

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ И ЭТАПНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В СВЕТЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

**LX СЕССИЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО 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 биосферы 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 суббореальных бассейнах *Gravesia* (бореальных потомков *Ataxioceratinae*, которых, вероятно, следует рассматривать в составе отдельного семейства). В дальнейшем в течение всего волжского века и в начале мела микроконхи эндемичных бореальных аммонитов характеризовались простым устьем. Близкие изменения в строении устья, по крайней мере у части высокоширотных аммонитов, произошли в киме-ридском веке и в Австралийской надобласти: здесь ушки исчезли у микроконх *Paraboli-ceratinae* (*Parabolicseras*, *Praekossmatia*, *Kossmatia*, *Stevensia* и др.). Однако в титоне вместе с параболлицератидами здесь обитали также *Virgatosphinctidae*, микроконхи которых сохранили строение устья, свойственное их предкам (Enay, 2009).

В конце средневолжского времени существенные изменения произошли в бореальных фаунах аммонитов (средневолжский кризис). В это время в нескольких частично изолированных бассейнах практически исчезли крупные, хорошо скульптурированные *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 msc) 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 сменявшиеся все более слабо скульптурированными 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 *Spiticeratinae*, 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

В.Б. Сельцер¹, В.Н. Беньямовский²

¹Саратовский государственный ун-т, Саратов; ²ГИН РАН, Москва; seltsevb@mail.ru

Кампанские 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 аммонойд 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 (Беньямовский, 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 (Олферьев, 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 (Барабашкин 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*). Попадая в благоприятные условия, эти животные проявляют гигантизм (*Eupachydiscus levyi* Gross.). Белемниты представлены видами *Belemnitella praecursor mucronatiformis* Najd., *B. mucronata alpha* Najd. и *Belemnellocamax 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 *Trachyscaphites*) на фоне продолжающих свое существование бакулитид и пахидисцид. В конце этого времени появляется *Bostrychoceras polyplacum* (Roem.) и первые виды рода *Didymoceras*. У белемнитов прослеживается тенденция к появлению менее массивных ростров от *Belemnitella mucronata senior* Now. и *B. mucronata mucronata* (Schloth.) 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 отличиями 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 (Беньямов-

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; Беньямовский, 2008) с изменениями						Предлагаемое подъярусное деление		
Ярус		Индекс	Аммониты	Ярус		Индекс	Аммониты	Белемниты	Бентосные фораминиферы	Ярус		Индекс
Маастр.	Подъярус		Зоны	Маастр.	Подъярус		Аммониты	Белемниты	Бентосные фораминиферы	Маастр.	Подъярус	
Верхний	Нижний	m ₁		Маастр.	Нижний	m ₁	Hoploscaphtes constrictus constrictus (?)	Belemnella lanceolata ③	Falsoplanulina multipunctata (= Brotzenella complanata) (LC20)	Маастр.	Нижний	m ₁
								Belemnella lanceolata (нижняя часть)	Neoflabellina praereticulata - N. reticulata (LC19)			
								Belemnella licharewi	Angulogavelinella stellaria (LC18)			
								Belemnitella langei	Brotzenella taylorensis (LC17)			
								Belemnitella langei najdini	Bolivina incrassata - Bolivinoidea draco miliaris (LC16)			
Средний	Верхний	cp ₃	Nostoceras hyatti	Кампанский	Верхний	cp ₂	Didymoceras donezianum	Belemnitella langei	Globorotalites hiltermanni (= G. emdyensis) (LC15)	Кампанский	Верхний	cp ₃
			Didymoceras donezianum				Bostrychoceras polyplocum (s.s.)	Belemnitella minor	Brotzenella monterelensis (LC14)			
			Bostrychoceras polyplocum (s.l.)				Hoplitoplacenticeras coesfeldiense	Belemnitella mucronata	Cibicidoides temirensis (LC13)			
Нижний	Средний	cp ₂	Hoplitoplacenticeras marroti-H. vari	Кампанский	Средний	cp ₂			Pseudogavelinella clementiana clementiana (LC12)	Кампанский	Средний	cp ₂
			Delawarella delawariensis				Eupachydiscus levyi	Belemnelloccamax mamillatus				
Нижний	Нижний	cp ₁	Placenticeras bodorsatum	Кампанский	Нижний	cp ₁		Belemnitella mucronata alpha		Кампанский	Нижний	cp ₁
								Belemnitella praecursor mucronatiformis				

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 monterelensis* (Marie), фиксация которого является прекрасным маркером (зона LC14), прослеживающимся на большом пространстве ВЕП и за ее пределами. Заканчивает средне-кампанский 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 *Bolivinoidea draco miliaris* (Hilt. et Koch) (виды-индексы зоны LC16). Позже распространился вид-индекс *Brotzenella taylorensis* (Carsey) (зона LC17), который сменяется доминантным видом *Angulogavelinella stellaria* (Vass.) (зона LC18). Окончание кампанского века связано с распространением видов *Neoflabellina 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 кампанский

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 принятым для позднего мела Америки. Положение верхней границы кампанского яруса рассматривается в дискутируемых вариантах.

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

ДИВЕРСИФИКАЦИЯ ОРДОВИКСКО-СИЛУРИЙСКИХ БИОТ ПАЛЕОБАССЕЙНА ЮГА СИБИРИ

Н.В. Сенников

ИНГГ СО РАН, Новосибирск, 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 флуктуации, 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 стратонтов или границами их частей, обособленных по вмещающимся фаунистическим остаткам) именно с такими «скачкообразными» 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 терминальной части региояруса (=горизонта), начинается диверсификация (в том числе адаптивная радиация) палеобиоты, нередко занимающая по продолжительности 1,5-2 и более зоны.

В Алтае-Салаирском ордовиуском бассейне зафиксированы следующие проявления диверсификаций. На востоке Алтая установлено региональное регрессивное событие – «Карасинское» на уровне границы между подзоной *caduceus imitatus* и подзоной *sinodontatus/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-