

*На правах рукописи*



МЫЧКО Эдуард Вагифович

**ТРИЛОБИТЫ СРЕДНЕГО-ВЕРХНЕГО КАРБОНА И ПЕРМИ  
СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2017



**Актуальность работы.** В отложениях среднего-верхнего карбона и пермской системы остатки трилобитов встречаются редко и их разнообразие невелико. Распространенные повсеместно и многочисленные в раннем палеозое, позднее трилобиты практически выпали из донных сообществ. К сожалению, из-за редкости и невозможности использования этой группы для решения задач биостратиграфии, позднепалеозойские трилобиты оказались одной из наименее изученных групп, в том числе и на обширной территории Северной Евразии, под которой понимается Россия и страны бывшего СССР.

Крупные исследования каменноугольных и пермских трилобитов отечественными палеонтологами были выполнены около 80 лет назад (Туманская 1930, 1935; Вебер 1932, 1933, 1937, 1944). С тех пор трилобиты этого возраста советскими и российскими палеонтологами почти не изучались, вследствие чего систематическое положение и стратиграфическое распространение ранее описанных таксонов требуют пересмотра в соответствии с современными представлениями. Кроме того, за последние десятилетия накопилось достаточно большое количество нового, еще не описанного фактического материала.

В то же время, зарубежные исследователи в последние годы проявляют большой интерес к изучению средне-позднекаменноугольных и пермских трилобитов. Большая часть ныне известных родов и видов описана именно в этот период немецкими и английскими палеонтологами.

Немаловажным является анализ причин и динамики изменения таксономического разнообразия трилобитов на протяжении позднего палеозоя, причины их вымираний с кульминацией в конце пермского периода.

**Цель и задачи исследований.** Целью настоящей работы является ревизия таксономического состава трилобитов пенсильванской подсистемы карбона и перми, найденных на территории бывшего СССР, уточнение их стратиграфического и систематического положения в соответствии с современными представлениями, а также выявление основных эволюционных трендов, которые были свойственны этой группе.

Для достижения этой цели нужно было решить следующие задачи:

1. Собрать коллекцию трилобитов карбона и перми в процессе полевых исследований; изучить имеющиеся коллекции трилобитов, хранящиеся в музеях Российской Федерации.
2. Уточнить стратиграфическое положение (возраст) местонахождений трилобитов, известных на территории бывшего СССР.
3. Провести таксономическую ревизию и описать **все** известные виды и роды трилобитов среднего-верхнего карбона и перми Северной Евразии, а также обосновать выделение новых таксонов.

4. Провести анализ изменения разнообразия трилобитов на родовом уровне в позднем палеозое, выявить основные тренды и закономерности их эволюции, изменения размеров тела, рассмотреть причины их вымирания.

**Научная новизна.** Проведена ревизия местонахождений трилобитов среднего-верхнего карбона и перми; все местонахождения (когда это было возможно) получили точную географическую привязку и возраст в соответствии с современными схемами, что позволило пересмотреть стратиграфическое распространение многих видов и некоторых родов. Так, например, широко известный в литературе эндемичный род *Anujaspis* (Северо-Восток России), долгое время считавшийся раннепермским (артинским), на самом деле не моложе башкирского века.

Таксономическая ревизия сократила значительное количество ранее установленных О.Г. Туманской и В.Н. Вебером по разрозненным трудноопределимым остаткам (пигидиям, фрагментам кранидиев и т.п.) видов и вариететов. Некоторые формы и разновидности стали самостоятельными видами.

Установлены 5 новых видов: *Pseudophillipsia (Pseudophillipsia) darvazica* (н. пермь Дарваза), *Ditomopyge (Ditomopyge) mosquensis* (гжельский ярус Московской обл.), *D. (D.) arctica* (касимовский ярус Новой Земли), *D. (D.) zhirnovskiensis* (касимовский ярус Волгоградской обл.), *Paraphillipsia urushtensis* (в. пермь Северного Кавказа).

Родовая принадлежность всех известных видов уточнена в соответствии с современными представлениями о систематике трилобитов карбона и перми. Создана глобальная родовая база данных трилобитов карбона и перми, включающая сведения о названии рода (подрода), ссылку на его диагноз в литературе, указание типового вида, стратиграфического и географического положения. Это позволило проанализировать некоторые интересные и неизвестные ранее особенности эволюции группы.

Выделены четыре основных этапа (раннекаменноугольный, среднекаменноугольный, касимовско-роудский, вордско-чансинский) в эволюции трилобитов карбона-перми.

**Материал.** Коллекция трилобитов, собранная автором, насчитывает свыше 240 экземпляров и хранится на кафедре палеонтологии геологического ф-та МГУ имени М.В. Ломоносова (№ 344). Новые материалы получены в ходе полевых работ автора и происходят из среднепермских отложений Крыма, нижнепермских отложений Приуралья и Южного Урала, средне-верхнекаменноугольных отложений Подмосковья, Поволжья и др. регионов. Остальные экземпляры этой коллекции, полученные от других исследователей, собраны в нижнепермских отложениях Дарваза, верхнем карбоне Волгоградской области, среднем-верхнем карбоне Подмосковья, нижней перми Среднего и Южного Урала.

Монографические коллекции, которые также послужили материалом для настоящего исследования, хранятся в ЦНИГРмузее (Санкт-Петербург) за номерами: 9733 (Туманская,

1935), 349 (Вебер, 1932), 3139 (Вебер, 1933), 5107 (Вебер, 1937), 5217 (Вебер, 1944). Некоторые экземпляры хранятся в коллекциях ПИН РАН: 2321 (пермские трилобиты Армении; Архипова, 1965), 138 (один экземпляр трилобита из верхнего карбона Московской области; Иванова, 1958), 5401 (сакмарские трилобиты Башкортостана; Мычко, 2012а), 5394 (роудские трилобиты Крыма; Мычко, 2012в).

Всего просмотрено свыше 1000 остатков трилобитов, что является, безусловно, большой коллекцией для среднего-карбона и перми.

Важно отметить, что находки трилобитов этого возраста весьма редки и, как правило, экзотичны. В большинстве случаев они представлены разрозненными остатками вследствие прижизненной линьки животных и сбрасывания панциря по частям (отдельно пигидий, торакальные сегменты, кранидий, подвижные щеки и гипостома). Целые панцири единичны и встречаются крайне редко. Так, из всех изученных видов и форм, только у **14** видов известны целые панцири, большая часть из которых свернута. Эти находки крайне ценны для понимания морфологии и палеоэкологии трилобитов, так как являются не экзувиями, а остатками заживо захороненных животных. Большая часть установлена только по пигидиям и частям цефалона (кранидиям и подвижным щекам). Из всех описанных в данной работе видов и форм (**72**) только у **40** известно строение цефалона и у **62** – пигидия, а **26** видов и форм выделены лишь по пигидиям. Для позднепалеозойских проетид карбона и перми строение цефалона, как правило, является главным диагностическим признаком, а у многих родственных таксонов обнаруживается высокое сходство в строении пигидиев, что затрудняет точное определение систематического положения последних.

**Практическая ценность работы.** Изучение каменноугольных и пермских трилобитов важно для комплексной характеристики местных и региональных стратонев и выявления изменений биоразнообразия в геологической истории. Некоторые наиболее распространенные виды могут служить стратиграфическими маркерами для определенных интервалов.

#### **Защищаемые положения**

1. Таксономическое разнообразие трилобитов среднего-верхнего карбона и перми стран бывшего СССР составляет 72 формы (видов и подвидов), относящихся к 15 родам, 6 подсемействам, 2 семействам и 2 надсемействам отряда Proetida. Установлено 5 новых видов: *Pseudophillipsia (P.) darvazica*, *Ditomopyge (D.) mosquensis*, *D. (D.) arctica*, *D. (D.) zhirnovskiensis*, *Paraphillipsia urushtensis*.

