадков;
- представлены типы симметрии, которых нет у современных животных, например симметрия скользящего отражения; но есть организмы с радиальной и билатеральной симметрией;
- изометрический рост животных;
- среди отпечатков различают:
 - *негативные отпечатки*, вдавленные в поверхность слоя: слепок с верхней стороны захороненного и сдавленного под тяжестью осадка тела животного;
 - *позитивные отпечатки*: слепок с нижней стороны лежавшего на дне тела;
- возникновение отпечатков мягкотелых представителей биоты и их сохранность связаны с отсутствием биотурбаторов, макроскопических трупоедов и хищников, измельчающих пищу;
- отмершая органика подвергалась только микробному разложению.

Руководящие ископаемые венда подразделяются на четыре формальные группы:

1. Трилобозои – донные прикрепленные существа, имевшие тело полусферической формы, элементы внешней морфологии и внутреннего строения которого образовывали подобие трехлучевой спирали: *альбумарес*, *анфеста*, *трибрахидиум* (рис. 27).

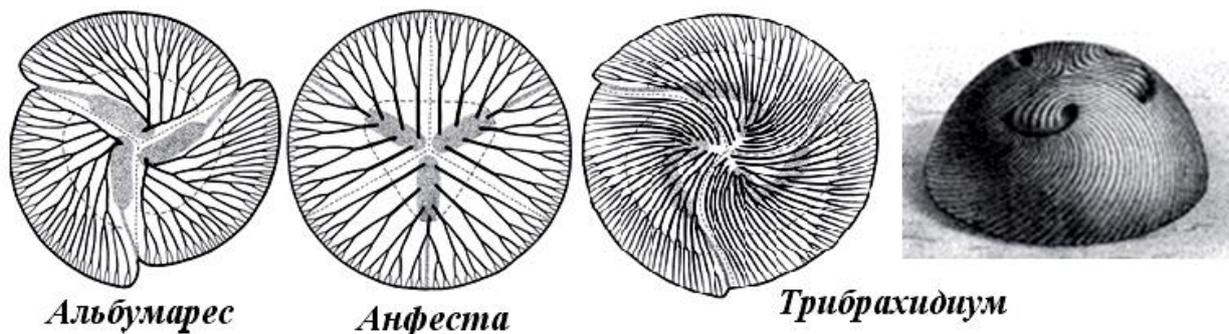


Рис. 27. Трилобозои Венда
(Иванцов, 2008)

2. Проартикуляты – объединяют подвижных донных животных с плоским метамерным телом. Тело проартикулят разделялось на «полусегменты» – изомеры так, что каждый из них имел себе зеркальную пару на противоположной стороне тела, расположенную с небольшим смещением вдоль оси.

Найдены следы проартикулят с отпечатками тела организма – следообразователя на конце. Судя по ним, эти животные обладали необычным для столь больших существ способом питания: распластавшись всем телом по дну, они выедали своей брюшной стороной слой микроорганизмов, покрывавший дно.

Представители: *андива*, *армиллифера*, *археастинус*, *вендия*, *дикинсония*, *ёргия*, *ивовиция*, *онега*, *паравендия*, *тамга*, *цианорус*, *этибайон* (рис. 28).

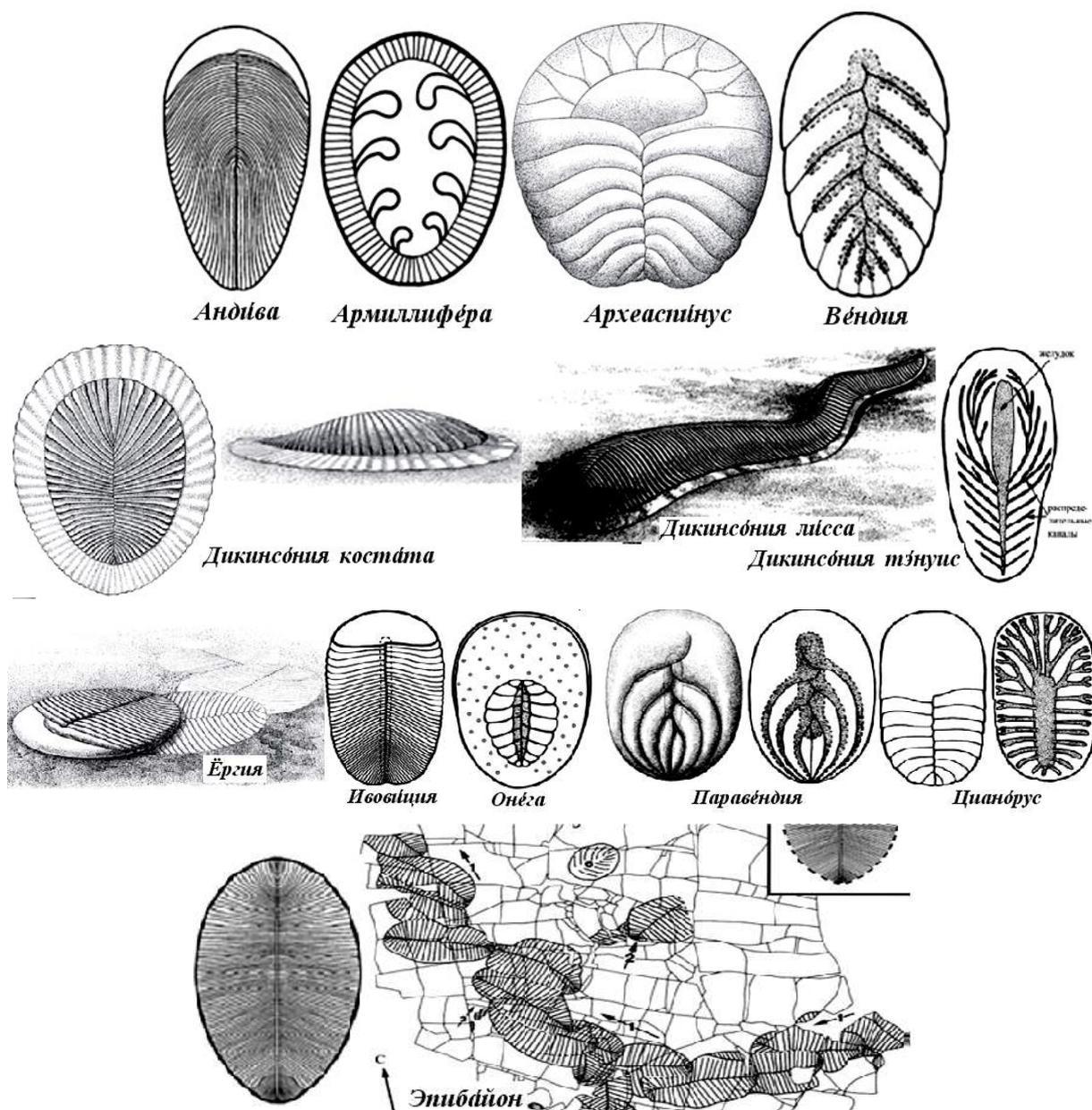


Рис. 28. Проартикуляты венда
(Иванцов, 2008)

3. Петалонамы (рис. 29) – организмы с перовидным или яйцевидным телом, разделенным на множество поперечных элементов. Для всех петалонам характерно радиально-лучевое строение: «перо» могло состоять из 2, 3, 4 лопастей, а «яйцо» – из 3 или 6 секторов.

Перовидные организмы были сидячими, прикреплялись ко дну с помощью широких дисковидных присосок или корнеподобных выростов. Морфологическим аналогом этих организмов в современной биоте могут служить колониальные мягкие кораллы – морские перья (*чарния*, *чарниодискус*, *протодиплевросома*, *хиемалора*).

Яйцевидные были, вероятно, свободно плавающими и напоминали обликом современных гребневиков (*вентогирус*, *онегия*, *рангея*, *чарния*, *чарниодискус*).

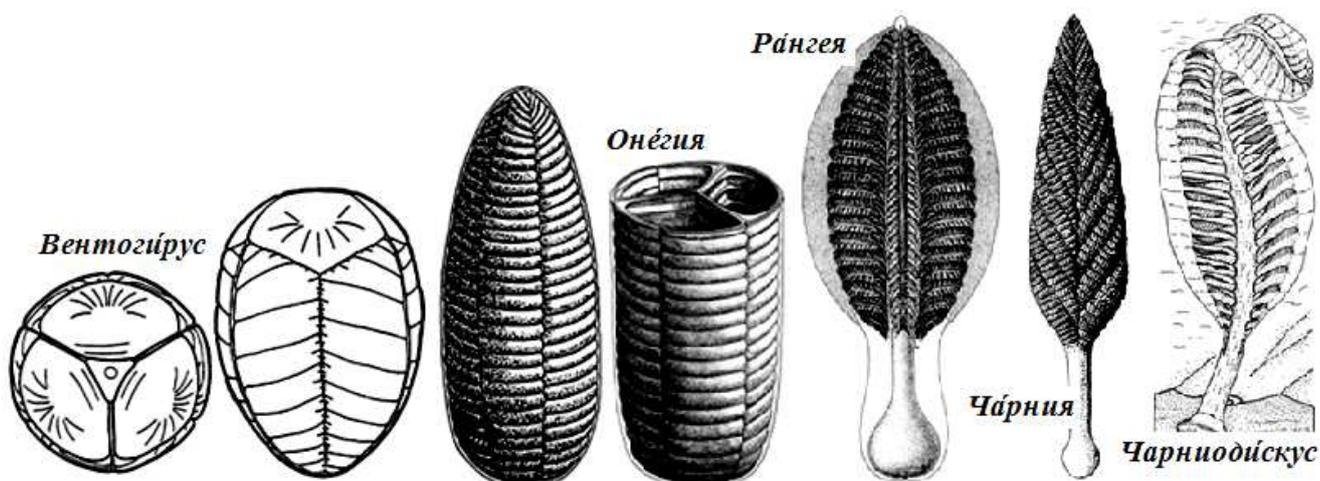


Рис. 29. Петалонамы венда
(Иванцов, 2008)

4. Изредка и с большими сомнениями среди вендских существ удается распознать представителей обычных для настоящего времени типов животных (рис. 30): губок (*вавеликсия*, *федомия*), кишечнополостных (*немиана*, *вендоконулярия*), моллюсков (*кимберелла*), погонофор (*саарина*), членистоногих (*парванкорины*), хордовых (*аузия*).

Интерпретации отпечатков и реконструкции по ним облика вендских животных не являются общепринятыми среди ученых и постоянно, по мере накопления новых данных, изменяются.

Среди форм сохранности микробионтов докембрия выделяются: *микрофоссилии* (окаменевшие или мумифицированные), *минеральные продукты жизнедеятельности*, *хемофоссилии*, или *молекулярные ископаемые*.

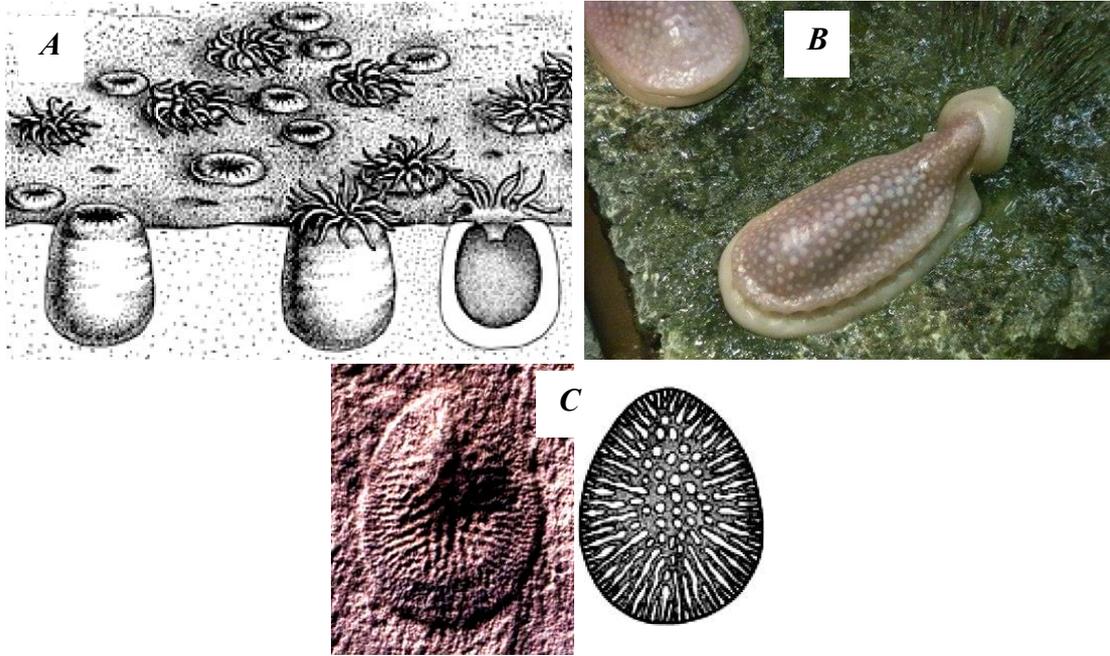


Рис. 30. Животные венда:
A – реконструкция колонии бентосных нематод,
B – реконструкция кимбереллы;
C – отпечаток *Solza margarita* и схема строения Солзы
 (Иванцов, 2008)

Тема 6. Руководящие ископаемые и их комплексы в палеозойскую эру

Фанерозойский эон (эонотема, см. табл. 8) охарактеризовался появлением и распространением животных с секреторными минеральными скелетами. Наиболее его ранняя геологическая эра – палеозой длился около 283 ± 1 млн лет (с 535 ± 1 до $251,9 \pm 0,024$ млн лет назад). В данную эратему присутствуют все пять царств живых организмов, качественное и количественное разнообразие которых различается в геологических периодах палеозойской эры: кембрий, ордовик, силур, девон, карбон и пермь.

Деление на геологические периоды основано на данных стратиграфии:

- во время кембрийской системы возникли трилобиты и множество животных с минеральным скелетом;
- ордовик – время масштабной трансгрессии моря;
- силур охарактеризовался возникновением псилофитов – первых растений, которые вышли на сушу;
- в девоне возникли первые наземные леса, почвы, увеличилось разнообразие рыб («век рыб»);
- каменноугольная система получила свое название в связи с массовым угленакплением в результате широкого распространения голосеменных растений; в это же время происходило слияние древних континентов Лавразии и Гондваны в единый суперконтинент Пангею;
- с пермью связано широкое распространение красноцветных континентальных отложений и отложений соленосных лагун.

6.1. Кембрий (кембрийская система)

Начиная с XIX в. существует геологическая традиция называть некий «этаж» в земной коре согласно определенному эталону: либо по древнему историческому названию местности, либо по названию наиболее древнего ее народа, либо по «знаковой вещи» (например, каменный уголь). Кембрий происходит от слова «Камбрия» – названия Уэльса в Римские времена.

I. Геологическая характеристика

Начало кембрия:

- на планете установился теплый климат с небольшой разницей температуры на полюсах и экваторе;
- на материках стали господствовать влажные жаркие условия;
- температура воды в океане была не ниже $20\text{ }^{\circ}\text{C}$;
- для океанов характерна высокая стратификация;

- атмосфера имела кислородно-углекисло-азотный характер: основную массу составлял азот, количество углекислого газа достигало 0,3 %, содержание кислорода постепенно увеличивалось.

Конец кембрия:

- оледенение;
- резкое понижение уровня Мирового океана;
- уничтожение многих природных зон и вымирание животных организмов.

II. Биотическая характеристика

- Нижнюю границу кембрия выделяют по появлению скелетных организмов: мелких хиолитид, беззамковых брахиопод, губок, археоциат, гастропод и трилобитов семейства *Olenellidae* (рис. 31);

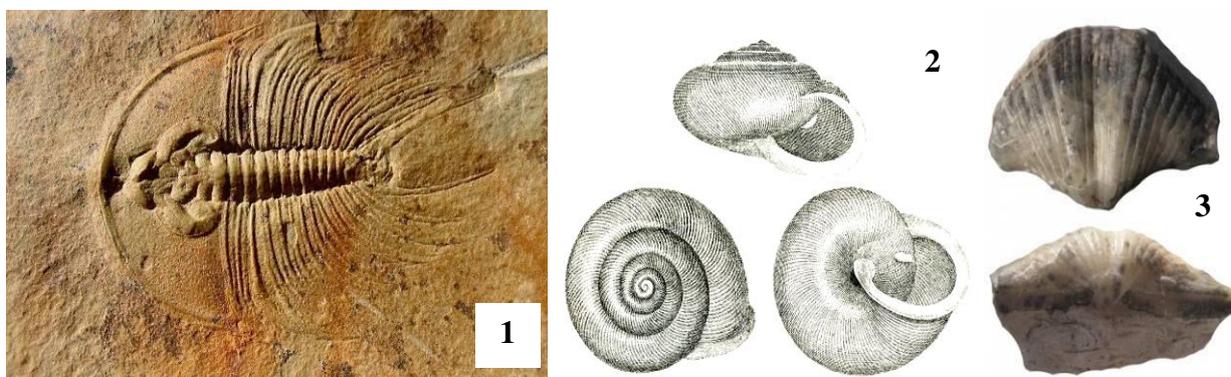


Рис. 31. Скелетные животные кембрия:

1 – трилобиты семейства *Olenellidae*; 2 – гастроподы; 3 – беззамковые брахиоподы

- первое массовое появление животных с секреторным минеральным скелетом (фосфатный, известковый, кремневый);

- появляются почти все типы животных, обитавших и обитающих в последующей истории;

- процветает фауна морская (кислорода в атмосфере недостаточно для освоения суши);

- скачкообразный расцвет морских беспозвоночных: археоциат, трилобитов, хиолит, некоторых гастропод, брахиоподов с органически-фосфатной раковиной, древних иглокожих, акритарх, фораминифер с агглютинированной раковиной и др.;

- процветание водорослей (время водорослей, или альгофит).

- **руководящие ископаемые** и их комплексы: трилобиты; отчетлива фаунистическая провинциальность;

- формирование примитивных почв за счет деятельности бактериальных матов;

- в конце периода появились своеобразные споровые растения – псилофиты;
- возможны первые наземные беспозвоночные: черви, членистоногие (многоножки);
- **рифостроители**: археоциаты, известковые красные и зеленые водоросли, брахиоподы.

