

# ДИВЕРСИФИКАЦИЯ И ЭТАПНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В СВЕТЕ ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

LX СЕССИЯ  
ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

посвященная  
100-летию со дня рождения академика  
Б.С. Соколова



Санкт-Петербург  
2014

**Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи.** Материалы LX сессии Палеонтологического общества при РАН (7-11 апреля 2014 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2014, 203 с.

В сборнике помещены тезисы докладов LX сессии Палеонтологического общества, посвященной 100-летию президента Общества академика Б.С. Соколова, на тему «Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи». Освещаются общие вопросы эволюции, ее направленности, этапности, изменения структуры биосфера и причины массовых вымираний организмов в фанерозое. Рассмотрены древнейшие организмы архея и протерозоя и низшие многоклеточные венда. Основное внимание уделено этапности и темпам эволюции различных групп органического мира, смене во времени животных и растительных биот и экосистем в целом. Подробно рассмотрены абиотические и биотические кризисы на рубежах большинства эпох и веков фанерозоя, как причины диверсификации и динамики разнообразия животного и растительного мира.

В ряде тезисов (заседание, посвященное памяти известного зоолога и палеонтолога Л.И. Хозацкого) содержатся сведения о новых находках, географическом распространении и изменении разнообразия позвоночных – тетрапод, динозавров, ихтиофауны и млекопитающих.

Сборник рассчитан на стратиграфов, палеонтологов и биологов.

**Редколлегия:**

Т.Н. Богданова (ответственный редактор)

А.О. Аверьянов, В.В. Аркадьев, Э.М. Бугрова, В.А. Гаврилова,  
И.О. Евдокимова, А.О. Иванов, О.Л. Коссовая, Г.В. Котляр, М.В. Ошуркова,  
Е.Г. Раевская, А.А. Суяркова, Т.Ю. Толмачева

страненных практически во всех суб boreальных бассейнах *Gravesia* ( boreальных потомков Ataxioceratidae, которых, вероятно, следует рассматривать в составе отдельного семейства). В дальнейшем в течение всего волжского века и в начале мела микроконхи эндемичных boreальных аммонитов характеризовались простым устьем. Близкие изменения в строении устья, по крайней мере у части высокосиротных аммонитов, произошли в кимериджском веке и в Австралийской надобласти: здесь ушки исчезли у микроконхов *Paraboliceratidae* (*Paraboliceras*, *Praekossmatia*, *Kossmatia*, *Stevensia* и др.). Однако в титоне вместе с параболицератидами здесь обитали также *Virgatosphinctidae*, микроконхи которых сохранили строение устья, свойственное их предкам (Enay, 2009).

В конце средневолжского времени существенные изменения произошли в boreальных фаунах аммонитов (средневолжский кризис). В это время в нескольких частично изолированных бассейнах практически исчезли крупные, хорошо скульптированные *Dorsoplanitidae*, которых сменили более мелкие почти на порядок и обладавшие в целом ослабленной скульптурой *Craspeditidae*. При этом в эволюции краспедитид, распространенных преимущественно в Северо-Западной Европе (*Subcraspeditinae* Rogov, in ms) и европейской части России (*Garniericeratinae*) наблюдались идентичные, хотя и не одновременные стадии, когда сначала в обоих подсемействах возникли эволютные формы с хорошо выраженной грубой скульптурой, в течение поздневолжского времени сменяющиеся все более слабо скульптированными и инволютными потомками. Несмотря на то, что в Австралийской надобласти подобного крупного кризиса в эволюции аммонитов не происходило, здесь в самом конце юры также присутствовали формы, морфологически близкие краспедитидам (*Umiaites* – ранний представитель *Spiticeratidae*, а также берриасские *Groebericeras* и *Kurdistanites*). Кроме того, для большинства *Virgatosphinctidae* было характерно присутствие большого числа тонких первичных ребер – признак, типичный также для последних поздневолжских *Dorsoplanitidae* (*Praechetaites*, *Chetaites*).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 12-05-00380.

## ЭТАПНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И БЕНТОСНЫХ ФОРАМИНИФЕР КАК ОСНОВА ДЕЛЕНИЯ КАМПАНА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ НА ТРИ ПОДЪЯРУСА

Б.Б. Сельцер<sup>1</sup>, В.Н. Беньяминовский<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Саратовский государственный ун-т, Саратов; <sup>2</sup>ГИН РАН, Москва; *seltservb@mail.ru*

Кампанская акватории Восточно-Европейской платформы (ВЕП) характеризовались разнообразием бентосного и некто-бентосного населения, изменения в котором прослеживаются на фоне событий глобального и регионального характера. В позднем мелу морская биота существовала на разных глубинах палеорельефа, имевшего мозаичный структурный план. Меняющаяся дифференциация палеорельефа морского дна, а также колебания уровня морских вод отразились на событийности или этапности в развитии фауны. Выделяемые этапы включают отдельные события, отражающие появление и становление таксономического разнообразия нектонного и бентосного сообществ. Наиболее значимые события происходили в развитии ортостратиграфических групп фаун, что с успехом используется при совершенствовании биостратиграфических шкал. В частности, в развитии аммоноидей хорошо обозначаются моменты резкой смены таксонов и/или их полное угасание (Сельцер, 2010). Смена видового состава белемнитид также фиксируется как событийный момент. Достаточно динамичной группой в составе позднемеловой биоты являлись бентосные фораминиферы, смена комплексов которых служила основой в разработке дробной зональной шкалы (Беньяминовский, 2008).

Обращение внимания к этапности развития фаун является актуальным в связи с установлением и обоснованием лимитотипов границ на уровне ярусов и подъярусов. Рассмотрим это на примере кампанского яруса.

В настоящее время этот стратон стал объектом пристального внимания в связи с проведением на новом уровне границы его с маастрихтом и, кроме того, в связи с существующим делением его на два подъяруса. Двухчленное деление закреплено в действующей стратиграфической схеме верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы (Ольферьев, Алексеев, 2003, 2005). В это время в Европе все чаще рассматривается деление кампана на три части, что отражено в новой Международной шкале (Gradstein et al., 2012). Эта проблема обозначена как актуальная для меловой системы России (Барабошкин и др., 2013).

Анализ таксономического разнообразия позднемеловых головоногих позволяет выделить в истории их развития ряд отчетливо выделяющихся моментов – этапов на фоне общей событийности. В кампанских акваториях происходит повторное, после турона, расселение бакулитид и пахидисцид (*Pachydiscus* и *Eupachydiscus*). Попав в благоприятные условия, эти животные проявляют гигантизм (*Eupachydiscus levyi* Gross.). Белемниты представлены видами *Belemnitella praecursor mucronatiformis* Najd., *B. mucronata alpha* Najd. и *Belemnello-satax mammilatus volgensis* Najd., которые последовательно сменяют друг друга. Событие в середине кампана связано с появлением второй волны космополитных форм аммонитов (*Hoplitoplacenticeras*, *Scaphites*, *Hoploscaphites* и более редких *Trachiscaphites*) на фоне продолжающих свое существование бакулитид и пахидисцид. В конце этого времени появляется *Bostrychoceras polyplocum* (Roem.) и первые виды рода *Didymoceras*. У белемнитов прослеживается тенденция к появлению менее массивных ростров от *Belemnitella mucronata senior* Now. и *B. mucronata mucronata* (Schlothe.) к *B. mucronata minor* Jeletz.

В начале позднего кампана широко распространились представители рода *Didymoceras* (*D. donezianum* Mikh.). Это событие фиксируется появлением этих форм как в бассейнах ВЕП и Европы, так и во Внутреннем Американском бассейне (зона *Didymoceras nebrascense*), что в определенной степени решает проблему сопоставления существующих европейских зональных шкал с американской, по сути, «бакулитовой» шкалой. Кроме интервалов позднего кампана с представителями *Didymoceras* перспективными для корреляции являются интервалы с общими видами других родов, как в Европе, так и на территории США (Western Interior). К таковым относятся *Hoplitoplacenticeras coesfeldiense* и *Trachyscaphites spiniger*. Это позволяет наметить реперные уровни, которые повышают корреляционный потенциал американской и европейской шкал. На территории ВЕП, кроме ассоциации *Baculites smooth* sp., появляется *B. leopoliensis* Now. У белемнитов прослеживается последовательность в смене таксонов на уровне подвидов (от *Belemnitella langei langei* (Schat.) Jeletz. к *B. langei najdini* Kong.) и появление рода *Belemnella* (*B. licharewi* Jeletz.).

Наиболее дискуссионным является фиксация терминальной части кампана, что связано с установлением новой нижней границы маастрихта. В разрезах, содержащих фауну белемнитов, начало маастрихта маркируется появлением *Belemnella obtusa* Schulz, которые на востоке ВЕП не отмечены, и, кроме того, этот вид не выделяется четкими морфологическими различиями от истинно ланцеолятовых форм. К тому же типично маастрихтские аммониты появляются выше. По-видимому, необходим другой репер. В качестве такого репера можно предложить появление аммонита *Hoploscaphites constrictus constrictus* (J. Sow.), условно совмещая это событие с основанием фораминиферовой зоны LC20. Но из данных по европейским разрезам известно, что его появление не совпадает с уровнем нового репера *Belemnella obtusa*. В настоящее время для территории ВЕП в обсуждении рассматриваются три варианта границы кампанского и маастрихтского ярусов (Рис.).