2. Все местонахождения (более 70) получили по возможности современную географическую и возрастную привязку, в результате чего пересмотрен возраст многих таксонов трилобитов: например род *Anujaspis* и подсемейство Anujaspidinae не моложе башкирского века, а не пермские, как считалось ранее; «*Paladin ? ailinensis*» девонский, а не

позднекаменноугольный; возраст более 27 видов изменен с каменноугольного на раннепермский. Это позволило существенно уточнить представления о стратиграфическом распространении этой группы беспозвоночных.

3. Впервые разработана глобальная база данных о стратиграфическом распространении на уровне родов и подродов трилобитов карбона и перми (230 таксонов), отличающаяся от родовой базы Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1990) более чем на 50%. Дана оценка динамики родового разнообразия, рассчитаны скорости вымирания и появления, выделены этапы эволюции. Подтверждена корректность выделения четырех этапов (раннекаменноугольный, среднекаменноугольный, касимовско-роудский и вордско-чансинский) (Lerosey-Aubril, Feist, 2012), относящихся к одной стадии позднепалеозойского доживания.

4. По изменению средних размеров тела трилобитов в палеозое можно выделить два этапа: кембрийско-среднедевонский (4–8 см) и позднедевонско-пермский (2–4 см). Подтверждена общая тенденция уменьшения средних размеров тела, которая коррелируется с сокращением разнообразия группы.

5. Обобщение данных о стратиграфическом распространении видов и родов трилобитов для территории Северной Евразии позволило выделить 8 стратиграфических комплексов: башкирский, московский, гжельский, ассельско-сакмарский, артинский, роудские комплексы Крыма и Армении, учапинский комплекс Северного Кавказа. Установлено, что на востоке ВЕП и на западном склоне Урала трилобиты в позднем карбоне и ранней перми тяготели к рифовым фациям.

**Публикация и апробация работы.** По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе 3 статьи в изданиях из перечня ВАК (Мычко, 2012а, б; Мычко, Алексеев, 2012) и 4 тезиса докладов. Результаты и основные положения диссертационной работы докладывались на VIII научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2011), годовых собраниях (научных конференциях) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН Палеострат-2010 и Палеострат-2012 (Москва), на международном молодежном форуме «Ломоносов» (Москва, 2009).

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения и списка литературы, включающего 476 наименований, из них 220 на иностранных языках. Общий объем работы 393 страницы (включая приложения). Содержит 6 таблиц, 27 рисунков, 10 фототаблиц и объяснения к ним, а также 3 приложения (№1 наиболее распространенные роды трилобитов и размеры типовых видов в мм.; №2 роды трилобитов карбона-перми; №3 экземпляры трилобитов изученных коллекций).

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю профессору А.С. Алексееву за деятельное участие, переданный опыт и большое терпение при подготовке данной диссертационной работы; с.н.с. М.С. Бойко за совместные полевые работы и поиск

трилобитов; проф. Института геологии и палеонтологии Университета Клаузталя (Германия) К. Браукманну за содействие в сборе литературы по трилобитам карбона и перми, ценные советы при определении и описании видов; д.г.-м.н. Э.Я. Левену за консультации при уточнении возраста многих местонахождений пермских трилобитов; д.б.н Т.А. Грунт за консультации по уточнению возраста местонахождений пермских трилобитов в Средней Азии; А.В. Мазину (ПИН РАН) за прекрасные снимки трилобитов; к.г.-м.н. Ю.А. Гатовскому за ценные рекомендации, полученные в ходе написания работы; к.г.-м.н. Г.А. Миранцеву и Е.А. Лаврентьеву за предоставленный материал по некоторым каменноугольным трилобитам Подмосковья; а также всему коллективу кафедры палеонтологии геологического ф-та МГУ имени М.В. Ломоносова за всемерную поддержку.

## **Глава I. История изучения каменноугольных и пермских трилобитов Северной Евразии**

Первые упоминания о каменноугольных трилобитах в литературе относятся к концу XVIII столетия, что почти совпадает по времени с первоописанием трилобитов вообще Вальхом (Walch, 1771): в мемуарах аббата де Витри (Witry, 1780) указаны находки трилобитов (де Витри называл те ископаемые *trilobus*) в известняках нижнекаменноугольного возраста у города Турне (Бельгия).

В период с 1809 по 1842 гг. выходят немногочисленные работы, в которых упоминаются или описываются трилобиты карбона. Так, в 1809 г. английский палеонтолог В. Мартин описал трилобиты из нижнего карбона Дербишира (Англия), посчитав их насекомыми вида *Entomolithus Onicites (Derbyensis)*. В 1822 г. известный французский палеонтолог Александр Броньяр описал пигидии трилобитов из нижнекаменноугольных известняков окрестностей Дублина как представителей рода *Asaphus*. Спустя три года в Казани вышла работа Э.И. Эйхвальда (Eichwald, 1825), в которой, как считается, Фишер фон Вальдгейм выделил два новых вида каменноугольных трилобитов: *Asaphus Brogniarti* Fischer и *Asaphus Eichwaldi* Fischer. Позднее сам Г.И. Фишер фон Вальдгейм (Fischer de Waldheim, 1837) посчитал, что различия между этими двумя формами не существенны и объединил их под названием *Asaphus Eichwaldi* на основании экземпляров, которые происходили из Московской губернии. В 1836 г. была опубликована работа Джона Филлипса (Phillips, 1836), в которой он установил 8 новых видов трилобитов из нижнекаменноугольных отложений Йоркшира.

В период с 1843 по 1930 гг. палеонтологи выявили разницу между каменноугольными и более древними трилобитами. Так, Дж. Портлок (Portlock, 1843) впервые обратил внимание на отличие каменноугольных трилобитов от более древних представителей класса, относящихся к роду *Asaphus*, и разделил известные виды каменноугольных трилобитов на два рода, один из которых получил название *Phillipsia*, а второй *Griffithides*.

Важными работами второй половины XIX в. по изучению трилобитов карбона и перми России стали труды Р.И. Мурчисона (1845), Э.И. Эйхвальда (1861), Г.А. Траутшольда (1874) и В.И. Мёллера (Möller, 1867; Мёллер, 1868). Работа Мёллера представляет собой первое наиболее полное исследование каменноугольных и раннепермских трилобитов России, в котором приведена сводка о ранее изученных каменноугольных трилобитах Западной Европы и России с их подробным критическим анализом (около 20 видов). Всего им описаны 14 форм, относящихся к трем родам: *Phillipsia*, *Griffithides* и *Brachymetopus*. В начале XX в. вышли небольшие работы (Янишевский, 1900; Каргин, 1911), посвященные трилобитам карбона России, в которых были установлены некоторые новые виды. В 1915 г. опубликована небольшая статья Г.Ф. Вебер, посвященная первым находкам трилобитов в пермских олистолитах Крыма.

Период с 1930 г. по настоящее время характеризовался детальным описанием трилобитов. В 1930 г., а затем в 1935 г. выходят работы О.Г. Туманской, посвященные пермским трилобитам Крыма. В этих работах Туманская описала 41 вид и 10 родов, из которых 33 вида (включая варианты) и 3 рода были новые. В 1933 г. вышла монография В.Н. Вебера, посвященная каменноугольным трилобитам Донецкого бассейна и пермским Урала. Им была изучена обширная коллекция (~1000 экз.) трилобитов из Донецкого бассейна. Одной из ключевых и значительных публикаций в изучении трилобитов карбона-перми СССР этого периода принято считать вторую монографию В.Н. Вебера, вышедшую в 1937 г. В ней описано 40 новых форм, приведен определитель по пигидиям, дан обзор комплексов основных регионов СССР и очерчены отличия фаун трилобитов. Уже после смерти В.Н. Вебера, в 1944 г. вышла его монография, посвященная обзору пермских трилобитов, найденных на территории СССР, в которой он описал дополнительно еще 7 новых видов. В 1960 г. Е.А. Балашова установила два вида «артинских» трилобитов (по современным данным, скорее всего, среднекаменноугольных) из Чукотки. В монографии «Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя» (Архипова, 1965) описаны виды из местонахождений около с. Огбин в Армении (гнишиковский горизонт, средняя пермь). Польский палеонтолог Х. Осмульска в своей работе провела детальное исследование и ревизию каменноугольных (турне-намюрских) трилобитов Евразии (Osmólska, 1970). В 1979 г. Л.И. Константиненко описал новый вид ассельского трилобита *Neoproetus bashkircus* Konst. из Южного Урала. Самая важная ревизия каменноугольных и пермских трилобитов мира (в том числе из СССР) была проведена немецкими палеонтологами Г. Ханом и Р. Хан (Hahn, Hahn, 1969, 1970, 1972, 1996, 2008). В этих публикациях были учтены почти все каменноугольные и пермские виды трилобитов, описанные в отечественной литературе. Во второй половине XX и начале XXI в. большой вклад в изучение трилобитов карбона-перми внесли зарубежные палеонтологи К.