Нижний кембрий:

- жизнь сосредоточена, в основном, на дне моря;
- появляются признаки биотурбации (следы рытья становятся массовыми, рис. 32);



Рис. 32. Следы раннекембрийских беспозвоночных
(ammonit.ru)

• скелетная революция произвела органогенные скелеты, на основе которых потом появляются другие: кальцитовые, силикатные, смешанного минерального состава и т. д. Скелеты появились у разных групп живых организмов независимо друг от друга (состав их тоже разный). Примеры:

- скелетные остатки ископаемых *Sabellidites*;
- конические раковины *Salterella*, *Volborthella* (возможно, моллюски);
- археоциаты с наружным скелетом или раковиной (некоторые ученые относят их к надтипу «Паразоа» вместе с губками);
- **археоциаты** раннего кембрия – организмы, близкие к кишечноротовым, с примитивной организацией (рис. 33, 34):
 - твердые части использовались для прикрепления к морскому дну;
 - росли вверх;
 - карбонатный скелет напоминает известковые губки;
 - пористые стенки скелета отфильтровывали мелкие микроорганизмы и помогали в питании;
 - величина до 0,5 м (в среднем $\approx 10\text{--}30$ мм);
 - жили в пределах световой зоны: возможна симбиотическая связь с фотосинтезирующими цианобактериями или водорослями;
 - одиночные, но иногда образовывали колонии;

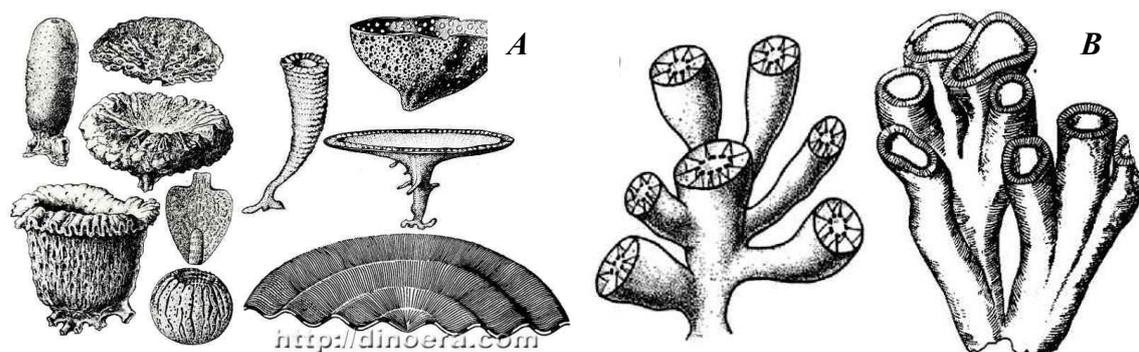


Рис. 33. Одиночные (А) и колониальные (В) археоциаты
(Михайлова, 2006)



Рис. 34. Окаменелости археоциат: археоциаты в верхнем сечении кубка (А)
и препарированный естественным путем кубок археоциат (В)
(Рычкова, 2015)

- археоциаты быстро распространились по всему миру и участвовали в рифообразовании (рис. 35);
- особенности морской фауны:
 - миниатюрные существа до нескольких сантиметров в высоту,
 - донные организмы, похожие на улиток с небольшими коническими раковинами, мелкие черви и другие ползающие существа;
- взрыв биоразнообразия – **кембрийский биотический взрыв** (появились почти все типы животных):
 - разнолучевые и известковые **губки**;
 - различные мелкие кишечнополостные (**гидроконозои**);
 - многочисленные **хиолиты** (организмы, близко стоящие к моллюскам);

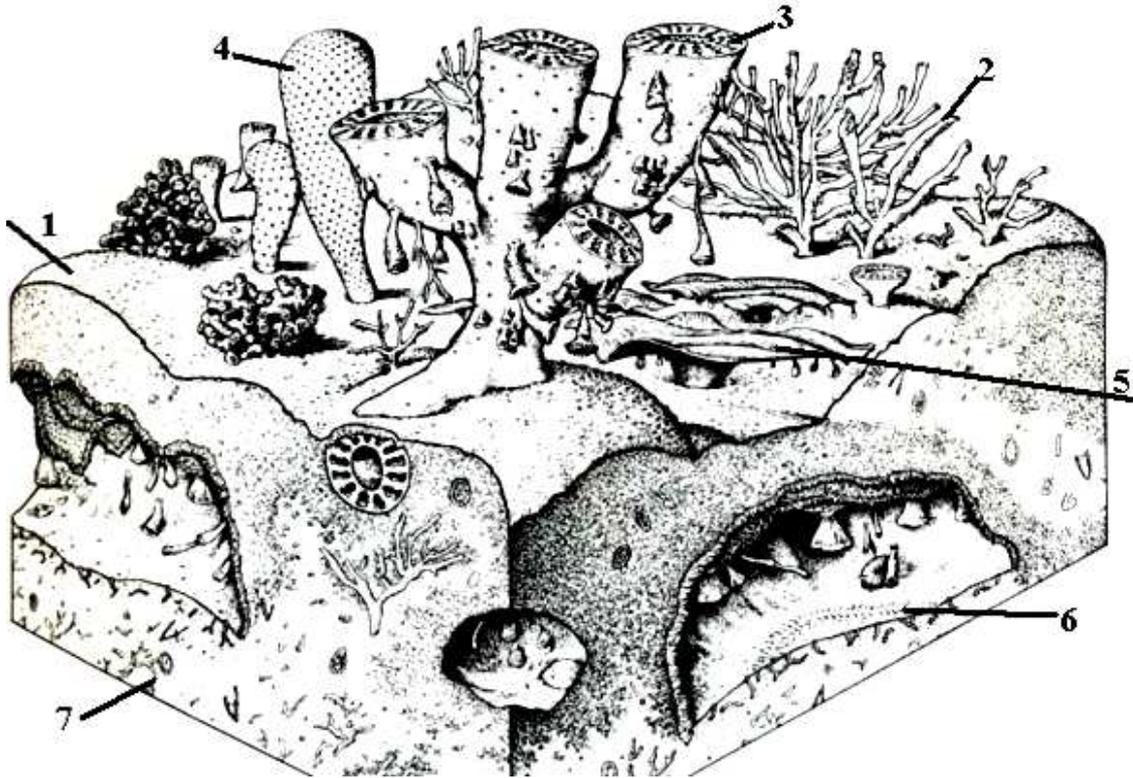


Рис. 35. Риф раннего кембрия:

- 1 – поверхностный слой живых цианобактерий; 2 – ветвистые археоциаты;
 3 – кубковидные археоциаты; 4 – ханцеллория; 5 – окулитчициатус;
 6 – следы, которые оставило членистоногое;
 7 – твердое сцементированное основание рифа
 (ecologycenter.us)

– древние иглокожие – стебельчатые (**цистоидеи, текоидеи и карпоидеи**), а также единичные формы **голотурий**;

– моллюски (**моноплакофоры и гастроподы**), мелкие **беззамковые брахиоподы** с хитиново-фосфатной и известковой раковиной;

– появляются **трилобиты** с хитиново-фосфатным панцирем рода *Schmidtiellus* (бывший *Olenellus*);

– ракообразные (**остракоды и усонogie**);

• окаменелости раннего кембрия: скелетные элементы – чешуйки, спикулы, трубочки, ракушки, шипы, наросты, покрывавшие тела мелких морских обитателей (рис. 36);

• предполагают появление бесчелюстных хордовых – *Mylokunmingia fengjiao* (без парных плавников, детрито- или планктонофаги, формировали группы);

Завершение раннего кембрия принято проводить по вымиранию «карликовой» морской жизни.

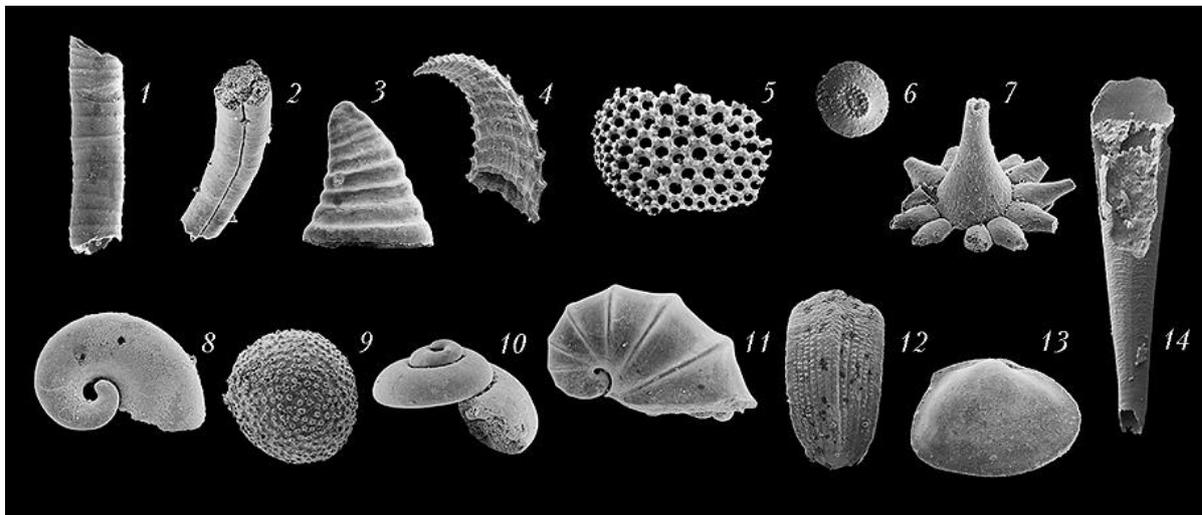


Рис. 36. Представители раннекембрийской мелкораковинной фауны (масштаб 300 нм):
 1, 2, 14 – трубки и раковина хиолитид; 3, 8, 10 – раковина брюхоногого моллюска;
 4, 5, 6, 7, 12 – склериты
 (ammonit.ru)

Средний кембрий:

- начинается *исчезновение археоциат* и вода становится прозрачной;
- дальнейшее процветание водорослей;
- в теплых морях активно развиваются: кишечнополостные (гидроидные полипы – книдарии, сцифоидные медузы, морские перья), стекловидные губки, примитивные иглокожие (офиуры, голотурии);
 - в донном иле развиваются черви, питавшиеся падалью, примитивные моллюски и двухстворчатые брахиоподы (лингула и оболус);
 - разнообразие членистоногих называют «кембрийским экспериментом»: *Canada-spis*, *Opabinia*, *Hallucigenia*, *Diania*, *Waptia*, *Marrella*, *Canadia* и т. д.;
 - ведущее положение занимают *трилобиты* (рис. 37):
 - размеры от 1 до 75 см;
 - экологическое разнообразие: бентосные, планктонные, нектонные формы;
 - членистые конечности, состоящие каждая из двух ветвей;
 - по способу питания: микрофаги (отцеживали из воды мелкий планктон), поедали ил, встречались трупоеды;
 - высокоразвитое зрение – глаза состояли из скоплений крохотных линз;
 - консерватизм заключался в том, что их конечности так и остались недифференцированные по функциям;
 - появляются хищники (рис. 38): динокариды (например, аномалокарис или ископаемая креветка), приапулиды (*Louisella*) или хищные сегментированные морские кольчатые черви (например, оттойя);

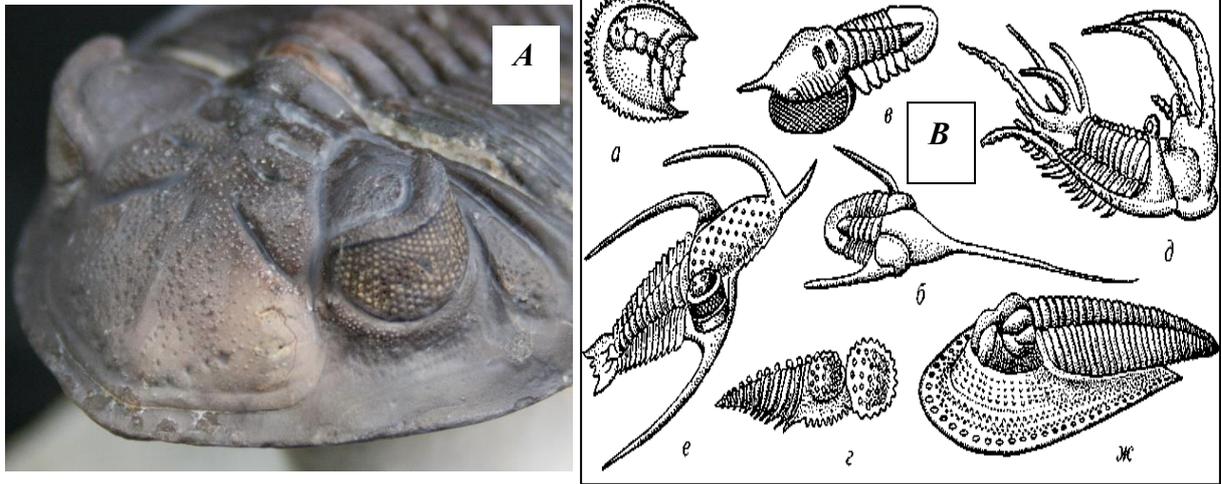


Рис. 37. Трилобиты среднего кембрия:

A – род *Paradoxides* с сохранившимися глазными линзами (ammonit.ru);
B – разнообразие (реконструкция): *a* – личинка *Acantholoma*; *б* – *Lonchodomas*; *в* – *Symphysops*;
г – *Staurocephalus*; *д* – *Ceratarges*; *е* – *Teratorhynchus*; *ж* – *Paraharpes* (paleontologylib.ru)

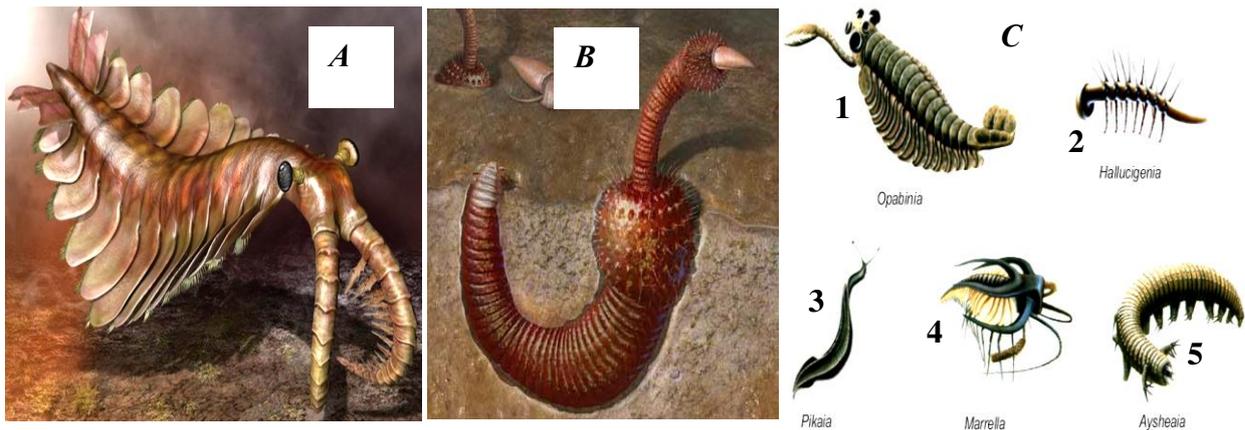


Рис. 38. Реконструкция животных среднего кембрия:

A – аномалокарис; *B* – отгойя; *C* – другие животные: *1* – семиглазая опабиния с хоботком, заканчивающимся клешней, *2* – галлюциногения с множеством гибких ножек и шипами на спине; *3* – хордовое пикайя с парой антенн-щупалец на голове; *4* – маррелла с мощным роговым щитом с четырьмя отростками; *5* – айшеайя – онихофор с телескопическими ножками (adsl.kirov.ru)

• в конце среднего кембрия появляются представители полухордовых и группы неизвестной таксономической принадлежности (рис. 38).

Верхний кембрий:

- разнообразная морская биота;
- распространены коралловые полипы (рис. 39, *A*), примитивные панцирные моллюски;
- появились морские звезды и ежи (рис. 39, *B, C*);

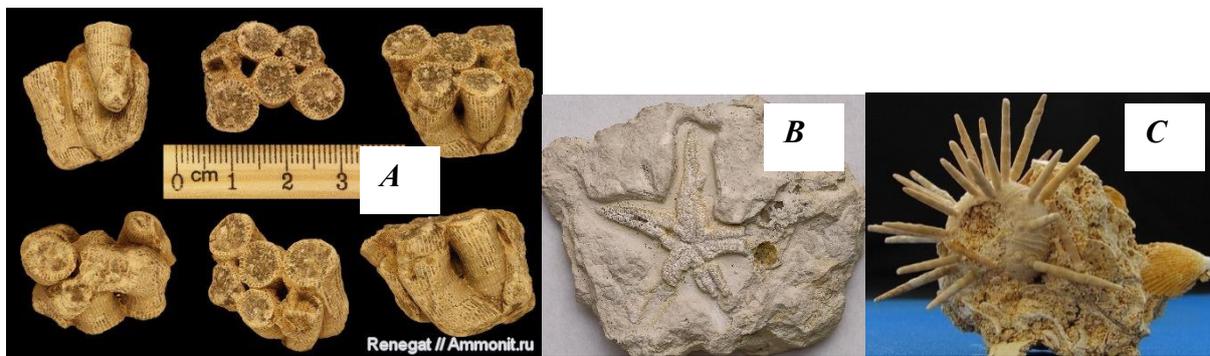


Рис. 39. Ископаемые верхнего кембрия:
 А – коралловые полипы; В – морская звезда; С – морской еж
 (ammonit.ru)

- активны высокоорганизованные хищники – головоногие моллюски (похожие на осьминогов и кальмаров);
- предположительно существовали три группы ранних хордовых с рыбообразной формой тела, спинной нервной трубкой, переходящей в длинный хвост. Хвост приводился в движение V-образными группами мышц, а за головой располагались жаберные щели;
- одно из первых хордовых – **пикайя** (*Pikaia gracilens*), внешне похожее на ланцетника, с длинной твердой полосой вдоль всего тела и отдельными группами мышц; детритофаг (рис. 40).

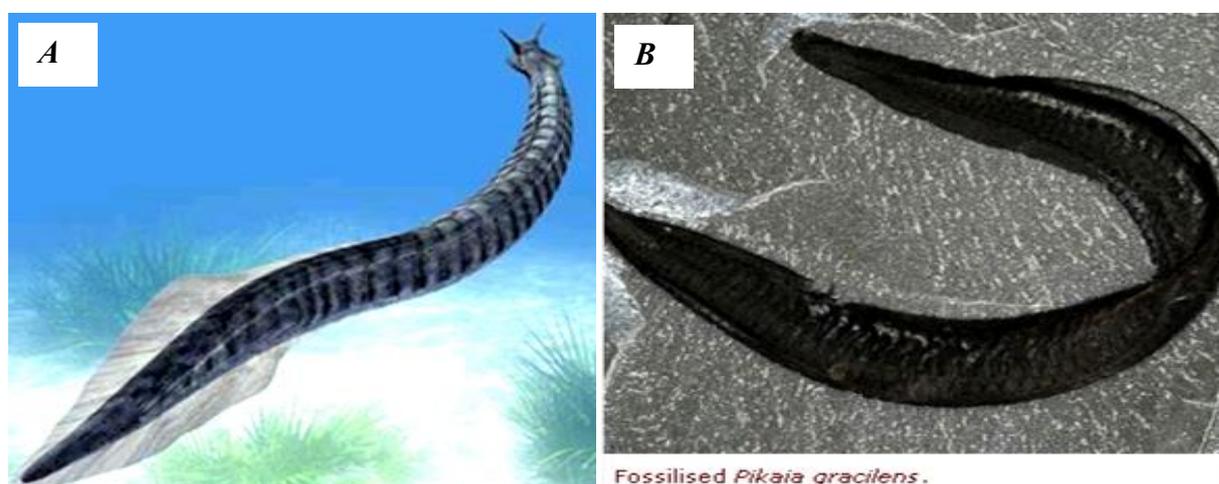


Рис. 40. Ископаемое (В) и реконструкция (А) пикайи
 (ammonit.ru)

6.2. Ордовик (ордовикская система)

Название «ордовик» произошло от названия кельтского племени, которое проживало еще во времена Римской империи на территории Уэльса. Второй период палеозой-

ской эры длился $\approx 42 \pm 3,4$ млн лет (с $485,4 \pm 1,9$ до $443,4 \pm 1,5$ млн лет назад; см. табл. 8). В стратиграфической шкале ордовик не выделялся в отдельную систему до 60-х гг. XX в. Это был нижний этаж силура.

I. Геологическая характеристика

- Продолжается тектоническое движение плит, материка расколоты и хаотично двигаются, постепенно смещаясь к экватору;
- происходит похолодание, в конце периода формируются снежные шапки на полюсах (одно из предположений);
- ордовик выделяют по ископаемым останкам космополитов, которые находят в очень узком стратиграфическом интервале;
- данный «этаж» измеряется сантиметрами вследствие денудации (эрозии, разрушения, сноса) ордовикских пород в последующие геологические эпохи;
- высокая стратификация океанов;
- в прибрежной зоне откладывались карбонатные илы;
- повышение уровня океана привело к уменьшению площади суши и увеличению мелководий;
- воды океана стали более проницаемыми для солнечных лучей;
- суша ордовика оставалась каменистой и почти безжизненной;
- климат становился холоднее и суше, а в конце периода наступило глобальное оледенение.

II. Биотическая характеристика

- Ордовик выделяется высокой (колоссальной) скоростью биологических событий;
- быстрый рост биоразнообразия: *великая ордовикская радиация* обогнала кембрийский взрыв примерно в три раза;
- если в кембрии возникли основные типы животного царства, то в ордовике формируются новые классы, отряды, виды (рис. 41);
- возникновение новых экологических ниш и сообществ, а также их усложнение: живые организмы заполняют всю толщу воды, коэволюция в системах «хищник – жертва» и т. д.;
- одиночные и колониальные кораллы функционируют в мелководных морях, в зонах рифов и органогенных построек;
- увеличение разнообразия членистоногих, особенно выделяется *трилобитовая фауна*;
- появляются крупные планктонофаги:
 - примеры: членистоногое *Aegirocassis benmoulae* (нижний ордовик), наутилоидей *Endoceratoidea*;
 - адаптации для питания, например ловчая сеть для планктона у ротового отверстия;

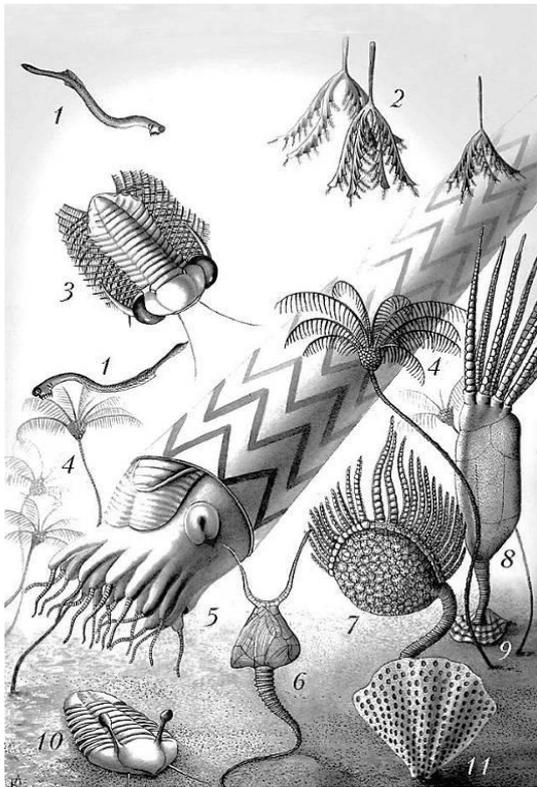


Рис. 41. Реконструкция ископаемых животных ордовика:

- 1 – конодонты;
- 2 – граптолиты;
- 3 и 10 – трилобиты;
- 4 – морские лилии;
- 5 – головоногий моллюск;
- 7–9 – иглокожие;
- 11 – мшанки

(present5.com)

– крупные размеры (более 1 м) – адаптация для снижения конкуренции и опасности со стороны хищников;

– достигают предела своих физиологических возможностей по размерам;

- разнообразие донных и прибрежноводных организмов: черви, трилобиты, брахиоподы, иглокожие морские пузыри (цистоидеи) и морские лилии (криноидеи), мшанки, губки, табуляты, пластинчатожаберные, брюхоногие и головоногие моллюски (гастроподы, двустворки), ракообразные остракоды;

- исключительное разнообразие водорослей (время водорослей, или альгофит):

- известковистые зеленые и красные водоросли;

- род *Gloeocapsomorpha* (представитель зеленых водорослей) играл большую роль в образовании горючих сланцев кукерситов;

- в толще водоемов обитали радиолярии и фораминиферы, граптолиты, хитинозои и конодонты;

- большинство обитателей морей оставались мелкими (до 4–5 см);

- появились первые рыбы (бесчелюстные).