Прослеживание этапности в развитии бентосных фораминифер также позволяет рассматривать возможность деления кампана на три подъяруса. В предшествующих работах такие предложения уже анонсировались, основываясь на анализе данных по распространению бентосных и планктонных фораминифер, радиолярий и диноцист (Беньяmov-

ский, Копаевич, 2001; Александрова и др., 2012). Однако предложение об ограничении среднего кампана одной аммонитовой зоной *Hoplitoplacenticeras coesfeldiense* как аналога западноевропейской зоны *marroti* нельзя признать удачным в силу сильной асимметричности временных интервалов деления всего кампана в целом.

Биостратиграфическая шкала верхнего мела Западной Европы (Hardenbol et al., 1988)				Региональная шкала верхнего мела Восточно-Европейской платформы (Олферьев, Алексеев, 2003, 2005; Беньяковский, 2008) с изменениями							Предлагаемое подъярусное деление		
Маастрихтский ярус	Подъярус	Индекс	Аммониты	Ярус	Подъярус	Индекс	Аммониты	Белемниты	Бентосные фораминиферы	Ярус	Подъярус	Индекс	
Нижний			Зоны	Нижний				Л о н ы	Falsoplanulina multipunctata (= Brotzenella complanata) (LC20)	Маастрихтский ярус	Подъярус	Индекс	
<b>m<sub>1</sub></b>			<b>А м м о н и т ы</b>	<b>m<sub>1</sub></b>			<b>Hoploscaphites constrictus constrictus</b>	<b>Belemnella lanceolata</b>	<b>Belemnella lanceolata (нижняя часть)</b>	<b>Neoflabbellina praereticulata - N. reticulata (LC19)</b>	<b>m<sub>1</sub></b>		
							(?)						
								<b>Belemnella licharewi</b>		<b>Angulogavelinella stellaris (LC18)</b>			
								<b>Belemnella langei</b>	<b>Belemnella langei najdini</b>	<b>Brotzenella taylorensis (LC17)</b>			
								<b>Didymoceras donezianum</b>	<b>Belemnitella langei langei</b>	<b>Bolivina incrassata -Bolivinoides draco miliaris (LC16)</b>			
								<b>Bostrychoceras polyplocum (s.s.)</b>	<b>Belemnitella minor</b>	<b>Globorotalites hiltermanni (= G. emdyensis (LC15)</b>			
								<b>Hoplitoplacenticeras coesfeldiensis</b>	<b>Belemnitella mucronata</b>	<b>Brotzenella montereensis (LC14)</b>			
<b>Средний</b>	<b>cp<sub>2</sub></b>		<b>Bostrychoceras polyplocum (s.l.)</b>										
			<b>Hoplitoplacenticeras marroti-H. vari</b>										
<b>Нижний</b>	<b>cp<sub>1</sub></b>		<b>Delawarella delawariensis</b>				<b>Eupachydiscus levyi</b>	<b>Belemnelloccamax mammillatus</b>		<b>Cibicidoides temirensis (LC13)</b>			
			<b>Placenticeras bodorsatum</b>					<b>Belemnitella mucronata alpha</b>		<b>Pseudogavelinella clementiana clementiana (LC12)</b>			
								<b>Belemnitella precursor mucronatiformis</b>					

Рис. Вариант трехчленного деления кампанского яруса на территории Восточно-Европейской платформы и граница с маастрихтом.

В акваториях раннего кампана ВЕП происходила последовательная смена видов *Pseudogavelinella clementiana clementiana* (d'Orb.) (вид-индекс зоны LC12), *Cibicidoides temirensis* (Vass.) (зона LC13). В среднем кампане широко распространился вид *Brotzenella montereensis* (Marie), фиксация которого является прекрасным маркером (зона LC14), прослеживающимся на большом пространстве ВЕП и за ее пределами. Заканчивает среднекампанный этап появление *Globorotalites hiltermanni* Kaever (= *G. emdyensis* (Vass.)) (вид-индекс зоны LC15). Для позднего кампана характерна последовательная смена ассоциаций, ядрами которых являлись *Coryphostoma (Bolivina) incrassata* (Reuss) и *Bolivinoides draco miliaris* (Hilt. et Koch) (виды-индексы зоны LC16). Позже распространился вид-индекс *Brotzenella taylorensis* (Carsey) (зона LC17), который сменяется доминантным видом *Angulogavelinella stellaris* (Vass.) (зона LC18). Окончание кампанского века связано с распространением видов *Neoflabbellina praereticulata* Hilt. et Koch. и *N. reticulata* (Reuss) (зона LC19). Появление вида *Falsoplanulina multipunctata* (Bandy) (= *Brotzenella complanata* (Reuss)) (вид-индекс зоны LC20), может рассматриваться как вариант начала маастрихтского этапа развития бентосных фораминифер.