Браукманн (Brauckmann, 1987, 1994), Й. Гандл (Gandl, 1968, 1980, 2011), Д. Брезински (Brezinski, 1987, 1988, 1992, 1998, 2000, 2008), Т. Кобаяши и Т. Хамада (Kobayashi, Hamada, 1978a, 1978b, 1978c, 1979, 1980, 1984), Б. Ингель и Б. Моррис (1989, 1992, 1995, 1997), Р. Лероси-Оубрил (Lerosey-Aubril, 2012; Lerosey-Aubril et al., 2009, 2012), П. Джейлл и Дж. Адрайн (Jell, Adrain, 2003).

## **Глава 2. Общая характеристика трилобитов отряда Proetida**

Трилобиты карбона и перми относятся к единственному отряду Proetida, который был выделен из более крупного отряда Ptychopariida Р. Форти и Р. Оуенсом в 1975 году. Концепция отряда Proetida основана не на морфологии, а на онтогенезе: протасписы представителей данного таксона имеют раннее развитие и обладают глабелью взрослого типа (как правило, эллиптической или цилиндрической, сужающейся кпереди с заметным предглабельным полем). Трилобиты отряда Proetida являются последним таксоном некогда многочисленной и разнообразной группы, просуществовавшей на протяжении всей палеозойской эры.

В данной главе рассмотрена морфология панциря исключительно каменноугольно–пермских представителей надсемейства Proetoidea и, отчасти, Aulacopleuroidea. Для Proetoidea характерны: небольшие панцири (не более 10 см в длину), чаще всего «плавающая гипостома» («natant hypostome») и, как правило, панцирь, покрытый различными туберкулами.

## **Глава 3. Родовое разнообразие и эволюция Proetida в карбоне – перми**

В современной литературе нет четкой классификации проетид. Здесь и далее будет использована неопубликованная классификация, предложенная немецким палеонтологом К. Браукманном и любезно им предоставленная автору в 2014 г.

Отряд Proetida – весьма обширный в родовом разнообразии таксон и включает в себя 331 известный род, существовавший со среднего ордовика до поздней перми. Из них больше половины (около 200) являются каменноугольно-пермскими формами.

В первой части главы приводится список всех известных родов трилобитов среднего-позднего карбона и перми с указанием типового вида, ссылки на диагноз и распространения (стратиграфического и географического).

На протяжении карбона и перми можно выделить четыре этапа в эволюции проетид. Первый, *раннекаменноугольный*, этап характеризовался быстрым и интенсивным увеличением разнообразия родов проетид, имевшим место после вымирания основных отрядов и многих родов трилобитов в позднедевонское время. *Среднекаменноугольный* этап начинается с ухудшения биотических условий для трилобитов – начавшейся сильной регрессией и похолоданием, что привело к быстрому вымиранию богатых трилобитовых сообществ раннего карбона. В эволюционном плане среднекаменноугольный этап обладал

низкой скоростью появления новых таксонов, возникли лишь 25 родов за весь этап. *Касимовско-роудский* этап характеризовался низким уровнем вымирания, отсутствием колебаний разнообразия на фоне регулярных трансгрессий и регрессий, вызванных циклическими оледенениями. Такая стабильность наблюдалась на уровне как родов, так и подсемейств. Завершающий этап, *вордско-чансинский*, напротив представлял собой время относительно резкого скачка родового разнообразия трилобитов, особенно обитавших на окраинах океана Палеотетис. Для этого промежутка времени была характерна высокая скорость, как вымирания, так и появления новых родов. На уровне подсемейств на протяжении всего этапа увеличивалась доля лишь представителей одного подсемейства *Ditomoruginae*, роды которого к концу чансинского века составляли около 80% трилобитовых фаун.

Таким образом, впервые разработана глобальная база данных таксономии и распространения на уровне родов и подродов трилобитов карбона и перми (230 таксонов), отличающаяся от родовой базы Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1990) более чем на 50%.