Руководящие ископаемые ордовика: граптолиты, конодонты, брахиоподы (*Obolus* и *Porambonites*) и головоногие (наутилоидеи) моллюски, трилобиты, колониальные кораллы и табуляты.

- **Граптолиты** (рис. 42):

- гидроподобные фильтраторы: высасывают пищу из воды при помощи щупалец, сплетенных в кольца;



Рис. 42. Разнообразие граптолитов:

A – плавучие; *B* – двурядные
(ammonit.ru)

– экологическое разнообразие: одни прикреплены к морскому дну, другие свисали вниз головой с плавучих морских водорослей или просто плавали в воде;

– внешняя защита – трубчатая ячейка из гибкого хитина;

– размножение почкованием;

– создание кустовидных колоний;

– быстро эволюционировали, обладали значительными ареалами;

– для раннего ордовика характерны бесосные формы (*Phyllograptus*, *Didymograptus*), для среднего и позднего – осеносные двурядные граптолиты (*Diplograptus*, *Climacograptus*);

– большое значение для зональной стратиграфии ордовика имеют граптолиты, относящиеся к типу *Hemichordata* (полухордовые).

• **Конодонты** (рис. 43):

– угреподобные создания ≈ 1–40 см;

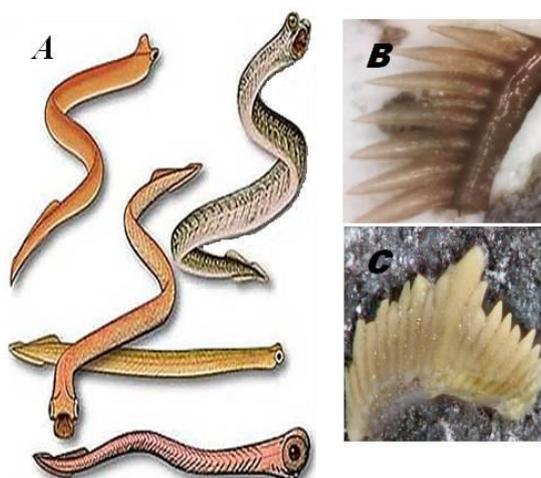


Рис. 43. Разнообразие конодонтов:

A – реконструкция (present5.com); *B*, *C* – зубные элементы (ammonit.ru)

- экологическое разнообразие: от глубоководных (предпочтительно) до мелководных форм;
- первые животные, у которых появились зубы, но они сильно отличались от зубов современных животных;
- ротовой аппарат состоял из 15 (реже 19) элементов: зубовидные, гребенчатые, листообразные из фосфата кальция;
- зубы использовались для фильтрации планктона.

• **Брахиоподы** (плеченогие; рис. 44):

- одиночные бентосные моллюски, самые распространенные из них похожи на устриц (размер 2–3 см);
- прикрепление ко дну или предмету: с помощью стебелька, ножки, прирастают брюшной створкой;
- первая группа – беззамковые формы с хитиново-фосфатной раковиной (известные с кембрия);
- вторая группа – замковые формы с известковой раковиной (появились впервые).



Рис. 44. Представители родов *Obolus* (A) и *Porambonites* (B)
(ammonit.ru)

• **Наутилоидеи** (рис. 45):

- головоногие крупные формы моллюсков с прямой или конической раковиной до 2–3 м;
- в последней, жилой, камере помещалось само животное;
- раковина представляла собой гидростатический аппарат (все камеры, кроме жилой, отделены друг от друга перегородками и наполнены газом);
- вели придонный, хищный образ жизни, или были планктонофанами.



Рис. 45. Ископаемые наутилоидей *Endoceratoidea* (A) (ammonit.ru) и их реконструкция в ордовикском сообществе (B) (present5.com)

• Трилобиты (рис. 46):

- древние членистоногие, достигшие наибольшей высоты развития;
- морские животные (от 0,5 до 70 см) с обособленными головой, туловищем и хвостом;
- жили на дне и питались донными осадками и детритом,
- первые организмы, у которых появились фасеточные гипертрофированные глаза;
- у некоторых видов, которые зарывались в верхний слой ила, глаза были подняты на длинных стебельках;
- снаружи тело покрыто известковым панцирем;
- брюшная сторона с конечностями (органы движения, питания, дыхания и осязания) была очень мягкой и нежной;
- в случае опасности сворачивались, чтобы защитить мягкое брюшко;



Рис. 46. Ископаемые трилобиты (A) (ammonit.ru) и их реконструкция (present5.com): свернувшийся (B) и с глазами на стебельках (C)

– считается, что свертываться начали именно ордовикские трилобиты из-за появления крупных хищников (головоногих моллюсков);

– могли собираться группами и отправляться в совместные путешествия по дну древних океанов.

• Породообразующие организмы (рифостроители):

– табуляты (род *Syringopora*), четырехлучевые (ругозы) и другие кораллы (колониальные или одиночные кишечнополостные) – строили твердый известковый скелет (рис. 47);

– гидроидные полипы строматопораты (*Stromatoporata*);

– мшанки.



Рис. 47. Ископаемые колониальные *Tabula* (A) и одиночные *Tetracoralla* (B) (четырёхлучевые кораллы, *Rugosa*) (ammonit.ru)

• Появляются бесчелюстные рыбообразные, например арандаспис (рис. 48):

– придонный образ жизни;

– питание – микроорганизмы или органические остатки из ила;

– тело длинное и грузное, с одним-единственным плавником;

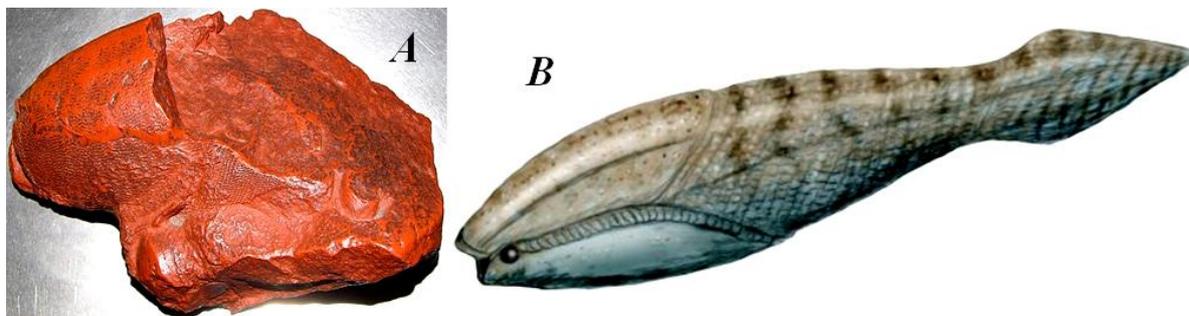


Рис. 48. Окаменевший головной щит (A) и реконструкция (B) арандасписа (ammonit.ru)

- переднюю часть тела покрывали две большие костные пластины, а заднюю – сильно вытянутые вертикальные чешуйки;
- передвижение посредством стремительных, но небольших волнистых перемещений тела из стороны в сторону (как современные головастики);
 - продолжается формирование примитивных почв;
 - попытки заселения суши наблюдались и в кембрии, и в ордовике;
 - выход на сушу бактерий, грибов (например, *Tortotubus*), водорослей;
 - вопрос о существовании высших наземных растений остается открытым: известны немногочисленные остатки спор и отпечатков, видовая принадлежность которых неясна;
 - появляются полуназемные членистоногие (мечехвосты).

Великое ордовикское вымирание – массовое вымирание многоклеточной жизни:

- разнообразная жизнь ордовика (≈ 600 различных семейств моря) просуществовала недолго;
- погибло более 60 % морских беспозвоночных;
- особенно пострадали брахиоподы, двустворчатые моллюски, иглокожие, мшанки и кораллы.

Непосредственной причиной вымирания считают движение Гондваны к области Южного полюса. Это привело к глобальному похолоданию, оледенению и последовавшему за ним падению уровня Мирового океана на 330 м. Моря континентального шельфа превратились в засушливые равнины, а обитатели погибли, особенно те, кто не успел или не умел мигрировать на существенные расстояния.

6.3. Силур (силурийская система)

Название геологического периода дано в честь древнего племени «силуры», населявшего Великобританию. Силур длился около $24,2 \pm 4,7$ млн лет (с $443,4 \pm 1,5$ до $419,2 \pm 3,2$ млн лет назад; см. табл. 8), самый короткий период палеозойской эры.

I. Геологическая характеристика

- Острова, архипелаги и материки начинают сдвигаться к экватору;
- формируется крупный материк Гондвана (южный), остальная суша в будущем объединится в Лавразию;
 - выделяют три сравнительно небольших океана (*Paleo-Tethys*, *Rheic*, *Iapetus*) и один огромный (*Panthalassic*);
 - аридный климат (соли);
 - силурийских пород найдено мало, находят их до сих пор и постоянно совершаются новые открытия.

II. Биотическая характеристика

- Смена ордовикской биоты на силурийскую сопровождалась экологическим кризисом (ордовикское вымирание), однако прежние типы и классы сохранились.
- Особенности морской биоты:
 - для бентоса характерно увеличение разнообразия строматопороидей, кораллов (табулятоидей, гелиолитоидей, ругоз), остракод, моллюсков, мшанок и замковых брахиопод;
 - сохранилось разнообразие трилобитов: строение животных не изменилось, но они стали занимать разные экологические ниши;
 - взрывное разнообразие ракоскорпионов (рис. 49, A) – господствующие хищники водоемов, т. к. их строение не позволяло полностью освоить сушу;
 - постепенное вымирание беззамковых брахиопод, древних групп иглокожих и граптолитов;
 - мир nekтона (хищников) стал богаче за счет появления новых групп среди рыбоподобных бесчелюстных (беспанцирные, костнопанцирные; рис. 49, C, D) и челюстных рыб (пластинокожие, акантоды; рис. 49, B).

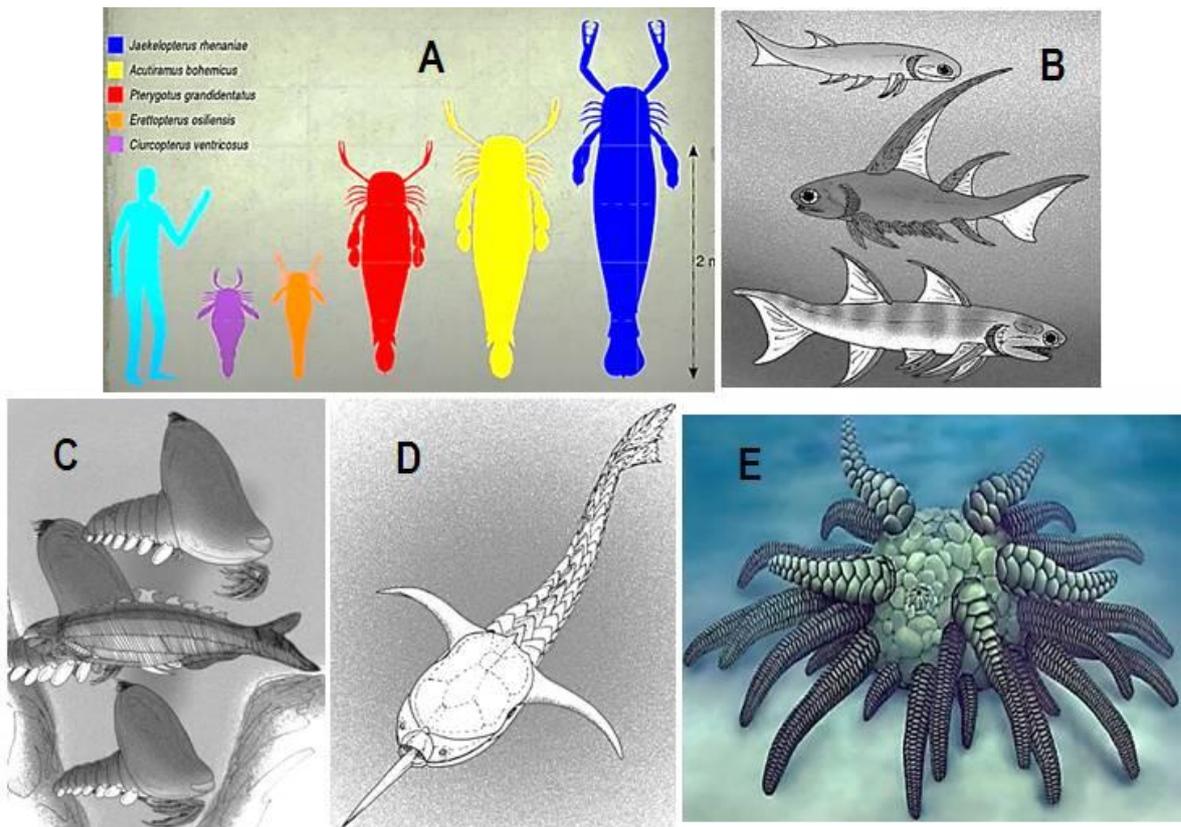


Рис. 49. Реконструкция представителей биоты силура:
разнообразие ракоскорпионов (A); рыбы акантоды (B);
рыбообразные бесчелюстные *Birkenia* (C); остракодермы (D); *Sollasina cthulhu* (E)
(ammonit.ru, present5.com)

- Предполагалось, что холодный климат обеспечивает недостаток кислорода в воде, поэтому большинство животных имели небольшие размеры (до метра), но находка *Megamastax amblyodus* (рыба размером в 1,5 м с настоящей челюстью) это опровергает;

- интересные находки животных:

- *Aquilonifer spinosus* (≈ 2 мм, слепое членистоногое, самка на себе вынашивала потомство),

- древнее иглокожее *Sollasina cthulhu* (рис. 49, E) из класса *Ophiocystioidea* (многолучевое, сверху панцирь),

- морская лилия *Dimerocrinites elegans* (оказалась живой на большой глубине 2–4 км, за 440 млн лет не изменилась);

- *Palaeocharinus rhyniensis* (доминирующий хищник на прибрежной территории, неясное систематическое положение, похож на паука, но это пример конвергентной эволюции, вымирает в конце силура, размер – до 50 см);

- *Ateleaspis tessillata* (пример бесчелюстных рыб раннего силура).

- Особенности наземной биоты (рис. 50):

- до выхода растений на сушу кислород уже был, растения просто стабилизировали его переработку;

- уровень кислорода становится более или менее постоянным и со временем постепенно повышается;

- грибы (до 1–2 м) господствовали в ботанической иерархии на планете, пока их не вытеснили Риниофитовые и другие растения;



Рис. 50. Ландшафты силура

(<http://www.freeedu.ru/gallery/exitonland/exitonland.htm>)

– на суше две группы сосудистых растений – Куксония и Риния (Риниофиты) – создавали заросли;

– впервые появились настоящие высшие растения (отдел Проптеридофиты), имевшие травянистый облик (тесно связаны с влажоемкими пространствами побережий);

– заросли побережий начали осваивать мокрицы, многоножки, черви, ракоскорпионы, скорпионы;

– доминирующий хищник на прибрежной территории из членистоногих – *Palaeocharinus rhyniensis*;

– появились достоверные наземные хелицеровые;

– на суше формируются экосистемы.

• **Руководящие ископаемые** силура: граптолиты, кораллы, моллюски, трилобиты;

• образование рифовых сооружений происходило за счет тех же групп бентоса, что и в ордовике;

• пик биоразнообразия морской силурийской биоты наблюдается в среднем силуре (венлокский отдел);

• на границе силура – девона уменьшается разнообразие трилобитов, граптолитов, табулят.

6.4. Девон (девонская система)

Девоншир – название графства в Великобритании. Длительность периода составляет $60,3 \pm 3,6$ млн лет (с $419,2 \pm 3,2$ до $358,9 \pm 0,4$ млн лет назад; см. табл. 8).

I. Геологическая характеристика

• Активное горообразование;

• климат полуаридный со сменой сухих и дождливых сезонов;

• средняя температура $18\text{--}22$ °С;

• уровень кислорода $16\text{--}17$ %, углекислого газа – 6 %;

• появились полупустынные и пустынные области;

• раннедевонское оледенение в Южной Америке и Южной Африке;

• вспышки кимберлитового магматизма;

• отступления и наступления моря, к концу периода уровень моря понизился;

• образование болот, рифов, почвенного покрова;

• к главным отложениям девонского периода можно причислить: континентальный красный песчаник, сланец, гипс, соль, известняк.

II. Биотическая характеристика

• Рубеж между биотами силура и девона фиксируется массовым появлением:

– разнообразных высших наземных растений;

- членистоногих (первые пауки, клещи, насекомые);
- новых групп позвоночных (земноводные – стегоцефалы);
- первых аммоноидей;
- достоверных слоевищных мхов;
- сформировавшихся морских, солоноватых и пресноводных сообществ.
- Особенности морской биоты:
 - продолжалось эволюционное развитие многих групп, возникших еще в кембрии и ордовике (рис. 51);
 - предполагают, что опресненные морские и пресноводные бассейны – центры происхождения многих кистеперых рыб в раннем девоне;
 - в среднем девоне массовыми стали антиархи, хрящевые, двоякодышащие и лучеперые рыбы (рис. 51, *C, D*);
 - рыбы освоили солоноватоводные лагуны и пресноводные водоемы континентов (реки, озера);
 - от кистеперых рыб в конце девона произошли первые наземные земноводные стегоцефалы: ихтиостеги (рис. 51, *E*) и акантостеги (рис. 52, *B*);
 - появились известковые губки, спирально свернутые наутилоидеи и аммоноидеи (рис. 52, *A*), многие настоящие рыбы;

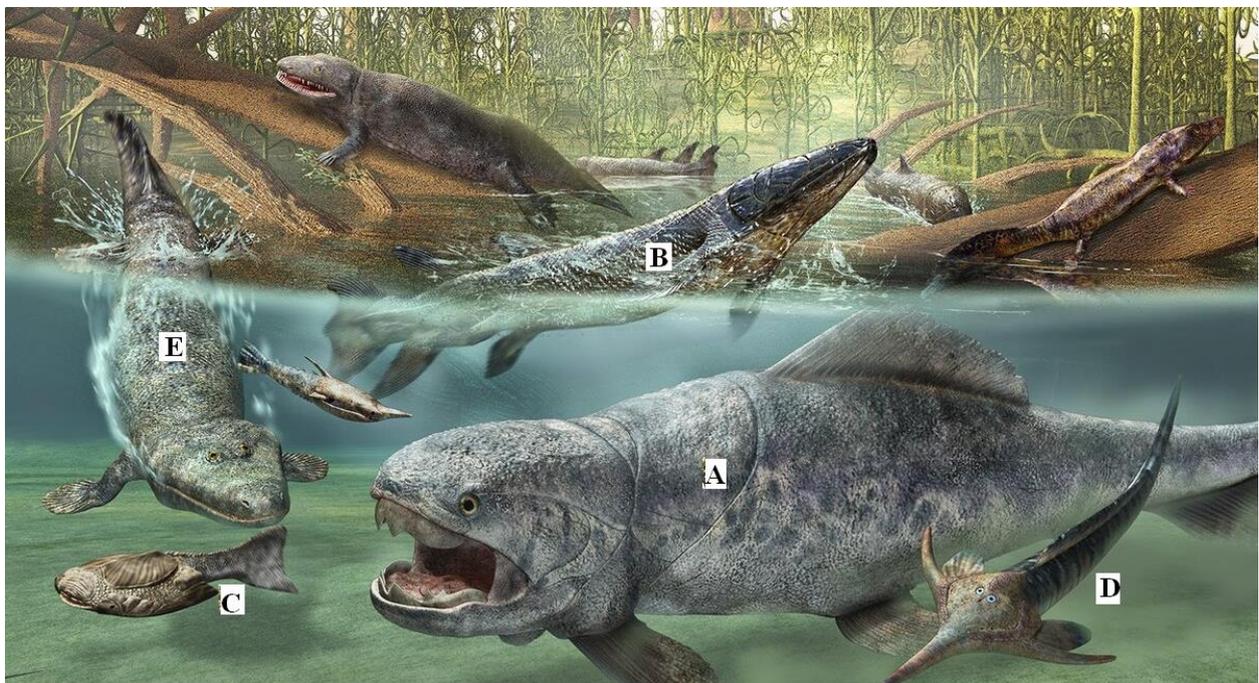


Рис. 51. Реконструкция морской биоты девона:
A – панцирная рыба; *B* – кистеперая рыба; *C* – двоякодышащая рыба;
D – лучеперая рыба; *E* – ихтиостег
 (ammonit.ru)

- время расцвета строматопороидей, кораллов, членистоногих (остракоды) и рако-скорпионов (эвриптерид – гиганты девона до 2 м), брахиопод, морских лилий, конодонтофорат, последних рыбоподобных бесчелюстных и первых настоящих рыб;
- трофические пирамиды приобретают современную конструкцию.