Таким образом, на основании рассмотренных этапов в эволюции головоногих моллюсков и бентосных фораминифер представляется рациональным разделить кампанный

ярус на три подъяруса как в биостратиграфической шкале Западной Европы. Обоснованность проведения границы среднего и верхнего кампана основана на событии широкого распространения аммонитов рода *Didymoceras*, что позволяет синхронизировать предлагаемое деление с уже принятим для позднего мела Америки. Положение верхней границы кампанского яруса рассматривается в дискутируемых вариантах.

Работа проведена в рамках проекта РФФИ № 12-05-00196A.

## ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ОРДОВИКСКО-СИЛУРИЙСКИХ БИОТ ПАЛЕОБАССЕЙНА ЮГА СИБИРИ

Н.В. Сенников

ИНГСО РАН, Новосибирск, [SennikovNV@ipgg.sbras.ru](mailto:SennikovNV@ipgg.sbras.ru)

Под диверсификацией автор настоящего сообщения понимает увеличение таксономического разнообразия палеобиот. При этом процесс диверсификации может быть постепенным «фоновым» (заведомо большее увеличение разнообразия биоты, чем его случайные флюктуации, с постоянным нарастанием числа появляющихся таксонов с преобладанием над количеством исчезающих), «ступенчатым» (с резким возрастанием таксономического разнообразия палеобиот при низком или высоком значениях вымирания таксонов) или «революционным» («взрывным») – например, кембрийский «взрыв», ордовикский «взрыв», с появлением новых таксонов (в том числе крупного ранга) с принципиально новыми специализациями и адаптациями. Приведенные градации диверсификации в какой-то мере сравнимы со шкалой терминов снижения биоразнообразия: фоновое вымирание – биотический кризис – глобальное вымирание. События «ступенчатой» и «революционной» диверсификации следуют, как правило, за биотическими кризисами и глобальными вымираниями.

Так как глобальные вымирания, за которыми следовали «революционные» диверсификации, как теперь бесспорно доказано, проявились не во всех интервалах стратиграфической шкалы фанерозоя, для детализации стратиграфических схем изучаемых палеобассейнов и при выборе наиболее информативных для корреляции рубежей второй тип диверсификации палеобиот («ступенчатый») является единственно приемлемым и поэтому крайне востребованным. На экспертном уровне при создании стратиграфических схем специалисты выявляют уровни (нижние границы горизонтов, являющиеся границами местных стратонов или границами их частей, обособленных по вмещающимся фаунистическим остаткам) именно с такими «скаккообразными» диверсификациями палеобиот. Значительная региональная составляющая «ступенчатых» диверсификаций в изучаемых палеобассейнах обусловлена зависимостью палеобиот от всего спектра абиотических параметров, внезапное изменение которых (региональное седиментационное событие) влечет за собой региональное биотическое событие (как правило, по продолжительности не более части зоны, редко одной кратковременной зоны), которое в свою очередь влияет на таксономическое разнообразие палеобиоты, на плотность палеопопуляций, на изменение площадей палеобиофаций, на сокращение их числа. После региональных биотических событий, обычно приуроченных к терминалной части региона (горизонта), начинается диверсификация (в том числе адаптивная радиация) палеобиоты, нередко занимающая по продолжительности 1,5-2 и более зоны.

В Алтае-Салаирском ордовиусском бассейне зафиксированы следующие проявления диверсификаций. На востоке Алтая установлено региональное регressiveное событие – «Карасинское» на уровне границы между подзоной *caduceus imitatus* и подзоной *sinodentatus/Cardiograptus* граптолитовой зоны *hirundo*. Это событие привело к региональному биотическому событию вымирания бентосной палеобиоты лебедского горизонта (тулойская свита) – трилобитов и брахиопод. Не только сократилось таксономическое разнообразие, но и катастрофически упала плотность бентосных палеосообществ. На протяже-