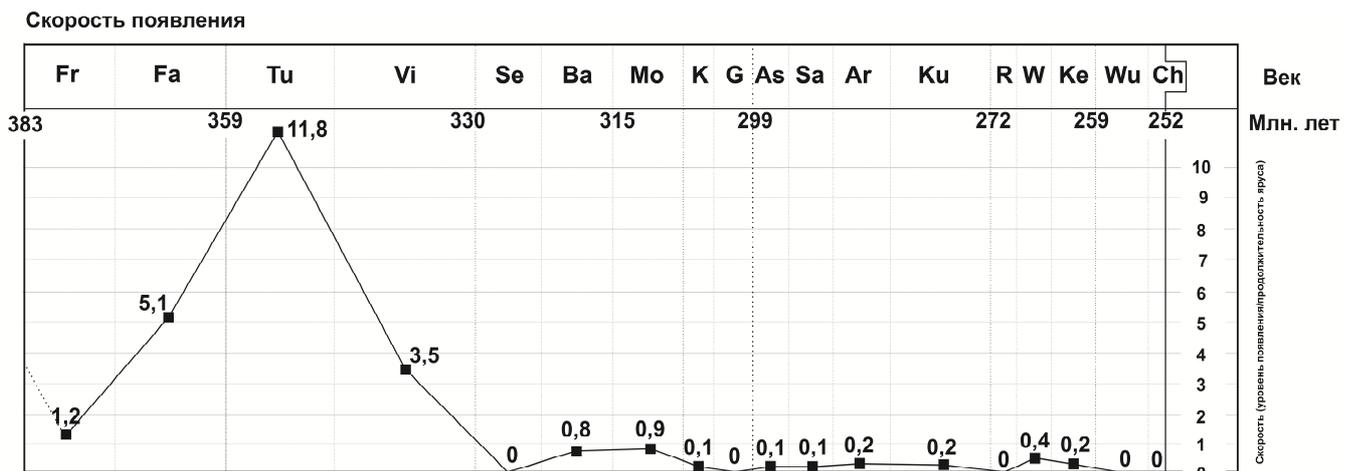


Рис. 1. Изменение скорости появления родов трилобитов в позднем палеозое

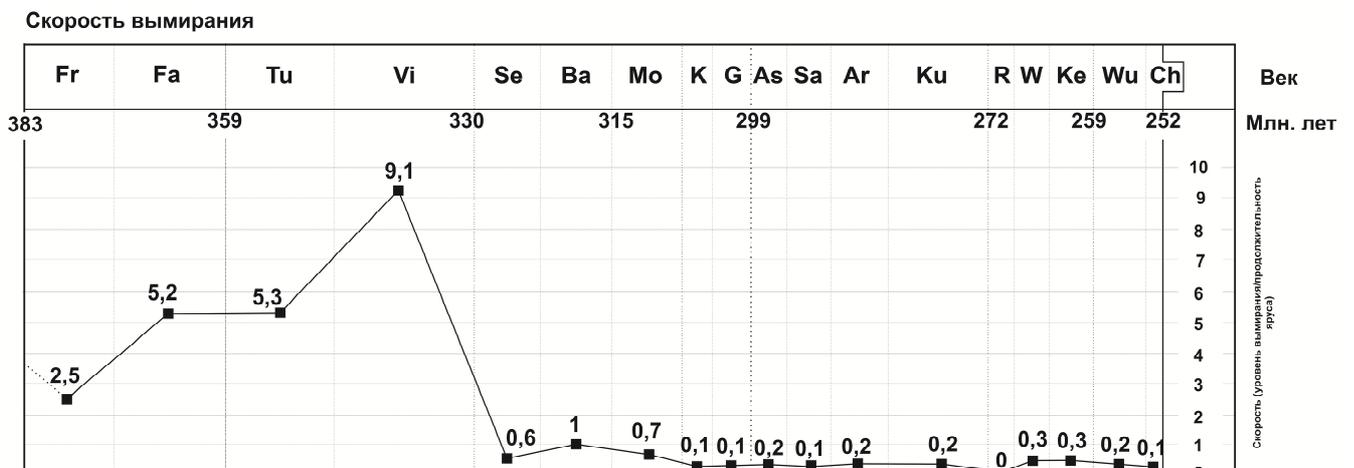


Рис. 2. Изменение скорости вымирания родов трилобитов в позднем палеозое

Дана оценка динамики родового разнообразия, рассчитаны скорости вымирания и появления (рис. 1, 2), выделены этапы ее эволюции (рис. 3). Подтверждена корректность выделения четырех этапов (раннекаменноугольный, среднекаменноугольный, касимовско-роудский и вордско-чансинский) (Lerosey-Aubril, Feist, 2012), относящихся к одной стадии позднепалеозойского доживания.

#### **Глава 4. Вымирание трилобитов в позднем палеозое**

В главе кратко рассмотрены возможные причины массовых вымираний. Выделены основные события вымирания трилобитов на протяжении палеозоя. На графиках (рис. 3, 4, 5) отражена динамика количественного разнообразия родов и семейств трилобитов, а также изменения средних размеров панциря трилобитов. Ранее было замечено, что размеры трилобитов на протяжении палеозоя сокращались (Trammer, Kaim, 1997). Для проверки и уточнения этого вывода были проведены замеры около 280 реконструкций и фотографий типовых видов родов трилобитов, для которых был указан масштаб. На этой основе рассчитаны средние размеры тела с временным разрешением на уровне эпох палеозоя. Как правило, число видов, включенных в анализ, которые существовали в каждой эпохе палеозоя, было больше 20, что можно считать достаточным для получения статистически достоверных результатов. Кривая изменения размера панцирей трилобитов довольно хорошо совпадает с кривой динамики родового разнообразия группы, а именно на этапе позднедевонского вымирания синхронно происходило сокращение, как разнообразия, так и размеров панцирей трилобитов.

Сокращение размеров тела у переживших позднедевонское вымирание представителей трилобитов было, скорее всего, связано с ранним созреванием особей в популяциях, являющимся, по-видимому, адаптацией к изменившимся условиям окружающей среды.

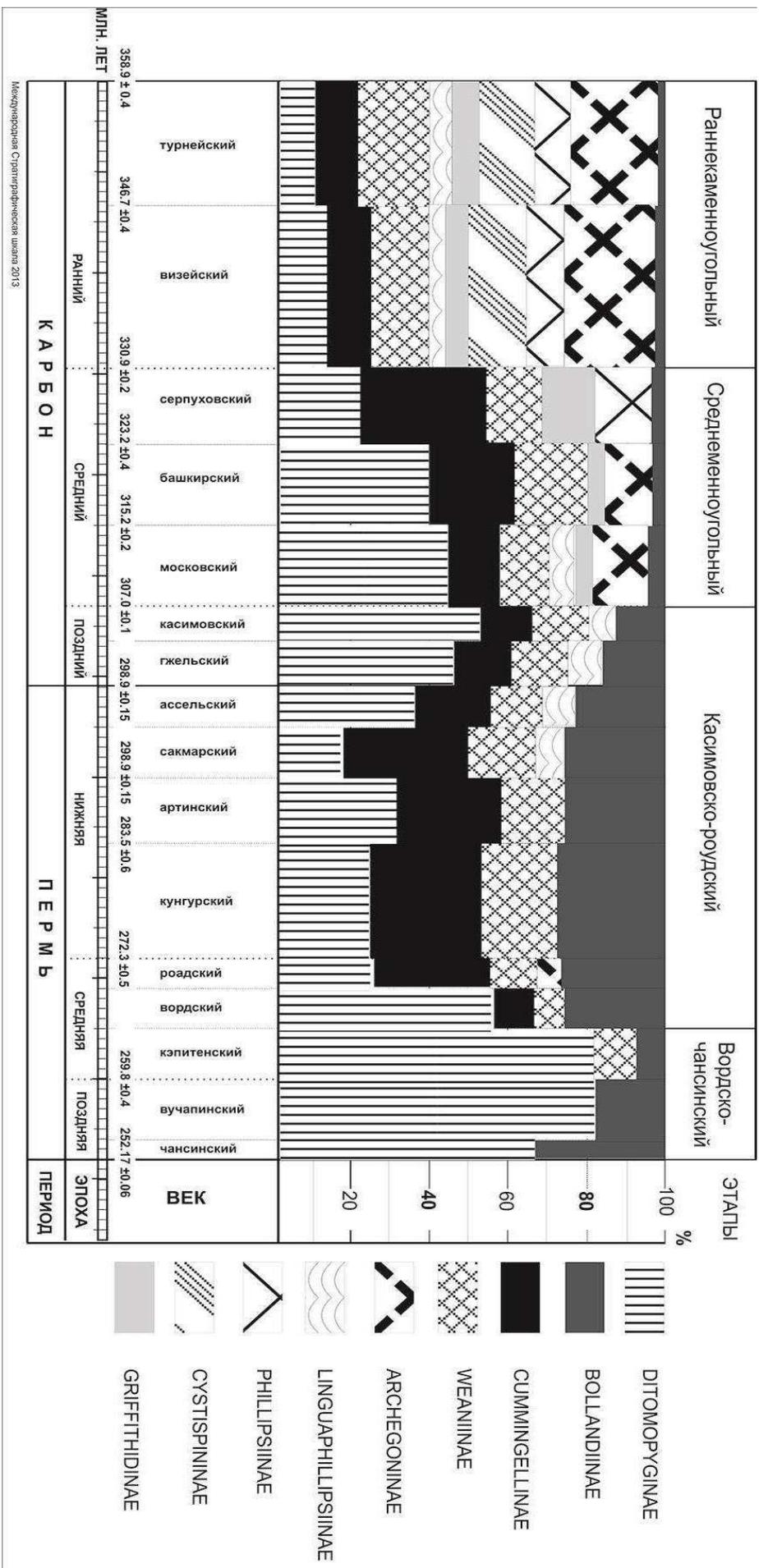


Рис. 3. Процентное соотношение родов и подродов трилобитов подсемейств семейства Phyllospidae в карбоне-перми