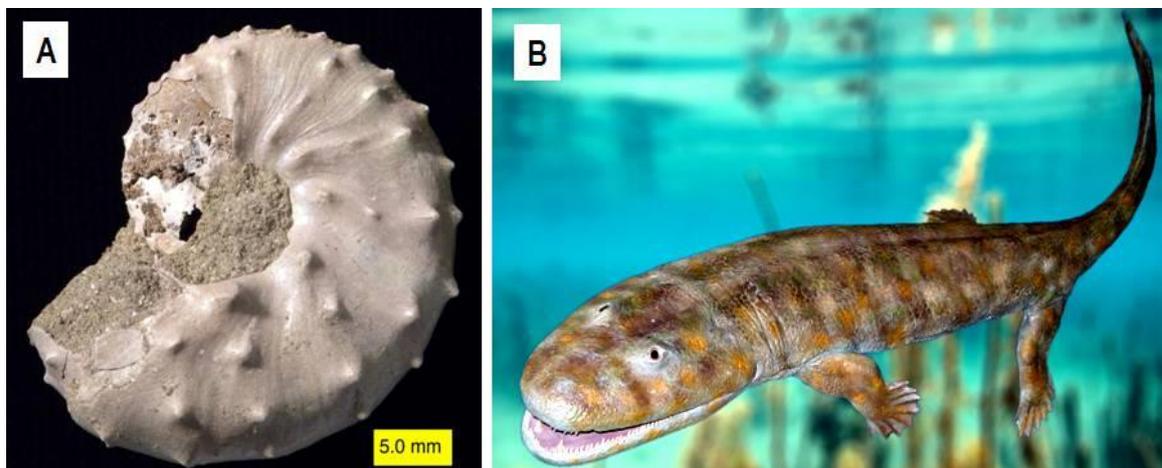


Рис. 52. Аммоноидеи, или аммониты, (A) и реконструкция акантостеги (B) (ammonit.ru)

- Освоение суши (рис. 53):
 - первое массовое развитие высших сосудистых растений (проптеридофиты, плауновидные, папоротники, птеридоспермы);

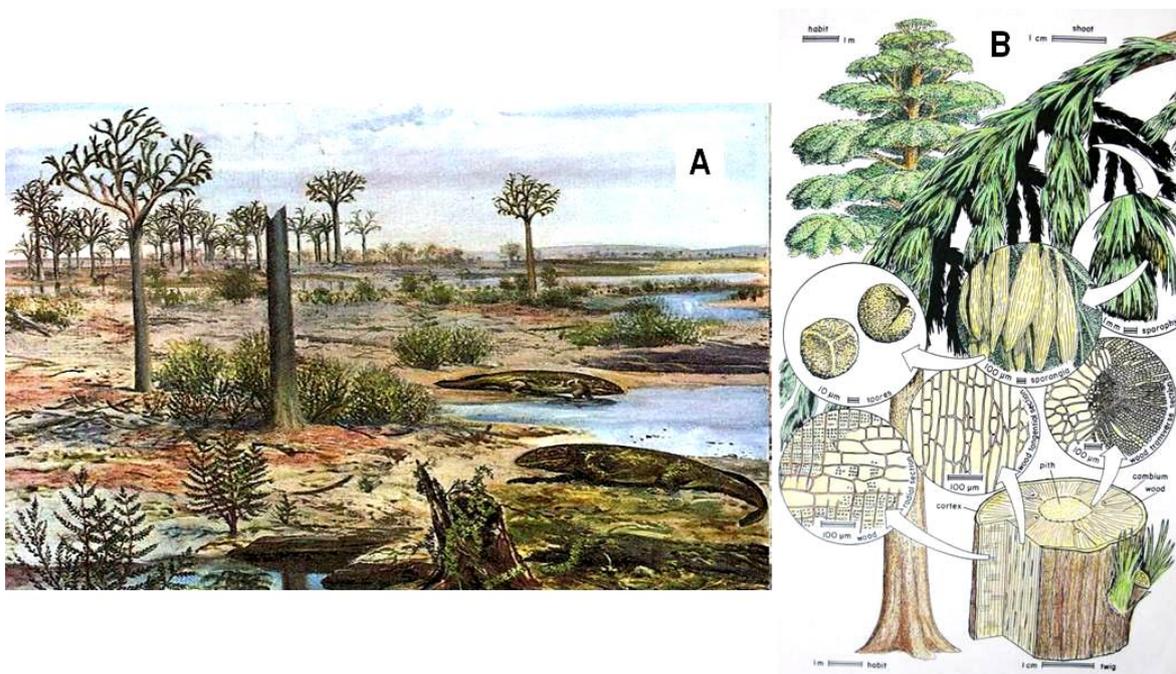


Рис. 53. Реконструкция освоения суши в девонский период (A) и древесной формы археоптериса (B) (ammonit.ru)

- время сосудистых споровых растений, или птеродофит (палеофит);
- с растениями выходят на сушу новые группы червей и членистоногих;
- первое освоение наземных пространств позвоночными (земноводные);
- ранний девон – травянистая растительность;
- со среднего девона – расцвет кустарникоподобных и древесных форм (например, археоптерисы; рис. 53), отмечается присутствие и лианоподобных форм;
- появились практически все жизненные формы растений, но другого систематического состава, чем сейчас;
- «болота» заселяли преимущественно проптеридофиты;
- в «лесях» – папоротники и плауновидные;
- первые наземные растения девона (как и силура) тесно связаны с влагоемкими, преимущественно прибрежными пространствами;
- некоторые девонские растительные сообщества по структуре и композиции совпадали с современными мангровыми зарослями;
- посмертные скопления девонской растительности привели к образованию мало-мощных прослоев горючих сланцев и углей;
- вслед за наземной растительностью (кормовая база) потянулись из водной среды животные. Этот процесс начался задолго до девона (возможно, с кембрия), но в девоне он имел «взрывной характер».

Руководящие ископаемые девона: брахиоподы, головоногие, рыбы, конодонты, кораллы, трилобиты.

- Интенсивное образование **риффов** в среднем девоне в морских бассейнах:
 - рифостроители – те же группы, что в ордовике и силуре;
 - девонские рифы стали коллекторами нефти и газа;
- максимум биоразнообразия связан со средним девоном: только в морской биоте насчитывается 450 семейств;
 - в верхнем девоне (с рубежа франского-фаменского ярусов) наблюдается значительное вымирание морской биоты: число семейств сокращается до 380, исчезают рифовые постройки, граптолиты, ракоскорпионы.

6.5. Карбон (каменноугольная система)

Данный период был назван английскими учеными в 1822 г. по типичной горной породе – каменному углю: карбон один из первых получил свое название. Продолжительность системы составляет $60 \pm 0,55$ млн лет (начало – $358,9 \pm 0,4$, конец – $298,9 \pm 0,15$ млн лет назад). Рубеж между девоном и карбоном охарактеризовался паде-

нием уровня Мирового океана. Однако последующее уменьшение биоразнообразия морской биоты беспозвоночных быстро восстановилось.

I. Геологическая характеристика

- Выделяются два материка: Лавразия (Евромерика и отдельно стоящий континент Сибирь) и Гондвана (рис. 52);
- происходит столкновение между Лавразией и Гондваной, позднее присоединяется Сибирь (рис. 52);
- обособленными остались лишь маленькие континенты, например Китай;
- после столкновения формируются высокие горы (рис. 52);

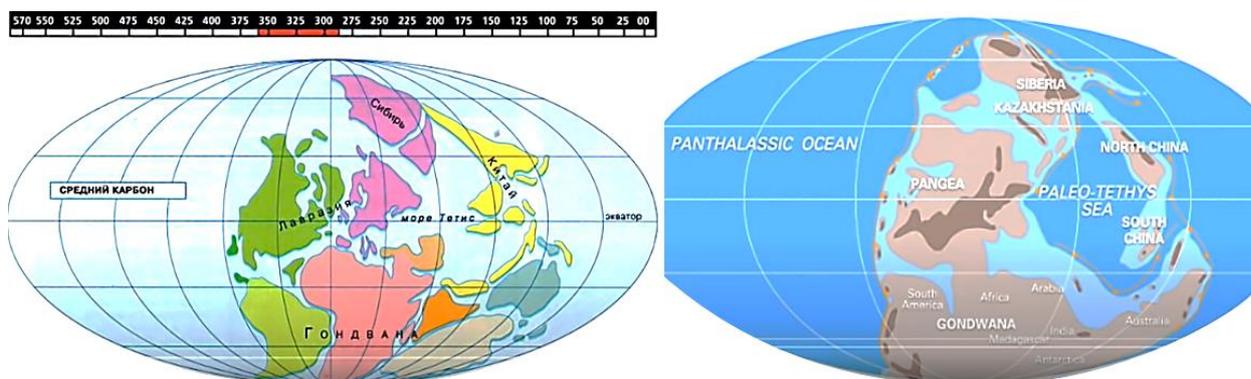


Рис. 52. Реконструкция расположения материков в карбоне

- в начале карбона глобальная температура достигала $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$;
- постепенное понижение температуры в каменноугольный период до $+12\text{ }^{\circ}\text{C}$ уже в среднем карбоне;
- биотическая причина понижения температуры: растения интенсивно поглощают углекислый газ (относится к парниковым) и выделяют кислород;
- возникает глобальный кризис тропических лесов (повсеместное их вымирание);
- постепенно начали распространяться континентальные ледники (вода с океана испаряется, а на суше выпадает в виде снега и не тает);
- постепенное похолодание не способствует интенсивному вымиранию, наоборот, усиливает приспособленность организмов; а вот резкое потепление приводит к массовым вымираниям (что и произошло в конце перми).

II. Биотическая характеристика

- Для высших растений, наземных беспозвоночных и позвоночных карбон был временем интенсивного формообразования и диверсификации;
- характерно разнообразие экологических ниш (например, появились растительные сообщества возвышенных участков);

- в раннем карбоне впервые проявилась глобальная дифференциация на палеофлористические области, тесно связанные с климатическими поясами:

- тропическая и субтропическая растительность произрастала в Евразийской и Катазиатской областях, умеренно-холодная – в Гондванской (нотальная) и Ангарской (бореальная) областях;

- растительность мангр и болот тропиков и субтропиков явилась основой мощного углеобразования.

- Морская биота:

- первое появление и «взрывной» характер развития фораминифер отряда фузулинид («гиганты» мелководья до 2 см в длину; рис. 53, A);

- появление отрядов литуолид, трохамминид и милиолид (рис. 53, B);

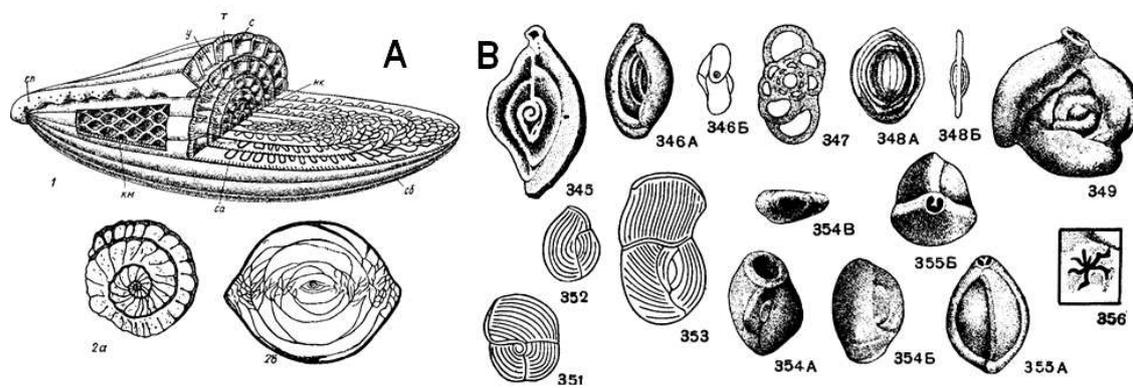


Рис. 53. Реконструкция фузулинид (A) и милиолид (B)
(ammonit.ru)

- массовое развитие разнообразных кораллов, брахиопод, аммоноидей, мшанок, морских ежей, конодонтфорат и рыб;

- масштабы разнообразия рыб в карбоне и в современных морях почти сопоставимы, но систематический состав и соотношение разных групп были другими;

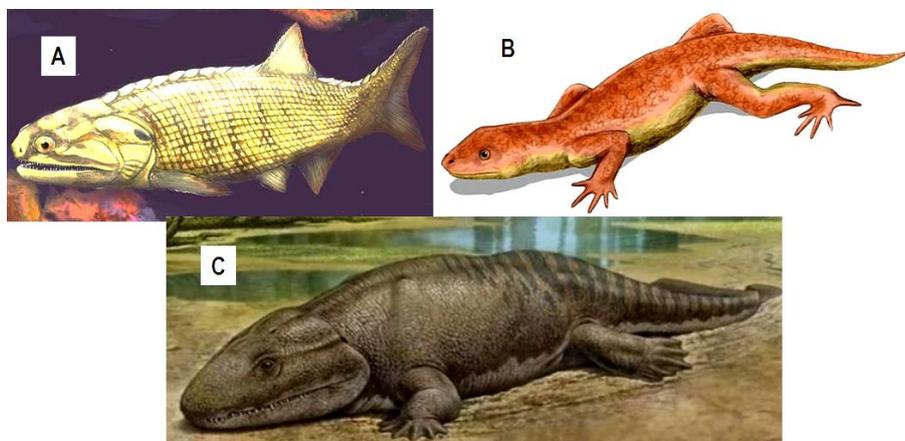


Рис. 54. Реконструкция пресноводных палеонисков (A), парарептилий (B) и ихтиостегид (C)
(ammonit.ru)

– преобладали акантоды, хрящевые рыбы, кистеперые, двоякодышащие, а среди костных рыб – пресноводные палеониски (рис. 54, А).

• Освоение наземных пространств (рис. 55):

– высшими растениями: время сосудистых споровых растений, или птеродофит (палеофит);

– позвоночными животными;

– членистоногими (хелицеровыми – паукообразные и трахейными – насекомые);

– моллюсками (гастроподы);

– расцвет плауновидных, членистостебельных, папоротников и первых голосеменных, древесные формы которых уже достигали в высоту 20–40 м (например, *Lepidodendron*).

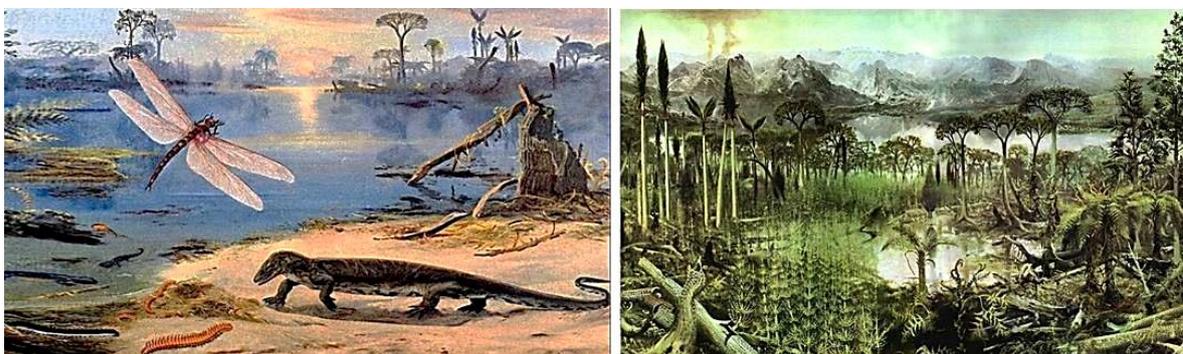


Рис. 55. Реконструкция флоры и фауны Карбона
(present5.com, paleontologylib.ru)

• Появление каменного угля:

– первая гипотеза: растений очень много и живые организмы не успевали их утилизировать;

– вторая гипотеза: растения образовывали вещества (лигнин и суберин), которые в то время не употреблялись живыми организмами, даже бактериями;

– у растений было мало древесины, но много коры, чтобы удержаться во время сильных ветров (атмосфера была в 1,5 раза плотнее современной из-за высокой доли кислорода – до 35 %);

– отмершая растительность скапливалась в понижениях (не обязательно в болотах), постепенно превращалась в торф, затем в бурый уголь и наконец в каменный уголь;

• возможные причины послойного формирования каменного угля (на Донбассе толщина 18 км):

– движения земной коры обеспечивает расхождение блоков суши, между которыми образовывались углубления;

– в углублениях послойно залегают уголь (связан с более влажным периодом), торф (при заболачивании), песчаник и карбонат (из-за флуктуаций, колебания уровня моря), известняк (показатель морских условий), а потом суша высыхала и на них снова вырастали деревья (цикл повторялся несколько раз);

– изменение уровня суши связано с изменениями объема льда на Гондване.

• **Членистоногие:**

– насекомые впервые освоили воздушное пространство (первый полет);

– у большинства летающих насекомых было три пары крыльев (стрекозоподобные и древнекрылые насекомые);

– крупные размеры: гигантские стрекозоподобные с размахом крыльев до 70 см, многоножки до 2 м, таракановые до 3 см (рис. 55);

– все насекомые хищники, лишь малая часть из них питалась листьями,

– видимо, у насекомых было прямое развитие без метаморфоза, но доказательств этому нет.

• **Появление новых групп наземных позвоночных животных (тесно связано с расцветом растительности):**

– разнообразие земноводных (стегоцефалы до 3–5 м);

– первые стегоцефалы (ихтиостегиды; рис. 54, С) проводили большую часть времени в воде: болотах, озерах и реках;

– морфофизиологическое и экологическое разнообразие каменноугольных земноводных привело к появлению в среднем – позднем карбоне рептилий (котилозавры) и парарептилий (рис. 55; 54, В);

– похолодание способствовало аридности климата и появлению яйцекладности (важный ароморфоз позвоночных для жизни на суше).

• **Руководящие ископаемые** карбона:

– *фауна*: брахиоподы, головоногие, брюхоногие и двустворчатые моллюски, крупные фораминиферы, костистые рыбы, кораллы;

– *флора*: плауновые, хвощи, папоротники, первые голосеменные.

• Среди **рифостроителей** поменялись соотношения: основными каркасообразующими формами хотя и остались ругозы, мшанки и известь-выделяющие водоросли, значительно меньшую роль стали играть табулятоидей и строматопороидей;

• вымирание граптолитов и панцирных рыб.

Биоразнообразие каменноугольной биоты было довольно высоким на протяжении почти всего периода (≈ 400 семейств в морской биоте), и только на границе с пермью оно начинает резко сокращаться.

Верхнюю границу карбона сложно проследить, поэтому иногда выделяют пермокарбон. Значительных событий было довольно много:

- сильное оледенение в южной части Земли (Гондвана);
- понижение уровня Мирового океана;
- в геологической хронике доминируют песчаники, глины, которые возникли в континентальных условиях (по ним определение возраста очень затруднительно).

6.6. Пермь (пермская система)

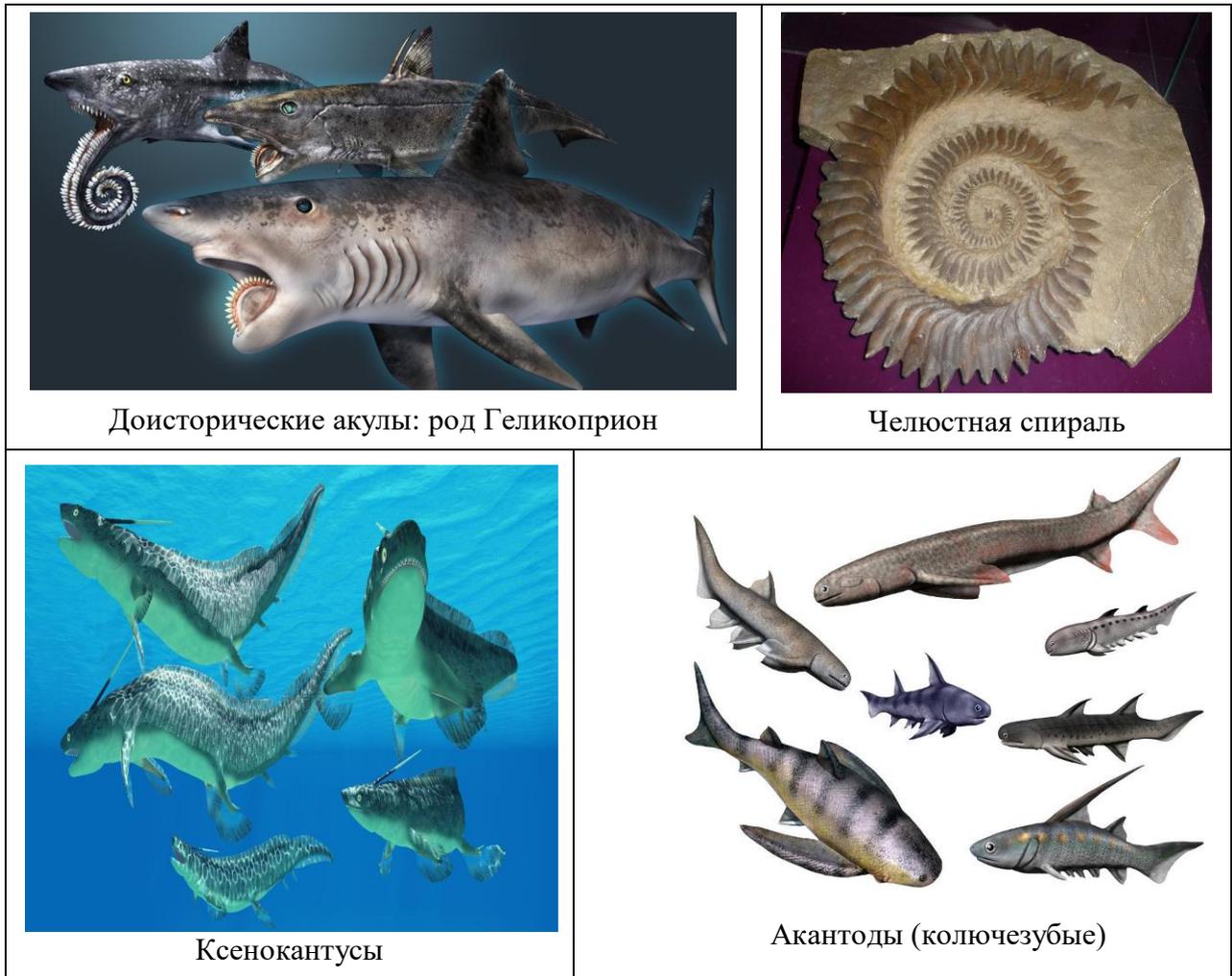
Название периода дано по бывшей Пермской губернии, где впервые установили отложения данного возраста. Начало – $\approx 298,9 \pm 0,15$ млн, конец – $251,9 \pm 0,024$ млн лет назад (примерная продолжительность $\approx 47 \pm 0,174$ млн лет).

I. Геологическая характеристика

- Холодный аридный климат сменяется теплым (соли, латеритизация);
- средняя температура 21–23 °С;
- уровень кислорода 22 %, углекислого газа – 0,4 %;
- резко выраженная зональность, возрастающая засушливость;
- закончилось формирование Пангеи (произошло столкновение континентов, образовались Аппалачские горы);
- шло накопление полезных ископаемых: соль, гипс, уголь, нефть, горючий газ.

II. Биотическая характеристика

- Разница между биотами карбона и началом перми в эволюции органического мира небольшая;
- в начале периода наблюдается наибольшее разнообразие, унаследованное от каменноугольного времени;
- более резкий переход наблюдается на границе ранней и поздней перми:
 - начинается сокращение разнообразия морской биоты почти вдвое;
 - вымирание крупных систематических групп в ранге классов, подклассов, отрядов, не говоря уже о семействах, родах и видах.
- В морской биоте:
 - исчезают классы: трилобиты, бластоидеи; подклассы: табулятоидеи, ругозы, эвриптероидеи; отряды: фузулиниды (фораминиферы), бейрихииды (остракоды), гониатиты (головноногие), цистопориды, криптостомиды, фенестеллиды (мшанки), ортиды, хонетиды, продуктиды (брахиоподы);
 - ведущие позиции принадлежали хрящевым рыбам: доисторическим акулам и ксенокантусам (рис. 60).
 - доживали свои дни последние «акантоды» (также известные как колючезубые).



Доисторические акулы: род Геликоприн

Челюстная спираль

Ксенокантусы

Акантоды (колючезубые)

Рис. 60. Морская фауна перми
(present5.com, paleontologylib.ru)

- Изменения в наземной биоте (рис. 61):
 - сокращение разнообразия позвоночных: земноводных и парарептилий;
 - развитие рептилий, которые стали распространяться вглубь континентов;



Рис. 61. Реконструкция флоры и фауны Перми
(present5.com, paleontologylib.ru)

- появляются зверообразные синапсиды, которые дали начало новым группам рептилий: терапсидам и диапсидам (архозаврам);
- появляются первые жуки и сетчатокрылые насекомые (самыми распространенными были гигантские тараканы и стрекозы);
- происходит сокращение разнообразия и размеров плауновидных, членистостебельных и папоротников (вымирают семенные папоротники);
- широкое распространение получили некоторые плауновидные, а также голосеменные (кордаитовая тайга);
- сосудистые споровые растения (время палеофита) сменяются голосеменными (время мезофита).

- **Руководящие ископаемые** перми:

- *фауна*: аммониты, головоногие, фораминиферы, рептилии;
- *флора*: плауновые, хвощи, папоротники, первые голосеменные (отдельные кордаиты и хвойные);
- в ранней перми продолжалось образование **рифов**: кроме обычных для палеозоя каркасостроителей, принимали участие экзотические известковые пориферы (род *Palaeoaplysina*) и конвергентно сходные с кораллами брахиоподы *Richthofenia* (рис. 62);

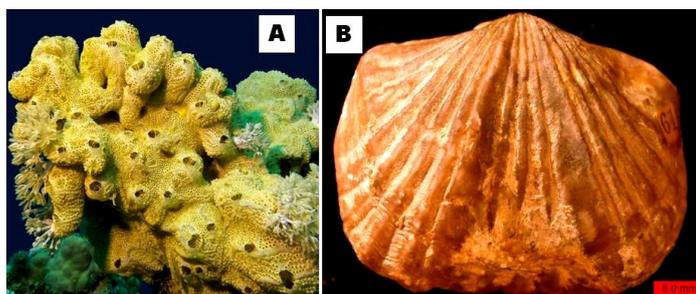


Рис. 62. Пориферы рода *Palaeoaplysina* (A) и брахиоподы *Richthofenia* (B)
(ammonit.ru, pinterest.ru)

- в ранней, а в некоторых районах и в поздней перми еще продолжалось массовое накопление растительного материала, приведшего к углеобразованию;
- пермский период развития органического мира характеризуется прежде всего катастрофическим вымиранием;
- к концу пермского периода вымерло приблизительно 96 % видов морских животных и 70 % видов наземных позвоночных, существовавших на тот момент;
- вымирание связано с резким сокращением нормально-морских условий и появлением множества замкнутых лагун с повышенной соленостью (глобальная аридизация), интенсивным горообразованием и связанным с ним оледенением.

Тема 7. Руководящие ископаемые и их комплексы в мезозойскую эру

Самым теплым периодом фанерозойского эона стала эра средней жизни, или мезозой (от греч. *mesos* – средний, промежуточный, *zoe* – жизнь), длился $\approx 185,9$ млн лет (с $251,9 \pm 0,024$ до $66,0$ млн лет назад; см. табл. 8). Органический мир мезозойской эратемы весьма разнообразен и занимает промежуточное положение между палеозоем и кайнозоем.

Общая характеристика:

- мезозой подразделяют на три периода: триас, юра и мел;
- продолжается движение материковых плит (рис. 57);

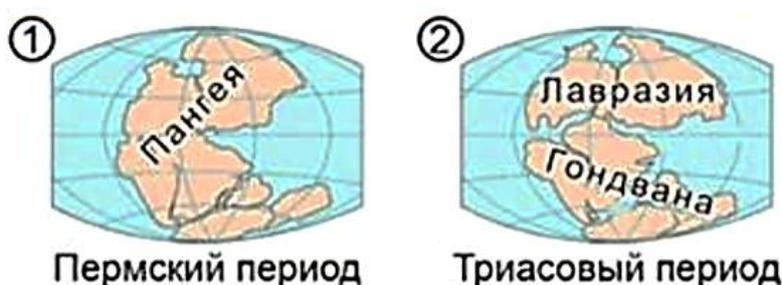


Рис. 57. История движения материковых плит
в конце палеозоя (пермь) и в начале мезозоя (триас)
(paleontologylib.ru)

- характерен новый расцвет большинства типов животных и отделов растений, появившихся ранее;
- благодаря теплоте климата произошел расцвет холоднокровных организмов – рептилий и членистоногих.
- Особенности морской биоты:
 - существовали практически все отделы водорослей и почти все типы царства животных.
- Особенности наземной биоты:
 - преобладали пресмыкающиеся («век рептилий», или эра динозавров);
 - возникли млекопитающие и птицы;
 - господствовали голосеменные (время голосеменных, или мезофит) и папоротники, в мелу к ним присоединились покрытосеменные (верхний мел относят к нео- или кайнофиту);
- расцвет растений древесных форм привел к новой эпохе углеобразования (юра).

7.1. Триас (триасовая система)

Триас (от греч. *trias* – троица) – самый короткий период мезозоя с продолжительностью ≈ 50 млн лет (с $251,9 \pm 0,024$ до $201,3 \pm 0,2$ млн лет назад; см. табл. 8).

I. Геологическая характеристика

- Пангея распалась на две крупные части – Гондвану и Лавразию (рис. 57);
- полуаридный сухой климат нижнего триаса сменяется умеренным с бореальными и теплыми морями;
- характерны лагунно-континентальные отложения влажного климата;
- появились три новые фитогеографические области: Сибиро-Канадская, Евро-Синийская, Австралийская.

II. Биотическая характеристика

- Переходный характер систематического состава биоты: продолжали существовать палеозойские реликты и совместно с ними жили вновь возникшие группы организмов, характерные для мезо-кайнозоя;
- смена палеофитной флоры на мезофитную (средний триас).
- Особенности морской биоты (рис. 58):
 - резкое сокращение семейственного состава морской биоты (примерно в 2 раза по сравнению с началом перми);
 - вымирание некоторых беспозвоночных, характерных для палеозоя: головоногих моллюсков с прямой раковиной, аммонитов с цератитовой лопастной линией, некоторых брахиопод, конодонтофорат и др.;
 - появление новых крупных таксонов: отряды фораминифер (нодозарииды), шестилучевые и восьмилучевые кораллы, первые аммониты с аммонитовой лопастной линией, правильные морские ежи, своеобразные белемноидеи (аулакоцератиды);
 - расцвет цератитов, двустворчатых и брюхоногих моллюсков;
 - среди рыб начинают преобладать акуловые и цельнокостные лучеперые;
 - в среднем триасе появились костистые рыбы, новые группы водных рептилий: рыбovidные ихтиозавры, плезиозавры (длинная змеевидная шея, маленькая голова, туловище с лапами и укороченным хвостом), черепахоподобные плакодонты;
 - разнообразие водных насекомых – жуков и поденок.
- Особенности наземной биоты (рис. 59):
 - сократилось число земноводных: постепенно вымерли стегоцефалы (*Mastodonsaurus*) и их экологические ниши заняли бесхвостые земноводные (лягушки, жабы);
 - увеличилось разнообразие наземных пресмыкающихся;
 - в среднем триасе от экологически и морфологически сходных псевдозухий произошли динозавры, птерозавры (рамфоринхи) и крокодилы;

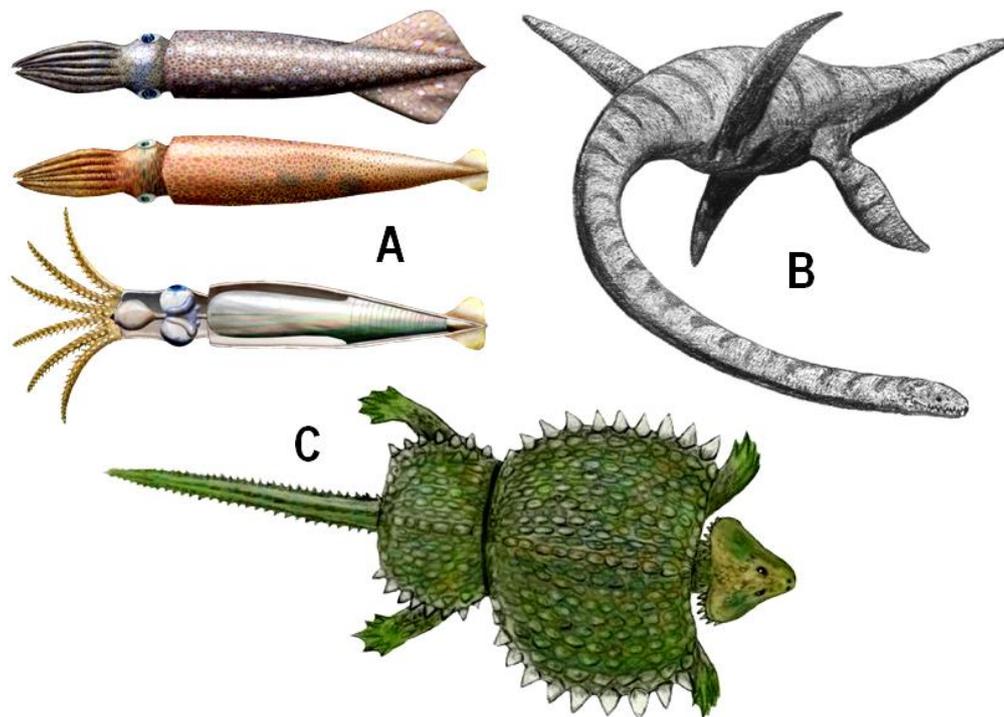


Рис. 58. Реконструкция представителей морской биоты триаса:
A – аулакоцератиды; *B* – плезиозавр; *C* – черепахоподобный плакодонт

- среди летающих рептилий известны планирующие и собственно летающие;
 - планирующие пермо-триасовые псевдозухии дали начало летающим ящерам;
 - продолжали существовать многочисленные зверообразные пресмыкающиеся, давшие в позднем триасе первых яйцекладущих млекопитающих, внешне напоминающих крыс;
 - в позднем триасе возникли птицы (*Protoavis*);
 - теплокровность, вероятно, появилась раньше птиц и млекопитающих, например у некоторых рептилий;
 - среди наземных растений преобладали голосеменные (гинковые, беннеттитовые, цикадовые, хвойные, чекановские и др.);
 - голосеменные могут размножаться без капельной воды, семена лучше защищены, чем одноклеточные споры: содержат многоклеточный зародыш, семядоли, запас питательных веществ (эндосперм) и покрыты надежной оболочкой;
 - папоротники представлены новыми группами, которые достигли своего пика в юре.
- **Руководящие ископаемые** и их комплексы: двустворчатые моллюски, плеченогие, головоногие, морские лилии, рептилии, плевромайи, хвощи, хвойные;
 - **рифостроители**: известковые красные и зеленые водоросли, шестилучевые кораллы;

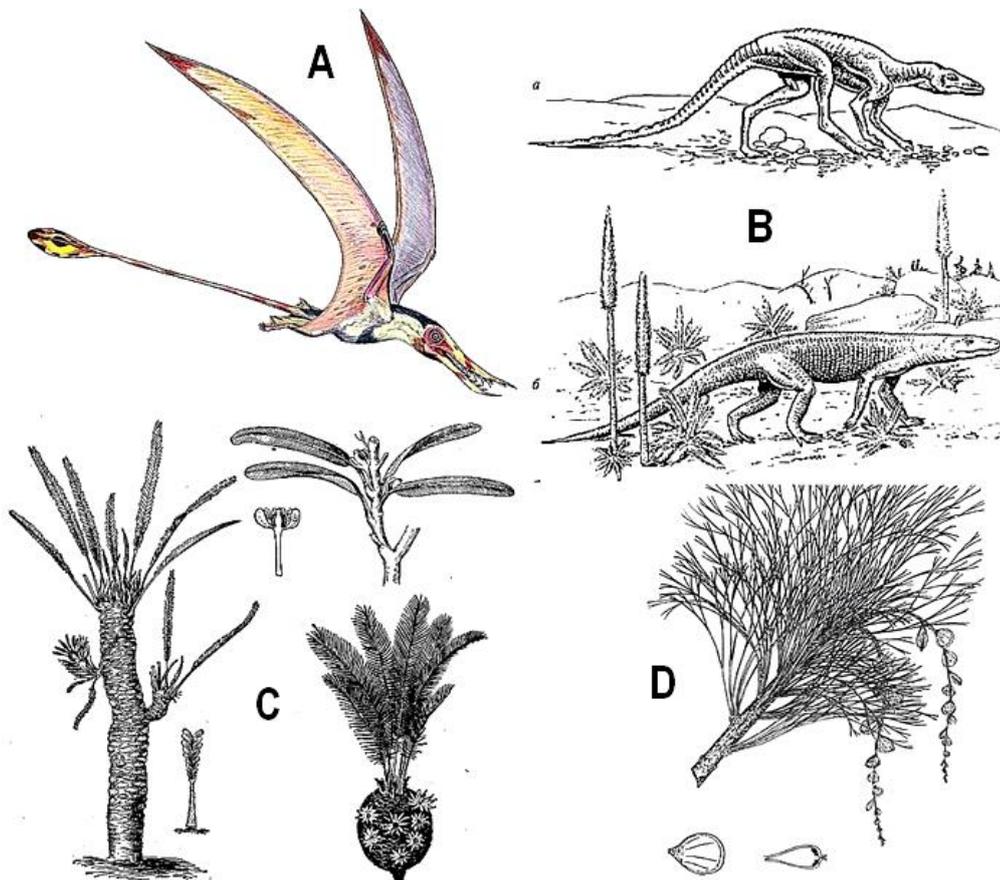


Рис. 59. Реконструкция представителей наземной биоты триаса:
 А – рамфоринх (птерозавр); В – псевдозухии;
 С – представители беннеттитовых и D – чекановскиевых голосеменных
 (present5.com)

- пестрый песчаник – ксерофитная флора;
- к позднему триасу приурочено первое мезозойское угленакопление.

7.2. Юра (юрская система)

Название системы произошло от Юрских гор в Западной Европе. Второй период мезозойской эры длился $\approx 56,3 \pm 0,2$ млн лет (с $201,3 \pm 0,2$ до $145,0$ млн лет назад; см. табл. 8) и ознаменовался расцветом пресмыкающихся (представлены все их экологические группы).

I. Геологическая характеристика

- Для нижней юры характерен прохладный, влажный климат и формирование железистых образований;
- для средней – теплый и умеренный климат;
- для верхней – теплый аридный, частично теплый влажный климат (период рифообразования);
- новая эпоха углеобразования;
- продолжается движение материковых плит (рис. 60).

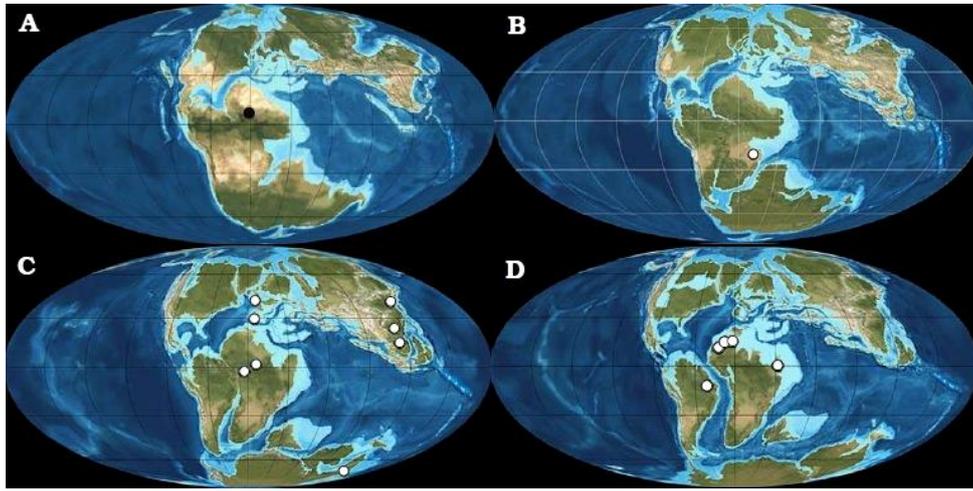


Рис. 60. Карта континентов в течение юрского (А–В) и мелового (С–D) периодов

II. Биотическая характеристика

- Стремительно нарастает биоразнообразие.
- Особенности водной (преимущественно морской) биоты (рис. 61):
 - появились новые группы беспозвоночных: планктонные фораминиферы, коралловидные двустворки (рудисты), необычные брюхоногие моллюски (нерейды);
 - возросло разнообразие белемнитов и особенно аммонитов;
 - наряду с правильными появились неправильные морские ежи;

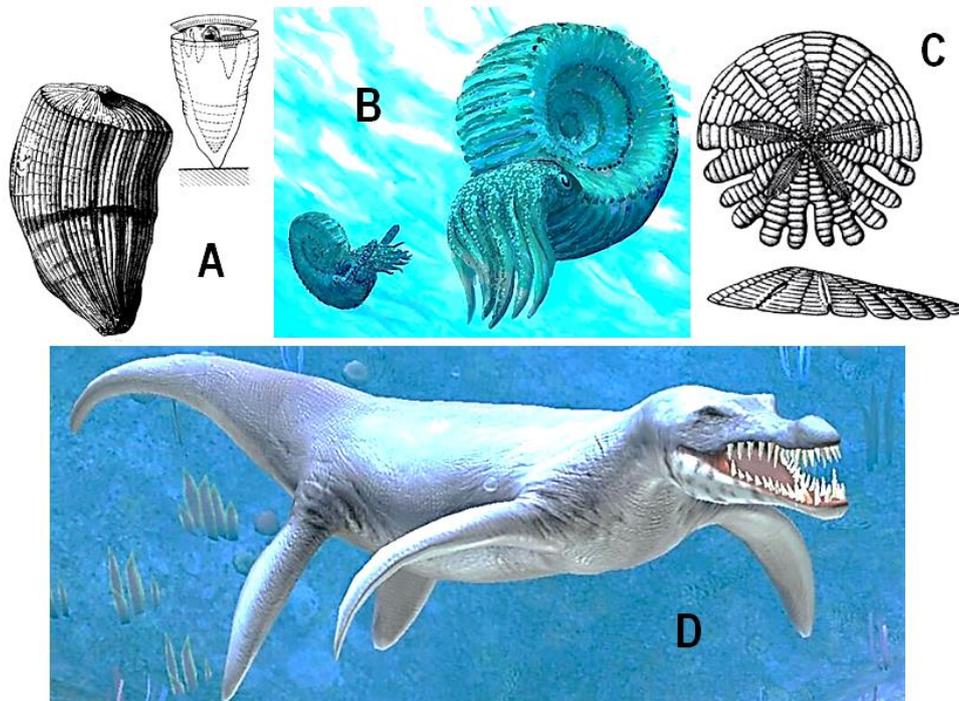


Рис. 61. Реконструкция представителей водной биоты юры:
 А – рудисты; В – брюхоногие моллюски нейреиды;
 С – неправильные морские ежи; D – плиозавр
 (present5.com)

– возросло разнообразие рыб и водных рептилий (ихтиозавры, плезиозавры): в ранней юре доживают плакодонты, в поздней появляются плиозавры (морфологические антиподы плезиозавров);

– появились динофитовые и диатомовые водоросли.