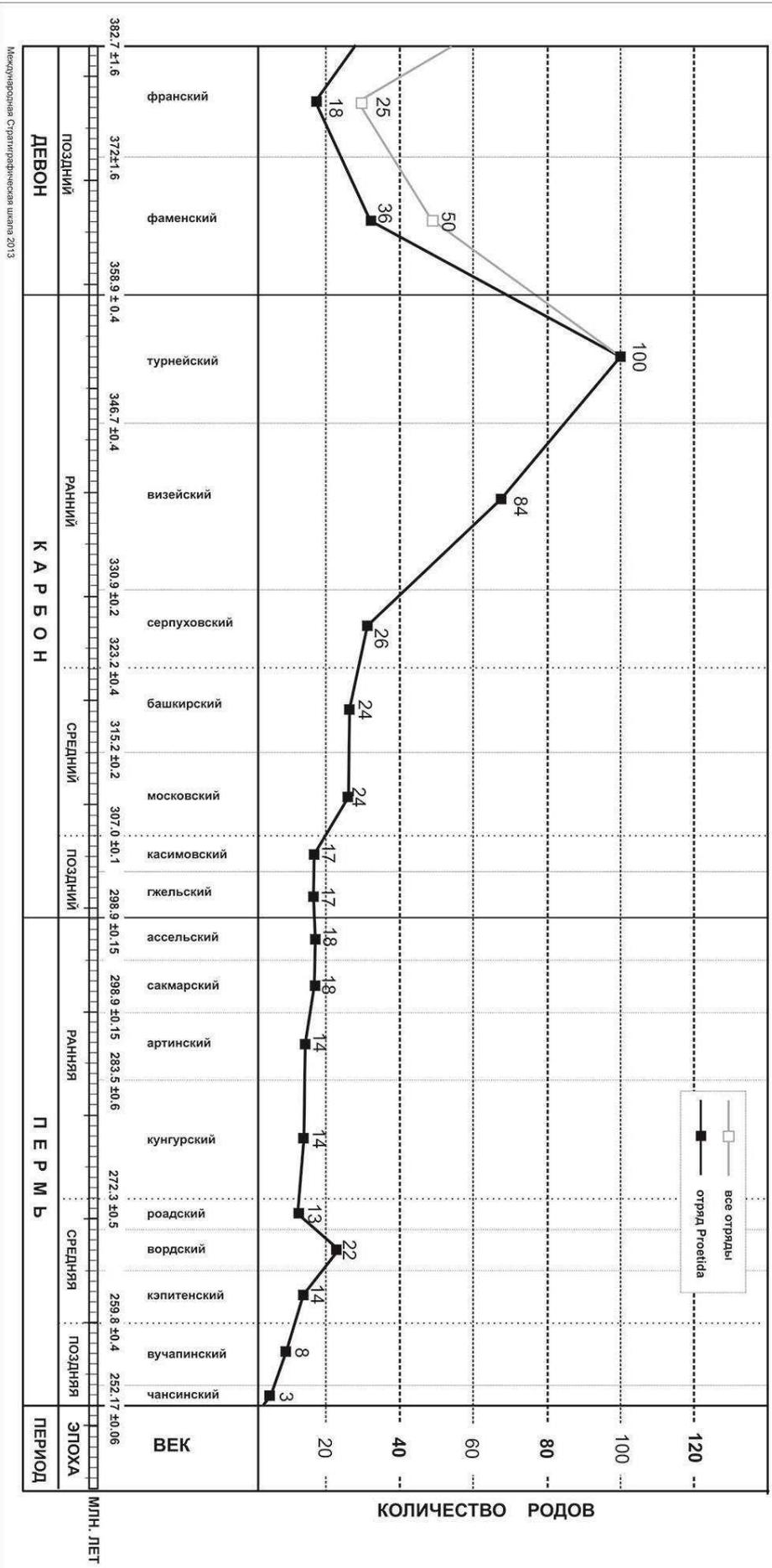


Рис. 4. Кривая родового разнообразия трилобитов с позднего Девона по позднюю пермь

Аналогичный пример – сокращение размеров тела и снижение границы возраста половозрелости у самцов рыб рода *Poecilia* в ответ на усиление пресса хищников, предпочитавших более крупную добычу. Данный результат был получен в ходе полевых экспериментов непосредственно в местах обитания природных популяций *Poecilia* в Центральной Америке, и важно отметить, что значительные изменения произошли всего за 12–18 поколений (Reznick et al., 1997).

Другим фактором, повлиявшим на уменьшение размеров тела, могло стать уменьшение размеров организмов, потреблявшихся в пищу трилобитами

По изменению средних размеров тела трилобитов палеозой можно разделить два этапа (рис. 4): кембрийско-среднедевонский (4–8 см) и позднедевонско-пермский (2–4 см). Подтверждена общая тенденция уменьшения средних размеров тела, которая коррелируется с сокращением разнообразия группы.

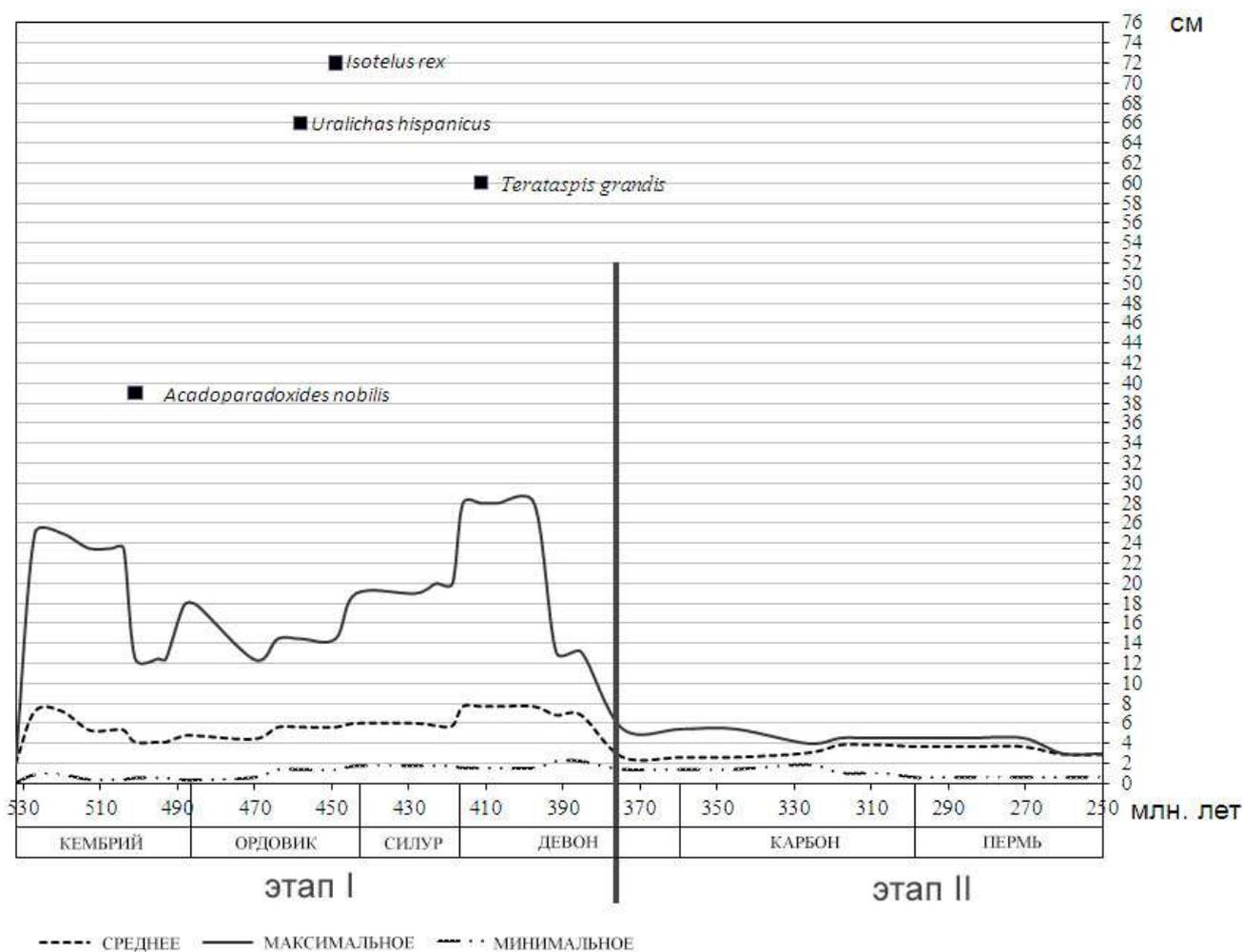


Рис. 5. Динамика изменения размера панцирей трилобитов в палеозое. Гигантские формы вынесены вне кривых. Использована Международная геологическая шкала 2014

Кратко охарактеризованы возможные причины вымирания трилобитов: биотические, связанные с возможным вытеснением трилобитов из их экологических ниш другими

группами, и абиотические, предполагающие смену условий существования вследствие каких-то природных катаклизмов.