• Особенности наземной биоты (рис. 62):

– на суше обитали ящеротазовые и птицетазовые динозавры, появились первые гиганты (диплодок был в длину 23–35 м);

– одновременно с гигантами жили чешуйчатые и зверообразные рептилии средних и мелких размеров;

– обновляется состав летающих ящеров: появляются небольшие птеродактили, а к концу периода вымирают рамфоринхи;

– птицы были представлены ящерохвостыми – археоптерикс, который до находки *Protoavis* считался наиболее древней птицей;

– появились сумчатые млекопитающие;

– среди беспозвоночных наблюдался расцвет наземных и вторичноводных насекомых;

– расцвет папоротников (древовидные формы и лианы);

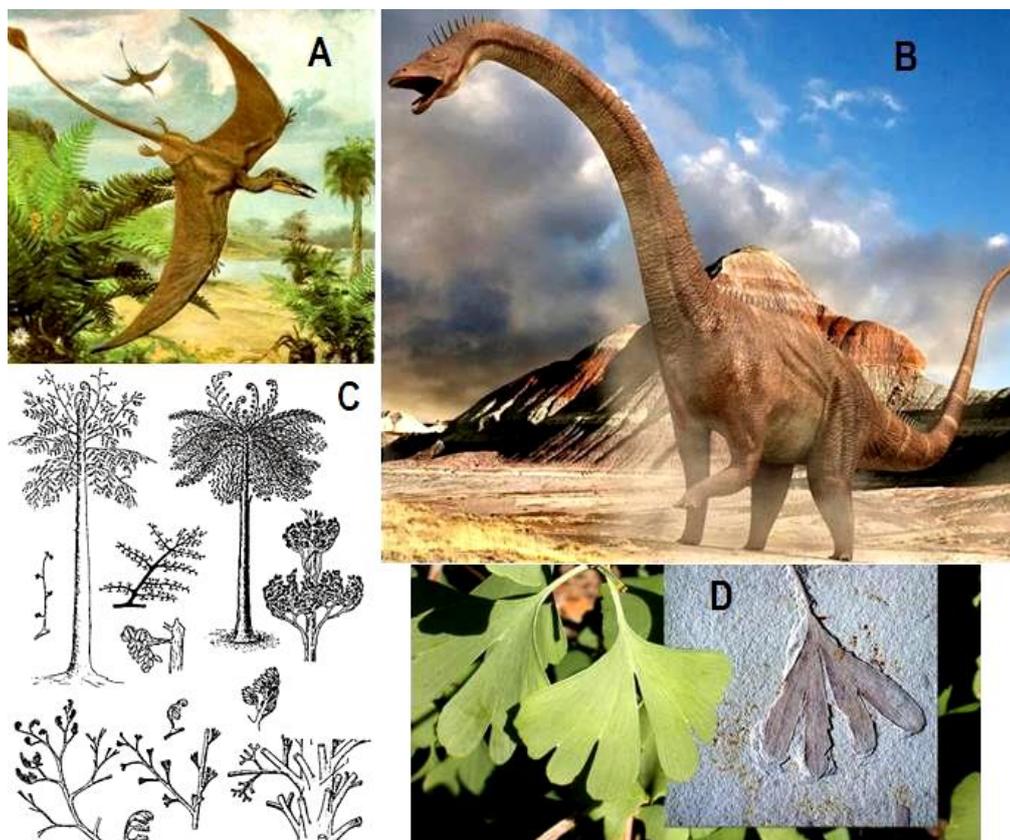


Рис. 62. Реконструкция представителей наземной биоты юры:
A – птеродактиль; B – диплодок; C – лептострбовые и D – гинкговые голосеменные
(ammonit.ru)

– расцвет голосеменных (цикадовые и беннеттитовые), которые образовывали леса тропиков и субтропиков, где хвойные играли подчиненную роль;

– в умеренно-холодном климате произрастали преимущественно другие группы голосеменных: гинкговые, лептострбовые, хвойные (древние сосновые, которые образовывали тайгу).

- **Руководящие ископаемые** и их комплексы: плеченогие, головоногие, белемнойдеи, фораминиферы, рептилии (время гигантских ящеров), голосеменные;

- мощное угленакопление, по масштабам сравнимое с каменноугольным и пермским;

- **рифостроители**: известковые красные и зеленые водоросли, шестилучевые кораллы, рудисты.

Появление новых и расцвет возникших ранее животных и растений вызвали значительное возрастание биоразнообразия, которое к концу юры почти соответствовало раннепермскому.

7.3. Мел (меловая система)

Последний и самый продолжительный (≈ 79 млн лет: от 145,0 до 66,0 млн лет назад; см. табл. 8) из периодов мезозойской эры. Отложения этой системы характеризуются обилием писчего мела, откуда и произошло название.

I. Геологическая характеристика

- Раскол Гондваны и Лавразии (рис. 60);

- к концу периода континенты приобрели очертания, приближенные к современным: Африка и Южная Америка приняли свои отличительные формы, но Индия еще не столкнулась с Азией, а Австралия оставалась частью Антарктики (рис. 60);

- уровень моря поднялся и опустился;

- струйные течения в атмосфере изменились, вследствие чего изменились и течения в океане;

- колебания температуры: похолодания сменялись потеплениями и наоборот, что влияло на изменение концентрации кислорода в воде;

- «аноксидная катастрофа» и «сеномано-туронское пограничное биотическое событие» привели к полному исчезновению ихтиозавров и плиозавров, семейств мегалозавровых и стегозавровых и сильно сократило видовое разнообразие других групп животных;

- 70 млн лет назад Земля охлаждалась, на полюсах сформировались ледяные шапки, зимы становились суровее.

II. Биотическая характеристика

- Основное биотическое событие – появление и интенсивное развитие покрытосеменных (цветковых) растений (важный ароморфоз – формирование цветка и плода);
- развитие цветковых повлекло за собой возрастание многообразия насекомых;
- животный мир мела представляет продолжение юрского;
- развитие aberrantных форм;
- кульминационная точка развития диапсидных рептилий (наземных ящеров).
- Особенности водной (преимущественно морской) биоты (рис. 63–65):
 - разнообразны беспозвоночные: продолжали существовать шести- и восьмилучевые кораллы, мшанки, брахиоподы, морские ежи, различные моллюски, в т. ч. кораллоподобные двустворки (рудисты), своеобразные брюхоногие моллюски (нерейды), головоногие моллюски (белемниты и аммониты), появились и испытали расцвет аммониты с уклоняющейся формой раковины (гетероморфы, рис. 63);
 - много микроорганизмов, например происходит становление и бурное развитие планктонных фораминифер (глобигериниды, рис. 63);
 - раковинки планктонных глобигеринид имеют известковый состав и являются составной частью органогенных карбонатных илов;
 - разнообразны остракоды – раковинные рачки (рис. 63);

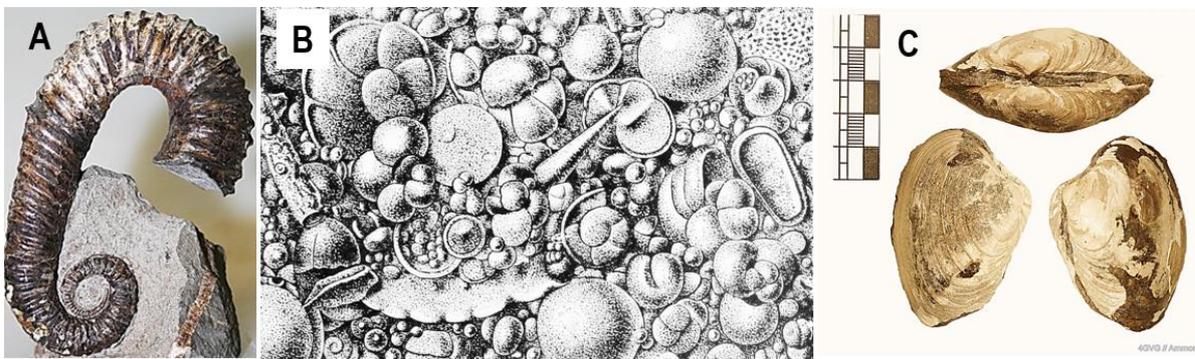


Рис. 63. Реконструкция представителей морской биоты мела:
А – аммониты с уклоняющейся формой раковины (гетероморфы);
В – глобигериниды; С – остракоды
(ammonit.ru)

- панцири диатомовых водорослей имеют кремневый скелет и входят в состав кремневых илов, из которых в дальнейшем образуются опоки, диатомиты, трепела и т. д. (рис. 64);
- рыбы испытали новый расцвет на фоне явного преобладания костистых;
- разнообразие морских пресмыкающихся (рис. 65): ихтиозавры, плезиозавры, плиозавры и мозазавры, последние – гигантские крокодилоподобные животные.
- Особенности наземной биоты (рис. 66–69):
 - продолжается расцвет наземных и летающих пресмыкающихся (рис. 66);



Рис. 64. Кремнистые породы из панцирей диатомей мела:
 А – диатомит; В – опока; С – трепел
 (ammonit.ru)

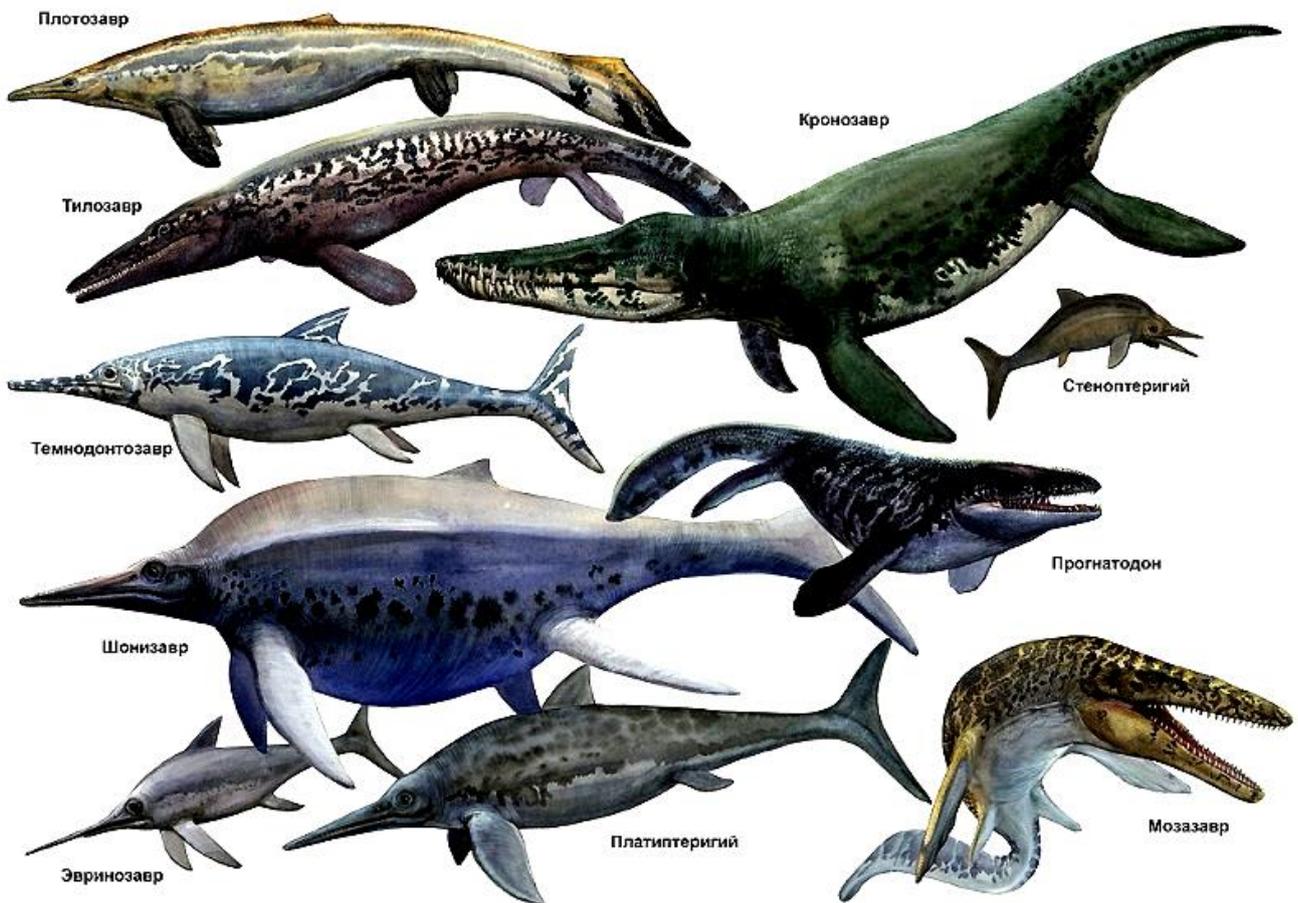


Рис. 65. Реконструкция представителей морских пресмыкающихся мезозоя
 и их сравнение
 (dvernaya-moda.livejournal.com)

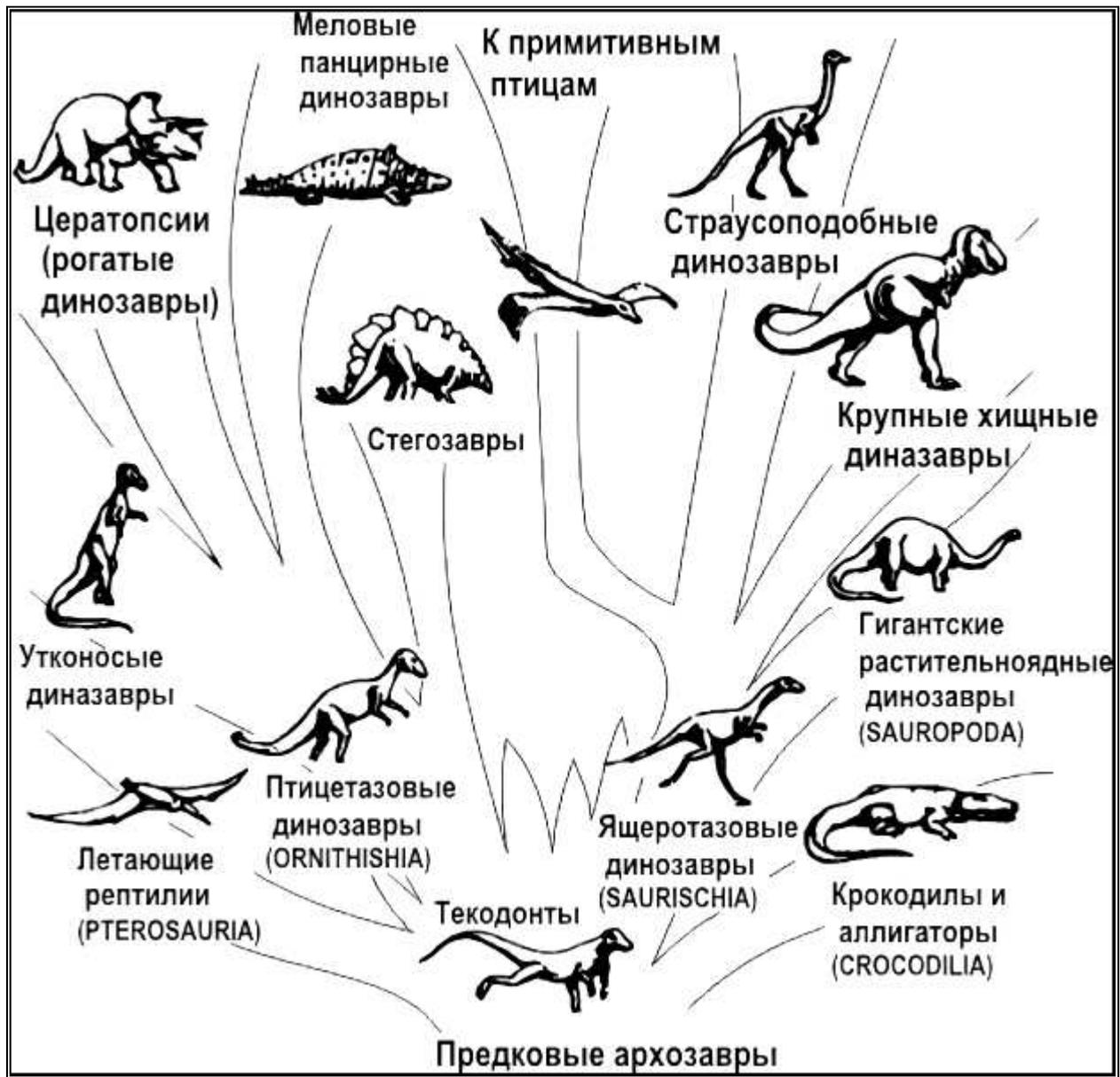


Рис. 66. Филогения архозавров
(paleontologylib.ru)

- наземные рептилии широко представлены динозаврами (рис. 66): хищные двуногие ящеротазовые (американские тираннозавры, монгольские тарбозавры, оперенные страусоподобные целурозавры; рис. 67), растительноядные птицетазовые (четвероногие стегозавры, анкилозавры, цератопсы и двуногие игуанодоны и утконосые; рис. 68);
- одновременно существовали гигантские и мелкие формы рептилий;
- крылатые пресмыкающиеся были представлены птеродактилями, размах крыльев мог достигать у них 11–16 м (птеранодон);
- параллельно существовали летающие ящеры, ящерохвостые птицы типа археоптерикса и настоящие веерохвостые птицы;
- появились плацентарные млекопитающие: насекомоядные, древние копытные (кондилартры), первые приматы, кошкоподобные хищные и др.;

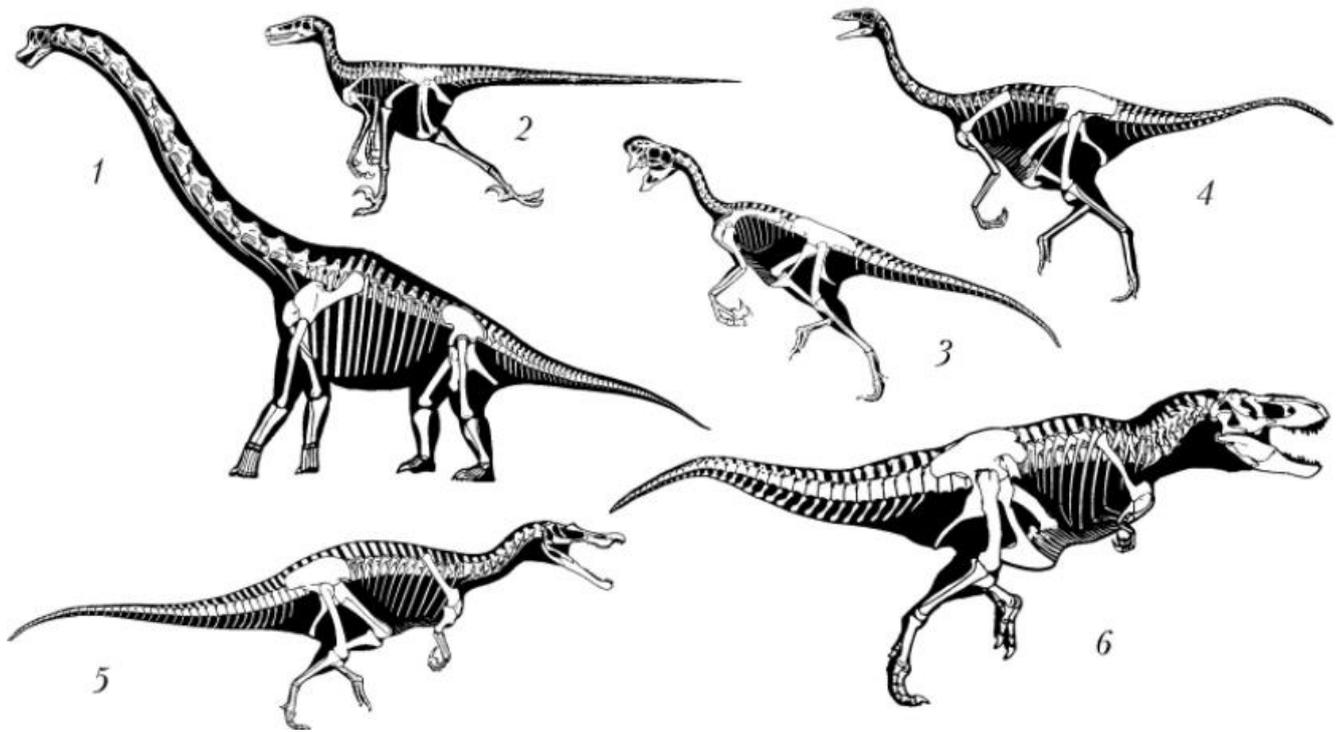


Рис. 67. Ящеротазовые динозавры (реконструкция):
 завроподы: 1 – диплодок; тероподы: 2 – дейнонихозавры (велоцираптор),
 3 – овирапторозавры (овираптор), 4 – орнитомимозавры (орнитомим),
 5 – карнозавры (барионикс), 6 – тираннозавры (тираннозавр)
 (<http://bre.mkrf.ru/>, Палеонтологический институт РАН)

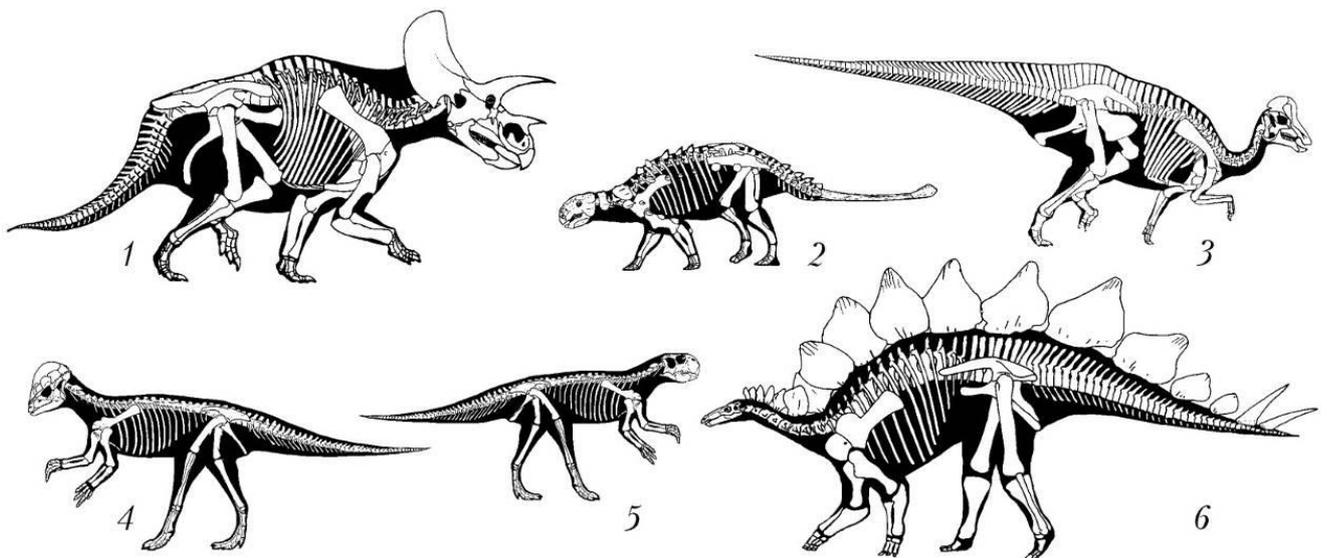


Рис. 68. Птицетазовые динозавры (реконструкция):
 1 – цератопсии (трицератопс); 2 – анкилозавры (пинакозавр);
 3 – орнитоподы (коритозавр); 4 – пахицефалозавры (преноцефал);
 5 – цератопсии (пситтакозавр); 6 – стегозавры (стегозавр)
 (<http://bre.mkrf.ru/>, Палеонтологический институт РАН)

Архефруктус
(реконструкция)



Рис. 69. Архефруктус – древнейшее из известных цветковых растений

– во второй половине раннего мела появляются покрытосеменные растения (рис. 69), произошедшие, скорее всего, от беннеттитовых;

– к началу позднего мела покрытосеменные (однодольные и двудольные) получили достаточно широкое распространение, появляются первые широколиственные растения;

– эволюция цветковых тесно связана с насекомыми, играющими важную роль в их опылении;

- угленакопление сравнимо с поздне триасовым.

- **Руководящие ископаемые** и их комплексы: головоногие, белемнойдеи, морские ежи, двустворчатые моллюски, фораминиферы, рептилии, голосеменные и покрытосеменные;

- **рифостроители**: известковые красные и зеленые водоросли, шестилучевые кораллы, рудисты.

- В меловой период был достигнут максимум биоразнообразия в мезозое (только в морской биоте 600 семейств), превысивший девонский максимум палеозоя (450 сем.);

- в конце периода произошло массовое **мел-палеогеновое вымирание** многих групп животных и растений. В морских бассейнах исчезли амmonoидеи (до минимума сократились белемниты), ихтиозавры, завроптеригии, или зауроптеригии, на суше – динозавры и освоившие воздух птерозавры и т. д. Полностью вымерли характерные для мезозоя

беннеттитовые, кейтониевые, лептострбовые голосеменные растения. В других группах резко, до 30–50 %, сократилась численность.

Этот глобальный экологический кризис на границе мела и палеогена, судя по динамике разнообразия морской биоты фанерозоя, имел меньший масштаб, чем пермотриасовый. Однако подчеркивающие его биомаркеры – динозавры, птерозавры, ихтиозавры, аммониты, белемниты – эмоционально усиливают эффект массового вымирания. Причины катастрофы до конца непонятны, но их связывают с глобальными изменениями окружающей среды. Гипотезы:

- падение астероида и, как следствие, «ядерная зима» (частицы пыли заблокировали попадание солнечных лучей на поверхность суши);
 - похолодание (очередной ледниковый период);
 - активизация вулканической деятельности;
 - разрушение мезозойских экосистем;
 - инадаптивный характер эволюции динозавров и конкуренция с млекопитающими;
- и т. д.

Тема 8. Руководящие ископаемые и их комплексы в кайнозойскую эру

Кайнозой начался 66 млн лет тому назад (начиная с датского века), т. е. по отношению к современности данная эра длится уже 66 млн лет. По предварительным прогнозам, ее продолжительность может достигнуть 90 млн лет. Название предложено английским геологом Джоном Филлипсом в 1861 г. (в переводе с греч. *kainos* – новый, *zoe* – жизнь). Это эра млекопитающих, птиц, покрытосеменных (появляются злаковые) и насекомых. Кайнозой подразделяется на три периода: палеоген, неоген и четвертичный (антропоген).

I. Геологическая характеристика

- В кайнозой продолжался дрейф континентов;
- на каждом из них формировались обособленные сообщества растений и животных;
- континенты приобрели свое современное очертание;
- эпоха саванн;
- углеобразование приурочено к неогену и антропогену;
- **рифостроители:** известковые красные и зеленые водоросли, мшанки, шестилучевые кораллы.

II. Биотическая характеристика

- На суше господствуют цветковые растения, насекомые, птицы и млекопитающие;
- в водоемах наблюдается расцвет водорослей, червей, моллюсков, мшанок и костистых рыб, а также различных типов подцарства простейших;
- широкое экологическое разнообразие животных (наземных, морских и летающих);
- появление первой разумной жизни на Земле – человека разумного.

8.1. Палеоген (палеогеновая система)

Первый геологический период кайнозоя (греч. *palaios* – древний, *genos* – происхождение) начался 66 млн лет назад, а закончился 23,03 млн лет назад. Его продолжительность составила 43,03 млн лет (см. табл. 8). Ранее палеоген и неоген входили в состав третичного периода.

I. Геологическая характеристика

- Климат ровный тропический;
- во второй половине палеогена климат становится более континентальным, появляются ледяные шапки на полюсах (рис. 70).

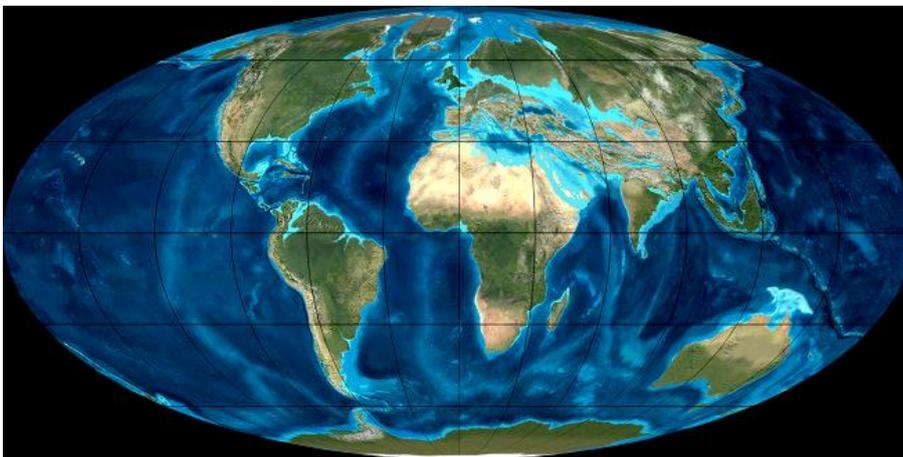


Рис. 70. Карта континентов в эпоху олигоцена (33 млн лет назад)

II. Биотическая характеристика

• Морская биота:

– разнообразны морские беспозвоночные, в т. ч. «гигантские» фораминиферы (нуммулитиды);

– появляются новые группы кораллов, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, морских ежей и т. д.;

– вымирают последние белемниты или похожие на них формы;

– начинается расцвет головоногих с редуцированной или вовсе исчезнувшей раковиной (осьминоги, каракатицы и кальмары), вместе с белемнитами объединяемых в группу колеоидей;

– среди водных позвоночных преобладают костистые рыбы;

– в пресных водах распространились крокодилы.

• Наземная биота:

– среди наземных растений наиболее многочисленная группа – цветковые растения, появившиеся в предыдущий меловой период;

– обитают чешуйчатые рептилии, черепахи и гаттерии;

– расцвет млекопитающих;

– формируется «индрикотериевая фауна» (фаунистический комплекс вымерших млекопитающих и других животных, населявших в среднем олигоцене умеренную зону Евразии – от Балканского полуострова до Китая; рис. 71);

– широко распространены крупные бегающие хищные птицы (диатримы; рис. 71);

– появились и стали разнообразны беззубые птицы, элфантиды;

– увеличивается разнообразие насекомых;

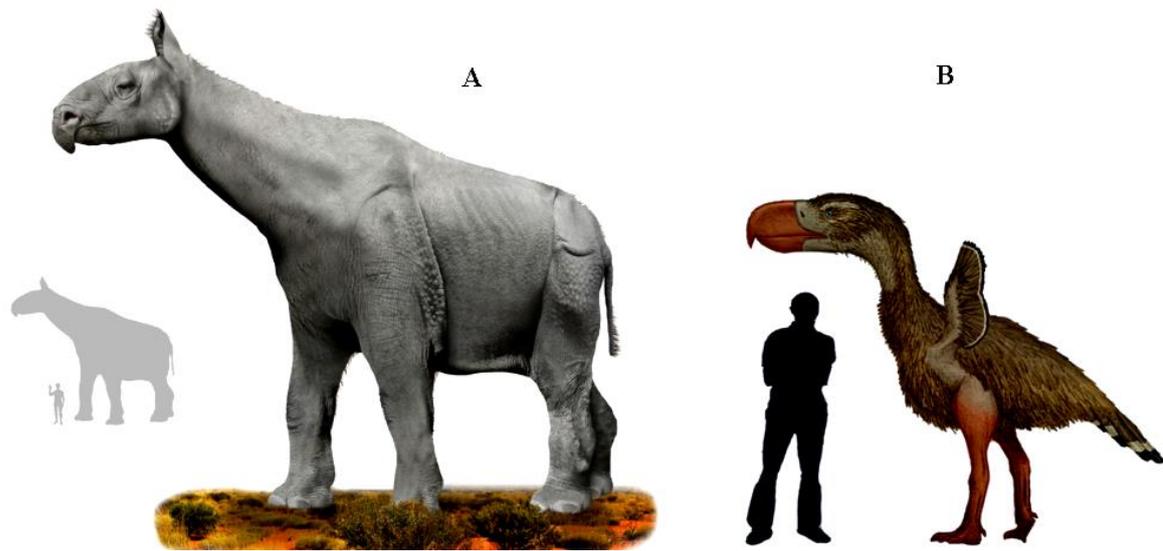


Рис. 71. Реконструкции индрикотерия (А) и диатримы (В)

– происходит эоцен-олигоценое вымирание, также известное в отношении европейской фауны как Великий перелом – значительные изменения в составе морской и наземной флоры и фауны (несколько гипотез: столкновение с астероидами, извержение супервулканов, изменение климата, частичное затенение Земли гипотетическими кольцами планеты).

Палеоген (особенно эоцен) – время широкого глобального распространения млекопитающих: яйцекладущие, сумчатые, но определяющим было многообразие плацентарных (древние хищники, копытные, примитивные приматы и др.).

8.2. Неоген (неогеновая система)

Название «неогеновая система (период)» предложил в 1853 г. австрийский геолог М. Гёрнес (греч. *neos* – новый, *genos* – происхождение): начало – $\approx 23,03$ млн лет назад, конец – 2,588 млн лет назад; продолжительность ≈ 22 млн лет. Неогеновая водная и наземная биота приближается к современной.

I. Геологическая характеристика

- Климат ровный тропический;
- континенты уже имеют близкие к современным очертания;
- сформировался Панамский перешеек, соединяя Северную и Южную Америки;
- индийский субконтинент продолжает сталкиваться с основной Азией, формируя Гималаи;
- уровень моря понижается, создавая сухопутные мосты между Африкой и Евразией и между Евразией и Северной Америкой;
- глобальный климат становится сезонным и продолжается общая тенденция к похолоданию, которая началась в палеогене;

- ледяные шапки на обоих полюсах начинают расти по площади и в толщину;
- углеобразование;
- в конце неогенового периода начинается первое из серии оледенений, относящихся к четвертичному оледенению.

II. Биотическая характеристика

• Водная биота:

- резко сокращается число нуммулитид;
- возрастает количество планктонных фораминифер;
- многочисленны и разнообразны костистые рыбы.

• Наземная биота:

- постепенно приобретают современный облик земноводные и рептилии;
- распространяются крупные страусоподобные птицы;
- расцвет плацентарных млекопитающих: непарнопалых (гиппарионы) и парнопалых (олени, верблюды, свинообразные), новых хищников (саблезубые тигры, медведесобаки), хоботных (мастодонты), динотериев, платибелодонов (рис. 72);
- крупные нелетающие птицы играют большую роль, особенно в изолированных, островных экосистемах;
- в конце этого периода появляются первые люди.

В течение неогена в Африке и Евразии существовало несколько крупных фаунистических комплексов – таких как анхитериевая и гиппарионовая фауны.

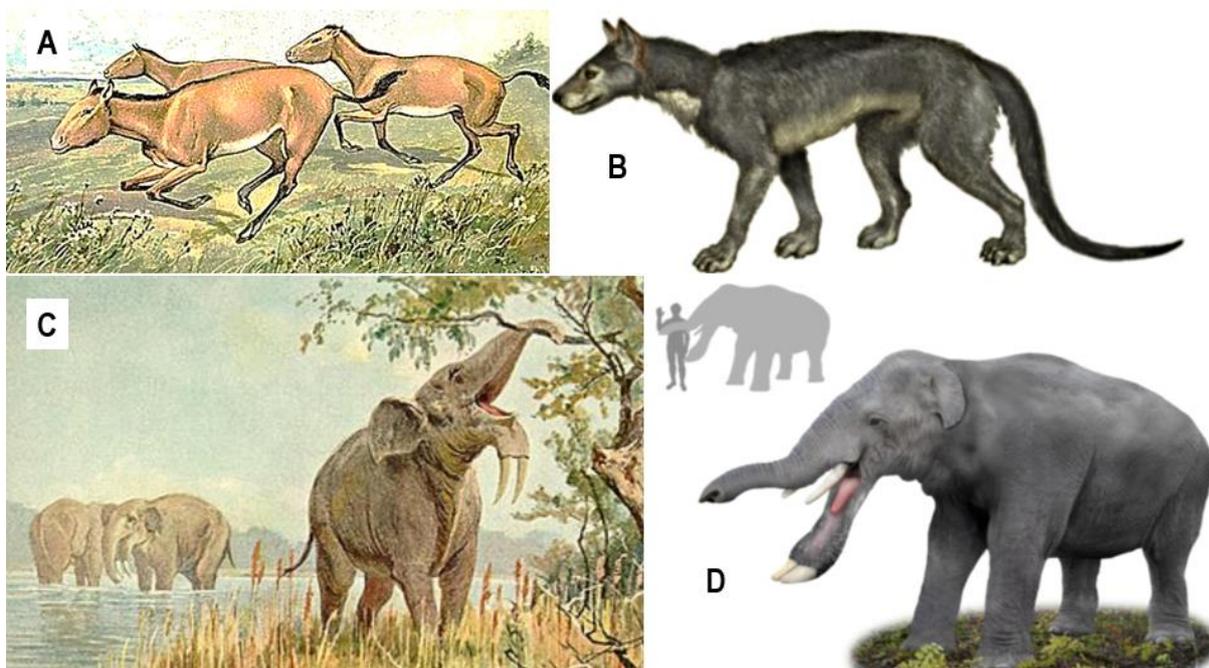


Рис. 72. Реконструкция плацентарных млекопитающих неогена: *A* – гиппарионы; *B* – медведесобака; *C* – динотерии; *D* – платибелодон

8.3. Четвертичный, или антропогеновый, период (система)

Современный этап истории Земли, третий (текущий) период кайнозойской эры (четвертичный – четвертая группа отложений; греч. *anthropos* – человек, *genos* – происхождение). За начало антропогенового периода принят рубеж 2 млн лет, время завершения неизвестно. Фаунистическая и флористическая характеристики системы очень близки к таковым неогена. Учитывая это, некоторые палеонтологи склонны рассматривать четвертичный период как часть неогена. Нижнюю границу периода в континентальных отложениях проводят по палеоклиматическим и магнито-стратиграфическим данным, которые синхронны для всех материков, тогда как антропоген начинался на разных материках в разное время. В настоящее время четвертичная система подразделяется на два основных надраздела (см. табл. 8): плейстоцен и голоцен.

Плейстоцен:

- время великих оледенений;
- ледниковые периоды чередовались с относительно теплыми межледниковьями;
- климат плейстоцена во время межледниковий был практически идентичен современному, но животный мир различался;

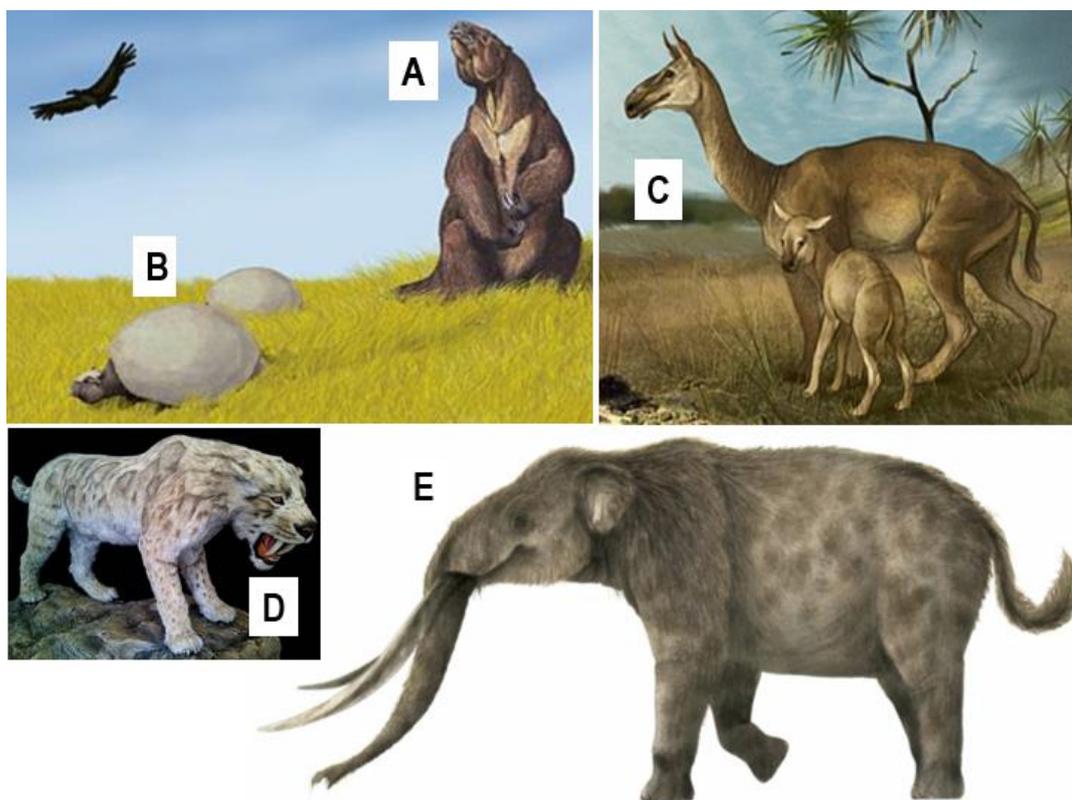


Рис. 73. Реконструкция вымерших млекопитающих Южной Америки в плейстоцене:

A – гигантский ленивец мегатерий; *B* – глиптодон;
C – макраухения; *D* – смилодон; *E* – кювьерионус

- по окончании плейстоцена **вымерли:**

– представители тундростепи, южноамериканских пампасов и джунглей (частично из-за климатических перемен, частично из-за охоты со стороны древних людей);

– в Южной Америке исчезли родственники слонов (стегомастодон), кювьерионы, гигантские броненосцы дедикурусы и глиптодоны, гигантская саблезубая кошка (смилодон), копытные макраухения и токсодоны, гигантский ленивец мегатерий (рис. 73);

– в Северной Америке исчезают: американский мастодонт, живший в лесах умеренного пояса, мамонты (императорский, Колумба и т. д.), последний представитель птиц-тиранов или форораков (фороракос) – титанис Уоллера, десятки видов аборигенных копытных, включая американских лошадей, верблюдов, степных пекарей, разнообразных оленей, вилороговых «антилоп» и быков;

– тундростепь Евразии и отчасти Аляски / Канады лишилась таких животных, как шерстистый мамонт, шерстистый носорог, большерогий олень, пещерный медведь и пещерный лев;

– исчезли также неандертальцы, гигантопитеки и последние популяции человека прямоходящего.