Обращено внимание на интересную особенность в эволюции трилобитов – смену способа питания после девонского вымирания, связанную с изменением типа гипостомы от плавающего у докаменноугольных проетид к сопредельному и надвинутому (что говорит о специализации группы) в каменноугольном и пермском периодах.

## **Глава 5. Ревизия местонахождений трилобитов на территории бывшего СССР**

В главе проведена ревизия всех местонахождений трилобитов, известных на территории бывшего СССР. Уточнено географическое местоположение и стратиграфический интервал каждого из местонахождений.

### **Каменноугольные местонахождения**

**Россия, Московская обл.** (Ратовка, Мячково, Давыдова пустынь, Образцово, Пасьнино, Приокский карьер, р. Медведка, Красный Строитель, Русавкино, Гжель, Щелково); **Тверская обл.** (р. Держа); **Волгоградская обл.** (Жирновск, Мельничный овраг, б. Паника). **Коми** (Ворыква) и Воль, откуда из среднекаменноугольных отложений происходит неотип *Paladin eichwaldi*; **Ненецкий н.о.** (Большая Щелища, мыс Чайка, мыс Гомба-сале); **Новая Земля**; **Свердловская обл.** (Каменск-Уральский, Шартымка); **Красноярский край** (Центральный Таймыр); **Якутия** (Орулган); **Россия и Украина, Донецкий бассейн.** Один из самых богатых комплексов каменноугольных трилобитов известен с Донбасса (Луганская и Донецкая обл. Украины и Ростовская обл. России). Трилобиты встречаются во всех известняках среднего-верхнего карбона (E<sub>9</sub> - P<sub>1</sub>) и представлены родами *Brachymetopus*, *Ditomopyge*, *Kaskia*, *Paladin* и *Pseudophillipsia*.

### **Местонахождения неясного, каменноугольного или пермского возраста**

**Пермский край** (Елохово и Кын, камень Плакун); **Южная Фергана.**

**Местонахождения трилобитов, считавшиеся ранее пермскими, но не являющиеся таковыми**

**Чукотский АО** (Яракваам). В этом местонахождении были найдены остатки двух эндемичных видов рода *Anujaspis*, которые прежде считались нижнепермскими. После анализа стратиграфии и сопутствующей фауны (брахиопод) выяснилось, что возраст отложений, скорее всего, относится к башкирскому ярусу.

**Магаданская обл.** (Поповка и Белая Ночь); **Хабаровский край** (Янгандя); **Украина, Луганская область** (Троицкое); **Киргизия** (Южная Фергана, хребет Карачатыр); **Узбекистан** (Паша-Ата); **Самарская обл.** (Капитанский овраг).

**Местонахождения трилобитов, считавшиеся ранее каменноугольными, но являющиеся пермскими**

**Ненецкий нац. округ** (Река Белая); **Коми** (Кожим, Деприч-Чой, Мыла); **Пермский край** (Ключи); **Пермский край** (Красноуфимск); **Башкирия** (р. Ай, в том числе Абдуллино, р. Юрюзань, Тастуба и Митрофановка, гора Улу-тау); **Челябинская область** (Казарменный камень, Липовая гора).

#### Местонахождения трилобитов достоверно пермского возраста

**Краснодарский край** (Уруштен, Гора Гефо, Хамышки, Никитинская балка, Гора Хуко); **Коми** (Орловка, Большой Паток); **Пермский край** (Белая Гора, Верхнечусовские Городки, Усьва, Соликамск); **Башкирия** (Стерлитамак, Воскресенка); **Свердловская обл.** (гора Соколиная); **Приморский край** (Сенькина Шапка); **Крым; Украина** (Каменка); **Армения** (Веди, Огбин, Байсал); **Таджикистан** (Сафет-Дарон); **Казахстан** (Буланбай).

#### Местонахождения иного возраста

**Айлино (Южный Урал)**. Из девонских отложений описан вид «*Paladin ? ailinensis*», считавшийся ранее каменноугольным.

Таким образом, все местонахождения (более 70) трилобитов получили по возможности современную географическую и возрастную привязку, в результате чего пересмотрен возраст многих таксонов трилобитов: например род *Anujaspis* и подсемейство *Anujaspidinae* не моложе башкирского века, а не пермские, как считалось ранее; Вид «*Paladin ? ailinensis*» девонский, а не позднекаменноугольный; возраст более 27 видов изменен с каменноугольного на раннепермский. Это позволило существенно изменить представления о стратиграфическом распространении этой группы беспозвоночных.

### **Глава 6. Комплексы трилобитов среднего-верхнего карбона и перми Северной Евразии**

Несмотря на редкость трилобитов, вполне возможно выделить несколько более или менее хорошо обособленных стратиграфических и в тоже время региональных комплексов. Их региональность связана с тем, что в каждом отдельном регионе представлена лишь часть всего изученного стратиграфического диапазона, а трилобиты присутствуют в нем только в одном-двух интервалах.

Всего выделено 8 стратиграфических комплексов: башкирский, московский, гжельский, ассельско-сакмарский, артинский, роудские комплексы Крыма и Армении, учапинский комплекс Северного Кавказа.

**Башкирский комплекс** немногочислен, состоит из 6 родов и 4 подродов: *Brachymetopus* (*Brachymetopus*), *Brachymetopus* (*Conimetopus*), *Anujaspis*, *Carbonoproetus*, *Cummingella* (*Cummingella*), *Ditomopyge* (*Ditomopyge*) и *Paladin*. Он весьма разнообразен на видовом уровне, так как насчитывает 10 видов.

**Московский комплекс** состоит из 4 родов (*Brachymetopus*, *Ditomopyge*, *Paladin*, *Kaskia*) и 13 форм.

Трилобиты, встречающиеся в отложениях **касимовского** яруса, достаточно малочисленны и не образуют отдельного комплекса.

**Гжельский комплекс** состоит из 5 родов (*Pseudophillipsia*, *Brachymetopus*, *Ditomopyge*, *Kaskia* и *Paladin*) и 9 видов.

**Ассельско-сакмарский** комплекс единый и характерен главным образом для рифовых и пририфовых фаций, распространенных на Уфимском плато и западном склоне Урала. Таксономическое разнообразие невелико: три рода (*Brachymetopus*, *Kaskia*, *Paraphillipsia*) и 4 вида, но число местонахождений значительно.

**Артинский комплекс.** Состоит из 5 родов (*Ditomopyge*, *Cheiropyge*, *Paraphillipsia*, *Pseudophillipsia* и *Nipponaspis?*) и 9 видов.

**Кунгурские трилобиты** в Северной Евразии практически неизвестны, но есть упоминание о присутствии *Pseudophillipsia* (*Ps.*) *armenica* в формации Сурмак (*Surmaq*), коррелируемой с кунгурским ярусом (Lerosey-Aubril, 2012). Этот же вид встречается в роудском комплексе Армении.

**Роудский комплекс Крыма.** Наиболее высокое таксономическое разнообразие трилобитов имеет среднепермский (роудский) комплекс Горного Крыма. Всего в трех местонахождениях (глыба Кичхи-Бурну на р. Марте, глыба Тотай-Кой на р. Салгир и глыбы на р. Альма) встречаются представители 6 родов из 10 и 19 видов и форм, известных из пермских отложений бывшего СССР.

**Роудский комплекс Армении.** Это небольшой по разнообразию комплекс трилобитов из средней перми (роудский ярус, гнишиковский горизонт) Армении. Насчитывает лишь 4 формы двух родов *Pseudophillipsia* и *Acropyge*.

Роудско-кептенские трилобиты представлены всего двумя находками *Paraphillipsia* sp. ind. и *Pseudophillipsia* (*Anisopyge*) *suchanica*, обнаруженными в Приморье.

**Учапинский комплекс Северного Кавказа**, второй по таксономическому разнообразию после крымского, несмотря на более молодой возраст (джульфинский или учапинский ярус), имеет с крымским общие роды (*Kathwaia*, *Pseudophillipsia*, *Paraphillipsia*) и близкие виды.