Голоцен:

- межледниковая эпоха с относительно стабильным климатом;

• начало голоцена характеризуется вымиранием большого количества видов животных мегафауны;

• середина – становление человеческой цивилизации и начало ее технического развития;

- изменения в составе фауны относительно невелики;

- окончательно вымерли: мамонты и гигантские ленивцы;

• за последние несколько веков по вине человека перестали существовать дронты, эпиорнисы, моа, стеллеровы коровы, странствующие голуби и сотни других видов (рис. 74);

- характерна экспансия человека;

• интенсивная и разнообразная деятельность человека стала оказывать влияние на развитие биосферы;

• ≈ 7000 лет назад климат стал теплее: растаяли Североамериканский и Евразийский континентальные ледники, распался арктический ледниковый покров, завершили существование многие горные ледники, остались лишь сократившиеся щиты близ полярных шапок (Гренландия, Антарктида).

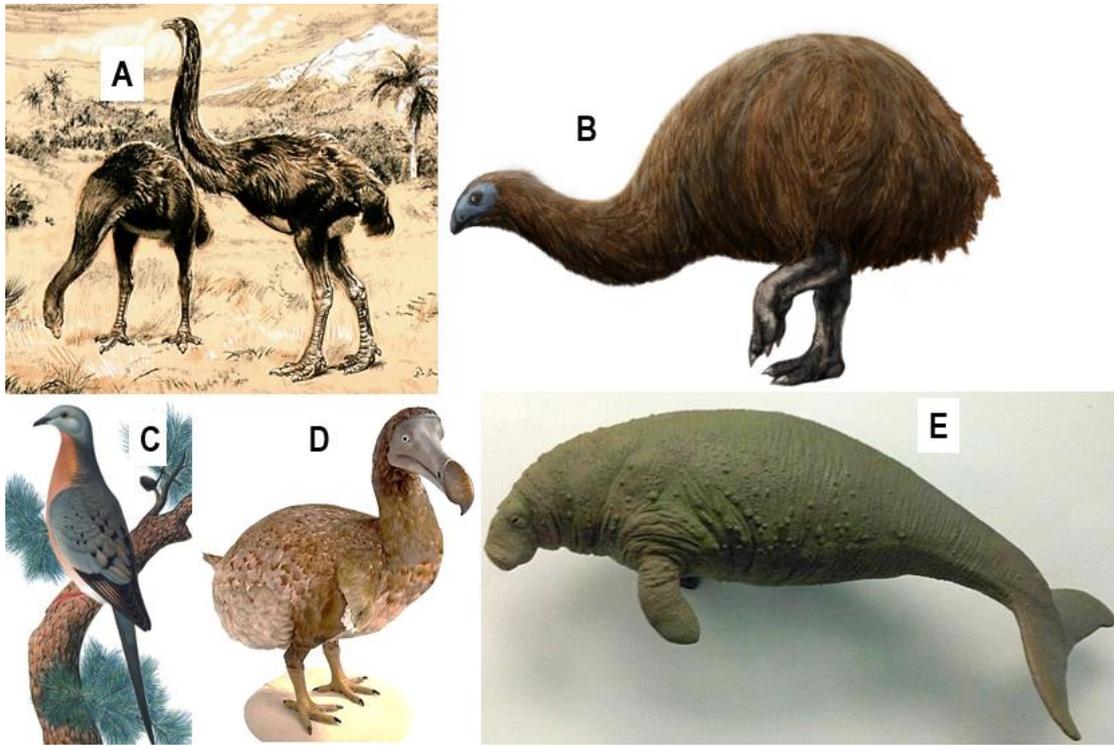


Рис. 74. Реконструкция вымерших млекопитающих в голоцене:
A, B – моа; *C* – странствующий голубь; *D* – дронг; *E* – стеллерова корова

В четвертичном периоде сформировалось в современном виде большинство форм рельефа и произошло множество существенных событий в истории Земли (с точки зрения человека), важнейшие из которых – эпохи оледенения и появление человека. На таком коротком интервале времени для определения возраста применяется, прежде всего, радиоуглеродный анализ и другие методы, основанные на распаде короткоживущих изотопов (см. табл. 8).

Закономерности в развитии органического мира

1. Палеонтологическая летопись органического мира, несмотря на свою неполноту, подтверждает основной закон эволюции: *развитие идет от простого к сложному*. Случаи упрощения носят частный характер и не приводят к возврату предкового организма. Упрощение протекает в рамках того уровня эволюции, который характерен для данной группы.

2. *Экологические кризисы* в геологическом прошлом уменьшали биоразнообразие органического мира, но *не понижали верхний эволюционный уровень*, достигнутый к тому времени.

3. *Планетарные события* на Земле проявляются разнообразно, хотя в реальности они тесно *связаны друг с другом причинно-следственными отношениями*.

4. Морфофизиологическое, экологическое и биоценотическое *разнообразие*, а также суммарная *биомасса* стремительно *возрастают и усложняются*.

5. Планетарное *климатическое состояние Земли* в течение геологического времени *в целом было положительным* («теплым»), ледниковые периоды занимали непродолжительное время.

6. Максимальное *накопление огромных масс наземной растительности, давших начало угольным толщам*, наблюдается в каменноугольном, юрском и неогеновом периодах, а также в настоящее время. Систематический состав растений и их сообществ *менялся соответственно флорогенезу*.

7. Формирование *рифовых органогенных сооружений* началось в протерозое и *продолжается до сих пор*. Систематический состав рифостроителей *менялся по мере развития различных групп биоса*. Падение интенсивности рифообразования хорошо согласуется с геологическими событиями.

Массовые вымирания в истории развития Земли

Глобальные катастрофы в истории Земли отмечаются, когда высокая (по сравнению с фоновым уровнем) доля видов большого числа высших таксонов вымирала в продолжение короткого по геологическим масштабам времени. Общепринятая в настоящий момент концепция разработана в 1980-х гг. американскими палеонтологами Д. Сепкоски и Д. Раупом.

На протяжении фанерозоя (последние 540 млн лет) имело место пять крупных массовых вымираний и порядка 20 менее масштабных (рис. 75). Последнее массовое вымирание произошло ≈ 65 млн лет назад и было не самым значительным, однако оно наиболее известно из-за вымирания динозавров. Наикрупнейшее из массовых вымираний (так называемое Великое вымирание) 250 млн лет назад уничтожило 90 % существовавшего тогда биоразнообразия.

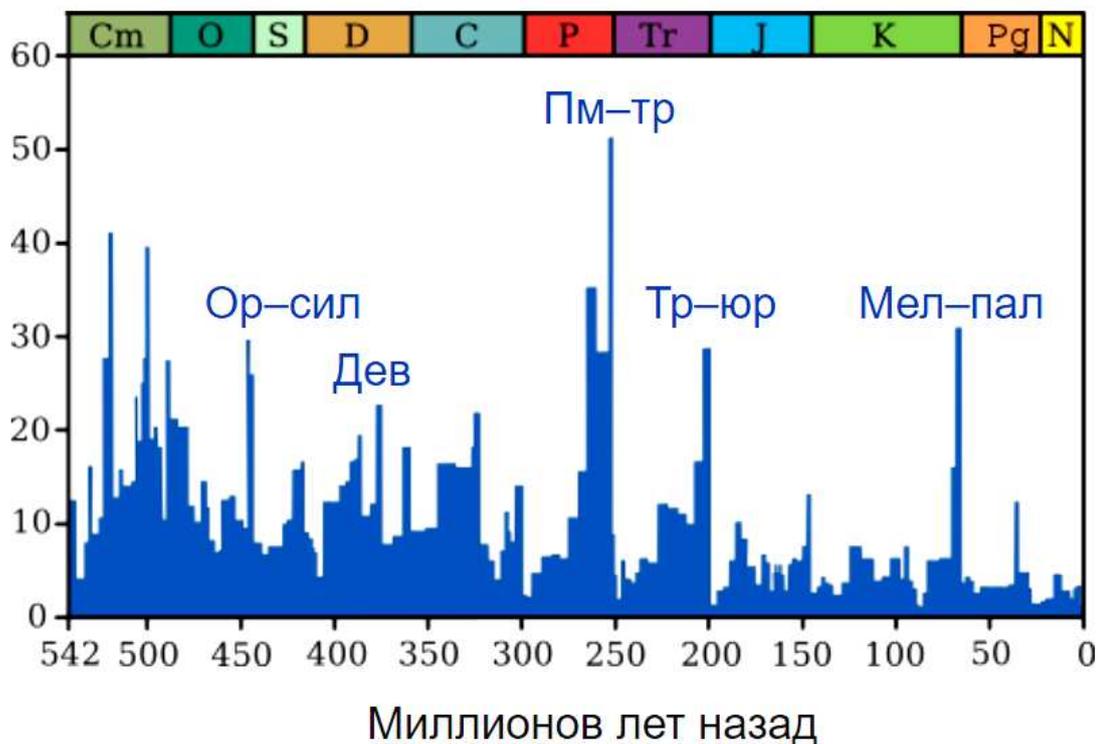


Рис. 75. Отмечены пять крупнейших вымираний фанерозоя:
 Ор-сил – ордовикско-силурийское; Дев – девонское; Пм-тр – пермское;
 Тр-юр – триасово-юрское; Мел-пал – мел-палеогеновое.
 Для каждого интервала времени показано, какой процент существовавших
 тогда родов не дожил до следующего интервала
 (показаны вымирания не всех родов, а лишь сохранившихся в окаменелостях)

Различают внутренние и внешние (биотическая и абиотическая среда обитания) причины вымирания. Обе группы действуют одновременно, но внешняя, особенно абиотическая, проявляется ярче, поэтому ее часто принимают за единственную.

К внутренним причинам вымирания относят: исчерпание жизненного запаса сил («старение» и «смерть»), сокращение диапазона изменчивости, понижение качества полового и бесполого размножения, специализация и т. д. Перечень внешних причин можно свести к следующим: изменение соотношения «море – суша» при смене глобального тектонического режима; усиление вулканической деятельности и землетрясений; изменение расположения климатических поясов; глобальные колебания уровня океанов; изменение состава атмосферы; разрыв пищевых связей и качество пищи; повышение радиоактивности за счет миграции вещества из недр Земли; космические причины (взрыв сверхновой звезды, столкновение с астероидом, метеоритная бомбардировка).

Долгое время среди основных причин крупных массовых вымираний выделяли:

- вулканические явления (трапповый магматизм – особый тип континентального магматизма, для которого характерен огромный объем излияния базальта за геологически короткое время на больших территориях) планетарного масштаба;

- импактные события (столкновение крупного метеорита, астероида, кометы или иного небесного тела с Землей или другой планетой или спутником).

В ряде работ в динамике вымираний обнаружены циклы различной продолжительности; возможную цикличность связывают чаще всего с космическими периодическими процессами.

Библиографический список

- Астафьева М. М.* Бактериальная палеонтология неоархейских полосчатых железистых кварцитов Карелии и Кольского полуострова / М. М. Астафьева, С. Б. Фелицын, Н. А. Алфимова // Палеонтологический журнал. – 2017. – № 4. – С. 93–102. – URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_29762024_45764291.pdf (дата обращения: 09.12.2021). – Режим доступа: Научная электронная библиотека eLIBRARY.RU.
- Беккер Ю. Р.* Ихнофоссилии – новый палеонтологический объект в стратотипе позднего докембрия Урала / Ю. Р. Беккер // Литосфера. – 2013. – № 1. – С. 52–80. – URL: <https://www.lithosphere.ru/jour/article/viewFile/691/690> (дата обращения: 09.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Биология.* Современный курс : учебное пособие / под ред. А. Ф. Никитина. – 4-е изд., испр. и доп. – Санкт-Петербург : СпецЛит, 2016. – 495 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-299-00719-0.
- Борисяк А. А.* Курс палеонтологии / А. А. Борисяк. – Санкт-Петербург : Лань, 2014. – 374 с. – ISBN 978-5-507-40806-1.
- Данукалова Г. А.* Палеонтология в таблицах : методическое руководство / Г. А. Данукалова. – Тверь : Изд-во ГЕРС, 2009. – 196 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-88942-089-7.
- Иванцов Ю. А.* Отпечатки вендских животных – уникальные палеонтологические объекты Архангельской области / Ю. А. Иванцов, М. В. Леонов. – Архангельск, 2008. – 91 с. – URL: <http://eco29.ru/images/ecoprosviewenie/publications/otpechatki-vendskih-zhivotnyh/otpechatki-vendskih-zhivotnyh.pdf> (дата обращения: 27.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Кочнева О. Е.* Основы палеонтологии и общая стратиграфия : учеб.-метод. пособие / О. Е. Кочнева, А. А. Ефимов. – Пермь : Изд-во Перм. нац. исслед. политехн. ун-та, 2016. – 71 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-398-01588-1.
- Кудряшова Т. Г.* Основы палеонтологии / Т. Г. Кудряшова. – Оренбург : Изд-во Оренбургского гос. ун-та, 2002. – 76 с. – URL: <http://window.edu.ru/resource/686/19686/files/metod39.pdf> (дата обращения: 21.12.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Леонтьева Т. В.* Основы палеоботаники и палеозоологии : учебное пособие / Т. В. Леонтьева, И. В. Куделина, М. В. Фатюнина. – Оренбург : ОГУ, 2016. – 201 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-7410-1512-4.
- Микулаш Р.* Палеоихнология – введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности / Р. Микулаш, А. Дронов. – Прага : Геологический ин-т АН Чешской Республики, 2006. – 122 с. : ил., табл. – ISBN 978-80-903511-5-8.
- Михайлова И. А.* Палеонтология : учебник / И. А. Михайлова, О. Б. Бондаренко. – 2-е изд., перераб. и доп. – Москва : Изд-во МГУ, 2006. – 592 с. : ил., табл. – ISBN 5-211-03868-1.
- Палеонтология : учебно-методическое пособие / Б. Н. Шурыгин, А. Е. Игольников, И. Н. Косенко, А. В. Копылова.* – 4-е изд., испр. и доп. – Новосибирск : ИПЦ НГУ, 2019. – 84 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-4437-0910-9.

- Палеонтология* : учебно-методическое пособие / Мин-во образования и науки Рос. Федерации ; сост.: Я. А. Баженова. – Томск : ТГУ, 2015. – 92 с. – Текст : электронный // Лань : электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/71581> (дата обращения: 24.10.2021). – Режим доступа: для зарегистрир. пользователей НБ ПетрГУ.
- Раскатова М. Г.* Основы палеонтологии : учебное пособие / М. Г. Раскатова. – Воронеж : Изд.-полигр. центр Воронежского гос. ун-та, 2007. – 72 с. – URL: <http://window.edu.ru/resource/600/65600/files/m08-236.pdf> (дата обращения: 25.10.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Рауп Д.* Основы палеонтологии / Д. Рауп, С. Стэнли. – Москва : Мир, 1974. – 439 с. – URL: <https://bookree.org/reader?file=636882&pg=1> (дата обращения: 20.10.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Розанов А. Ю.* Архейские эукариоты: новый взгляд / А. Ю. Розанов, М. М. Астафьева // Палеонтологический журнал. – 2020. – № 1. – С. 3–5. – URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_41695106_85672128.pdf (дата обращения: 21.12.2021). – Режим доступа: Научная электронная библиотека eLIBRARY.RU.
- Рычкова И. В.* Палеонтология в таблицах : учебное пособие для учащихся Школы юного геолога / И. В. Рычкова, Э. Д. Рябчикова. – Томск : Изд-во Томского политех. ун-та, 2015. – 134 с. – URL: <https://portal.tpu.ru/SHARED/k/KATY/uchebnai/school/Tab/Paleontologe.pdf> (дата обращения: 14.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Синица С. М.* Литологические и палеонтологические индикаторы климата в мезозое Забайкалья / С. М. Синица, Е. А. Василенко, Е. С. Вильмова // Вестник Забайкальского гос. ун-та. – 2020. – Т. 26. – № 1. – С. 60–67. – URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_42486769_44341561.pdf (дата обращения: 30.11.2021). – Режим доступа: Научная электронная библиотека eLIBRARY.RU.
- Синица С. М.* Типы захоронений остатков динозавров в Оловской впадине Забайкалья / С. М. Синица // Естественные и технические науки. – 2020. – № 9 (147). – С. 81–90.
- Скриган А. И.* Процессы превращения древесины и ее химическая переработка / А. И. Скриган. – Минск : Наука и техника, 1981. – 207 с. : ил., табл.
- Стратиграфический кодекс России* / отв. ред. А. И. Жамойда. – 3-е изд., испр. и доп. – Санкт-Петербург : Изд-во ВСЕГЕИ, 2019. – 96 с. – ISBN 978-5-93761-280-9.
- Сухов Е. Е.* Палеонтология : краткий курс лекций для студентов I курса по специальности «Геология» / Е. Е. Сухов. – Казань : Каз. федер. ун-т, 2013. – 66 с. – URL: https://dspace.kpfu.ru/xmlui/bitstream/handle/net/21340/03_018_k1-000348.pdf (дата обращения: 21.10.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- Титоренко Т. Н.* Палеонтология докембрия. Фитолиты (строматолиты и микрофитолиты) : учебно-методическое пособие / Т. Н. Титоренко, С. А. Анисимова, А. Ю. Анисимов. – Иркутск : Изд-во ИГУ, 2012. – 117 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-9624-0606-0.

Янин Б. Т. Краткий курс палеонтологии беспозвоночных : учебное пособие / Б. Т. Янин, В. М. Назарова. – Москва : МГУ им. М. В. Ломоносова, 2013. – 332 с. : ил., табл. – ISBN 978-5-211-05872-9.

Astafieva M. M. Life in ancient cooling lava / M. M. Astafieva // Paleontological Journal. – 2018. – Т. 52. – № 10. – P. 1131–1147.

Biostratigraphy and palaeoenvironment of the Kulinda section (Transbaikalia, Russia) based on the middle jurassic palynology and macroflora / E. B. Pestchevitskaya, I. M. Maschuk, A. O. Frolov [et al.] // Palaeoworld. – 2019. – Т. 28, № 3. – P. 346–360.

Sinitza S. M. Jurassic dinosaurs of Transbaikalia and prospects of searching for them in Mongolia / S. M. Sinitza // Paleontological Journal. – 2016. – Т. 50, № 12. – P. 1401–1411.

Электронные ресурсы:

adsl.kirov.ru : ADSL ОАО «Ростелеком» / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2006–2020. – URL: <http://www.adsl.kirov.ru/projects/articles/2016/12/31/kembriyskiy-vzryv/> (дата обращения: 22.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.

ammonit.ru : Палеонтологический портал «Аммонит.ру» / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2005–2021. – URL: <https://www.ammonit.ru/> (дата обращения: 08.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.

bre.mkrf.ru : Большая российская энциклопедия / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – URL: <http://bre.mkrf.ru/> (дата обращения: 20.12.2021). – Текст. Изображение : электронные.

commons.wikimedia.org : Wikimedia Commons / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – URL: <https://commons.wikimedia.org/wiki/> (дата обращения: 25.10.2021). – Текст. Изображение : электронные.

dvernaya-moda.livejournal.com : Livejournal / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – URL: <https://dvernaya-moda.livejournal.com/> (дата обращения: 19.12.2021). – Текст. Изображение : электронные.

e.lanbook.com : Лань : электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com> (дата обращения: 25.10.2021). – Режим доступа: для зарегистрир. пользователей НБ ПетрГУ.

ecologycenter.us : Ecology Center / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2021–2022. – URL: <https://www.ecologycenter.us/mollusca-bivalvia/lower-cretaceous.html> (дата обращения: 22.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.

eLIBRARY.RU : научная электронная библиотека / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 1999–2022. – URL: <https://elibrary.ru> (дата обращения: 08.02.2022). – Режим доступа: для зарегистрир. пользователей. – Текст. Изображение : электронные.

- fossilera.com : Fossils For Sale / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2021. – URL: <https://www.fossilera.com/> (дата обращения: 18.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- paleontologylib.ru : Палеонтология – книги и статьи / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2001–2019. – URL: <http://paleontologylib.ru/books/item/f00/s00/z0000029/st091.shtml> (дата обращения: 22.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- pinterest.ru : Pinterest gift guide: The products topping wishlists this holiday season by generations / Электронные коллекции – URL: https://www.pinterest.ru/html_sitemap/boards_a.html (дата обращения: 08.12.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- present5.com : Презентации на любую тему / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – URL: <https://present5.com/> (дата обращения: 25.10.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- ru.m.wikipedia.org/wiki : Свободная энциклопедия Википедия / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2021. – URL: <https://ru.m.wikipedia.org/wiki/> (дата обращения: 10.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- ru.wikipedia.org : Свободная энциклопедия Википедия / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2021. – URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/> (дата обращения: 12.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- was.imgix.net : imgix / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2011–2021. – URL: <https://imgix.com/> (дата обращения: 25.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.
- wiki2.wiki : Basis of this page is in Wikipedia / Петрозав. гос. ун-т [и др.]. – Петрозаводск, сор. 2021–2022. – URL: <https://wiki2.wiki/> (дата обращения: 25.11.2021). – Текст. Изображение : электронные.