### **Стратиграфический и палеобиогеографический анализ**

Большинство комплексов ограничены в своем распространении одним ярусом, и стратиграфические диапазоны входящих в них видов не выходят за его границы. Из 72 видов и форм только 6 встречены в отложениях двух ярусов, 4 – в трех и еще один (*Ps.*(*Ps.*) *armenica*) – в пяти.

Наиболее долгоживущими родами являются *Ditomopyge* – от башкирского до артинского, *Paladin* – от башкирского до сакмарского, *Kaskia* – от московского до артинского и *Paraphillipsia* – от ассельского до учапинского века.

Большая часть видов эндемична и характеризует только один комплекс, что, скорее всего, связано с редкостью находок трилобитов.

Наиболее высокое разнообразие каменноугольных трилобитов наблюдается в трех регионах – в Приуралье и на Урале, Донбассе и Центральной России. Таксономически наиболее разнообразны трилобиты Приуралья и Урала. Здесь известны 16 видов из 7 родов.

**Экология.** Интересной особенностью местонахождений трилобитов среднего-верхнего карбона и перми Урала и Крыма является их приуроченность почти исключительно к рифовым и пририфовым фациям (ассельские – Кожим, Казарменный камень, Стерлитамакские шиханы, артинские – Красноуфимск, Тастуба и др., роудские – Крым и тд.).

Таким образом, обобщение данных о стратиграфическом распространении видов и родов трилобитов для территории Северной Евразии позволило выделить 8 стратиграфических комплексов: башкирский, московский, гжельский, ассельско-сакмарский, артинский, роудские комплексы Крыма и Армении, учапинский комплекс Северного Кавказа. Установлено, что на востоке ВЕП и на западном склоне Урала трилобиты в позднем карбоне и ранней перми тяготеют к рифовым фациям.

#### **Глава 7. Систематика и таксономическая ревизия**

В диссертации описано 72 вида, подвида и форм которые относятся к одному отряду, двум надсемействам, двум семействам, 6 подсемействам и 15 родам с 9 подродами. В главе приведены описания видов, указано их стратиграфическое и географическое распространение, местонахождения и материал в виде таблиц. Каждый вид (подвид или форма) изображен на палеонтологических таблицах.

Установлено 5 новых видов: *Pseudophillipsia (P.) darvazica*, *Ditomopyge (D.) mosquensis*, *D. (D.) arctica*, *D. (D.) zhirnovskiensis*, *Paraphillipsia urushtensis*.

В работе описываются следующие таксоны:



- Отряд Proetida Fortey et Owens, 1975  
Надсем. Aulacopleuroidea Angelin, 1854  
Сем. Brachymetopidae Prantl et Přibyl, 1950  
    Подсем. Brachymetopinae  
        Prantl et Přibyl, 1950  
    Род *Brachymetopus* McCoy, 1847  
    Подрод *Brach.* (*Brach.*) McCoy, 1847  
    *Brach.* (*Brach.*) *uralicus* Weber, 1937  
        Подрод *Brach.* (*Acutimetopus*)  
            Hahn et Hahn, 1985  
    *Brach.* (*Acut.*) *caucasicus* Liharev, 1944  
        Подрод *Brach.* (*Conimetopus*)  
            Hahn et Hahn, 1985  
    *Brach.* (*Con.*) *ouralicus* (de Verneuil, 1845)  
        *Brach.* (*Con.*) *ouralicus uralicus*  
            (de Verneuil, 1845)  
        *Brach.* (*Con.*) *ultimus*  
            Hahn, Hahn et Yuan, 1989  
        *Brach.* (subgen. indet.) sp.  
    Род *Cheiropyge* Diener, 1897  
    *Cheiropyge maueri* Weber, 1944  
    *Cheiropyge* sp. indet. (Tumanskaya, 1935)  
Надсем. Proetoidea Hawle et Corda, 1847  
Сем. Phillipsiidae Oehlert, 1886  
Подсем. Anujaspidinae Balashova, 1960  
    Род *Anujaspis* Balashova, 1960  
    *Anujaspis tilmani* Balashova, 1960  
    *Anujaspis anujca* Balashova, 1960  
        Подсем. Bollandiinae  
            Hahn et Brauckmann, 1988  
    Род *Carbonoproetus* Gandl, 1987  
    *Carbonoproetus euryaxis* (Weber, 1937)  
    Род *Neogriffithides* Tumanskaya, 1930  
        *N. aliensis* (Tumanskaya, 1935)
- N. almensis* Tumanskaya, 1935  
*N. gemmellaroi* Tumanskaya, 1935  
*N. pulchellus* (Gemmellaro, 1892)  
*N. pulchellus mussemensis* Tumanskaya, 1935  
    *N. sp.*  
    Род *Kathwaia* Grant, 1966  
    *Kathwaia girtyi* (Tumanskaya 1935)  
    *Kathwaia caucasica* (Weber, 1944)  
Подсем. Cummingellinae Hahn et Hahn, 1967  
    Род *Cummingella* Reed, 1942  
    *C. (Cummingella)* Reed, 1942  
    *Cum. (Cum.) shartymensis* (Weber, 1937)  
    *Cum. (Cum.) weberi* Osmolska, 1970  
    Род *Paraphillipsia* Tumanskaya, 1930  
    *P. baltensis* (Tumanskaya, 1935)  
    *P. bashkirica* (Konst., 1979)  
    *P. karpinskyi* Tumanskaya 1935  
    *P. uruschtensis* sp. nov.  
    *P. vnweberi* Tumanskaya, 1935  
    *P. taurica* Tumanskaya, 1935  
    *P. tschernyschewi* (Netsch.in Weber, 1932)  
    *P. sp.*  
Подсем. Ditomopyginae Hupe 1953  
    Род *Acropyge* Qian, 1977  
    *Acr. encrinuroides* (Weber, 1944)  
    *Acr. sp. A*  
    Род *Anisopyge* Girty, 1908  
    *Anis. suchanica* (Weber, 1944)  
    Род *Ditomopyge* Newell, 1931  
    Подрод *D. (D.)* Newell, 1931.  
    *D. (D.) acanthicauda* (Weber, 1933)  
    *D. (D.) arctica* sp. nov.  
    *D. (D.) artinskiensis* (Weber, 1933)  
    *D. (D.) cf. camprocasensis* Gandl, 2011

<i>D. (D.) granulata</i> (Weber, 1933)	<i>Pal. cervilatus</i> (Weber, 1933)
<i>D. (D.) kumpani</i> (Weber, 1933)	<i>Pal. lutugini</i> (Weber, 1933)
<i>D. (D.) mosquensis</i>	<i>Pal. jurezanensis</i> (Weber, 1933)
Mychko et Alekseev sp. nov.	<i>Pal. transilis</i> (Weber, 1933)
<i>D. (D.) planiloba</i> (Weber, 1933)	<i>Pal.?</i> sp. var. A.
<i>D. (D.) sylvensis</i> (Weber, 1944)	Род <i>Pseudophillipsia</i> Gemmellaro, 1892
<i>D. (D.) producta</i> (Weber, 1933)	Подрод <i>Ps. (Ps.)</i> Gemmellaro, 1892
<i>D. (D.) rotunda</i> (Weber, 1933)	<i>Ps. (Ps.) armenica</i> Weber, 1944
<i>D. (D.) zhirnovskiensis</i> sp. nov.	<i>Ps. (Ps.) borissiaki</i> Tumanskaya, 1935
<i>D. (Permoproetus)</i> Tumanskaya, 1935	<i>Ps. (Ps.) caucasica</i> (Weber, 1944)
<i>D. (Per.) beschui</i> (Tumanskaya, 1935)	<i>Ps. (Ps.) darvazica</i> sp. nov.
<i>D. (Per.) gortanii</i> (Tumanskaya, 1935)	<i>Ps. (Ps.) mustafensis</i> Tumanskaya, 1935
<i>D. (Per.) teschi</i> (Tumanskaya, 1935)	<i>Ps. (Ps.) mustafensis mustafensis</i>
<i>D. (Per.) netchaevi</i> (Weber, 1932)	Tumanskaya, 1935
Род <i>Kaskia</i> J. M. Weller, 1936	<i>Ps. (Ps.) mustafensis sarabansis</i>
<i>Kas. bigranulata</i> (Weber, 1933)	Tumanskaya, 1935
<i>Kas. gruenewaldti</i> (Moeller, 1867)	<i>Ps. (Ps.) solida</i> (Weber, 1944)
<i>Kas. glabrocostata</i> (Weber, 1937)	<i>Ps.</i> sp.
<i>Kas. ivanovi</i>	Подрод <i>Ps. (Carniphillipsia)</i>
(Ivanov et Weber in Weber, 1937)	G. Hahn et C. Brauckmann, 1975
<i>Kas. roemeri</i> (Moeller, 1867)	<i>Ps. (C.) paffenholzi</i> (Web. in Licharew, 1939)
<i>Kas. welleri</i> (Gheiselinck, 1937)	<i>Ps. (C.) praepermica</i> (Weber, 1933)
<i>Kas. ? moelleri</i> (Fredericks, 1932)	Подсем. <i>Weaniinae</i> Owens, 1983
Род <i>Paladin</i> J. M. Weller, 1936	Род <i>Nipponaspis</i> Koizumi, 1972
<i>Pal. eichwaldi</i> (Fischer de Waldheim, 1825)	<i>Nipponaspis? solikamensis</i> (Weber, 1944)

### Заключение

1. Таксономическое разнообразие трилобитов среднего-верхнего карбона и перми стран бывшего СССР составляет 72 формы (виды и подвиды), относящихся к 15 родам, 6 подсемействам, 2 семействам и 2 надсемействам. Среди описанных таксонов установлено 5 новых видов: *Pseudophillipsia (Pseudophillipsia) darvazica* (нижняя пермь Дарваза), *Ditomopyge (Ditomopyge) mosquensis* (гжельский ярус Московской обл.), *D. (D.) arctica* (касимовский ярус Новой Земли), *D. (D.) zhirnovskiensis* (касимовский ярус Волгоградской обл.), *Paraphillipsia urushtensis* (верхняя пермь Сев. Кавказа). Родовая принадлежность

всех видов и форм уточнена в соответствии с современными представлениями о систематике трилобитов карбона и перми.

2. Все местонахождения трилобитов, известные в литературе, получили, где это возможно, современную географическую и возрастную привязку.

3. Пересмотрен возраст многих таксонов трилобитов: например род *Anujaspis* и подсемейство Anujaspidinae не моложе башкирского века, а не пермские, как считалось ранее; «*Paladin ? ailinensis*» девонский, а не позднекаменноугольный; возраст (почему не точно?) 27 видов изменен с каменноугольного на раннепермский. Это позволило существенно изменить представления о стратиграфическом распространении этой группы беспозвоночных.

4. Создана глобальная база данных родов (и подродов) трилобитов карбона и перми, состоящая из 230 таксонов, которая помогла по-новому взглянуть на биоразнообразие, палеобиогеографическое и стратиграфическое распространение группы. Ее анализ позволил построить графики динамики родового разнообразия, рассчитать скорости вымирания и появления группы и выделить этапы эволюции.

5. В эволюции трилобитов карбона-перми выделены четыре этапа. Раннекаменноугольный этап характеризовался быстрым и интенсивным увеличением разнообразия родов проетид, после вымирания нескольких отрядов трилобитов в позднедевонское время. Среднекаменноугольный этап начался с ухудшения биотических условий для трилобитов – начавшейся сильной регрессией и похолоданием, что привело к быстрому вымиранию богатых трилобитовых сообществ раннего карбона. В эволюционном плане среднекаменноугольный этап обладал инертностью появления новых таксонов, которые составили 25 родов за весь этап. Касимовско-роудский этап характеризовался низкой скоростью вымирания, отсутствием колебаний диверсификации на фоне постоянных трансгрессий и регрессий и периодических оледенений. Стабильность наблюдалась в таксономическом составе трилобитовых фаун, как на уровне родов, так и подсемейств. Завершающий этап, вордско-чансинский, напротив представлял собой время резкого скачка родового разнообразия трилобитов, особенно на окраинах океана Палеотетис. Для этого промежутка времени была характерна, как высокая скорость вымирания, так и появления новых родов. На уровне подсемейств на протяжении всего этапа шло увеличение доли лишь одного подсемейства Ditomoruginae, которое к концу чансинского века составляло около 80% трилобитовых фаун.

6. Вымирание трилобитов не было приурочено только к пермско-триасовому рубежу. Сокращение разнообразия группы происходило медленно на протяжении всей

палеозойской эры и усугублялось в «моменты» массовых вымираний. После франско-фаменского массового вымирания наблюдалось доживание трилобитов, с небольшими всплесками диферсификаций в визейском веке раннего карбона и вордском веке средней перми.

7. Интересным и важным наблюдением, является существование двух этапов в изменении средних размеров панциря трилобитов: кембрийско-среднедевонский (4–8 см) и позднедевонско-пермский (2–4 см).

8. Уменьшение средней (а также максимальной и минимальной) величины панциря приходится на рубеж франского и фаменского веков и совпадает с позднедевонским массовым вымиранием.

9. Однозначный ответ на вопрос о причине вымирания трилобитов пока не очевиден. Скорее всего, биотический фактор второстепенен и играл незначительную роль на фоне крупных катастрофических событий позднего девона. Благоприятные условия обитания раннего карбона, а также отсутствие конкуренции за счет вымирания остальных отрядов трилобитов, привели к всплеску диферсификации проетид, за которым последовало угасание и доживание группы на протяжении среднего карбона – перми.

10. После девонско-каменноугольного массового вымирания у многих групп проетид наблюдалось изменение в строении гипостомы с переходом от плавающего типа к сопредельному, что свидетельствует об изменениях способов питания, переходу к более узко специализированной пище.

11. Обобщение данных о стратиграфическом распространении видов и родов трилобитов для территории Северной Евразии позволило выделить 8 стратиграфических комплексов: башкирский, московский, гжельский, ассельский и сакмарский, артинский, два роудских и вордско-учапинский.

12. На востоке ВЕП и на западном склоне Урала трилобиты в позднем карбоне и ранней перми тяготели к рифовым фациям.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации.**

##### **Статьи по перечню ВАК:**

1. **Мычко Э.В.** Новый вид трилобитов из сакмарских рифов Башкортостана // Палеонтологический Журнал РАН, 2012, № 1, с. 43–47.

2. **Мычко Э.В., Алексеев А.С.** Трилобиты из подольского горизонта Московского яруса карьера Приокский (Московская область) // Бюл. Моск. О-ва Испытателей Природы Отд. Геол. 2012. Т. 87, Вып. 5, с. 24–32.

3. **Мычко Э.В.** Ревизия трилобитов рода *Paraphillipsia Tumanskaya*, 1930 из пермских олистолитов Крыма // Палеонтологический Журнал РАН, 2012, № 6, с. 28–34.

**Прочие публикации по теме:**

4. **Мычко Э.В.** Находки трилобитов *Ditomopyge kumrani* в подольском горизонте московского яруса (средний карбон) карьера Приокский // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2009» / Отв. ред. А.И. Андреев, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, К.К. Андреев, М.В. Чистякова. — М.: МАКС Пресс, 2009, с. 3 –

5. **Мычко Э.В.** Новые данные о трилобитах из среднепермского олистолита Кичхи-Бурну (Юго-Западный Крым) // ПАЛЕОСТРАТ-2010. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27–29 января 2010 г. Тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2010. с. 35 – 36.

6. **Мычко Э.В.** Новые данные о пермских трилобитах бывшего СССР// Тезисы докладов Восьмой Всероссийской научной школы молодых-ученых палеонтологов. М.: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, 2011, с. 33.

7. **Мычко Э.В.** Некоторые особенности динамики вымирания трилобитов // ПАЛЕОСТРАТ-2012. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27–29 января 2012 г. Тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2012. с. 45 – 46.