

УДК 563.125.6

ДИНАМИКА РОДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ФУЗУЛИНИД

© 2003 г. Э. Я. Левен

Геологический институт РАН, Москва,

Поступила в редакцию 09.03.2001 г.

Построены кривые, отражающие динамику родового разнообразия фузулинид как в целом, так и по отдельным биогеографическим провинциям, а также кривые появления и вымирания родов и отрядов. На основании анализа этих кривых установлено, что развитие фузулинид проходило в 3 этапа, каждый из которых начинался с роста разнообразия, пики которого приходились на московский, ассельский и мидийский века, и заканчивался минимумом разнообразия в начале гжельского, в конце кунгурского и конце дорашамского веков. На фоне трех главных этапов выявлено несколько этапов второго порядка. Просматривается связь максимумов разнообразия с крупными трансгрессиями, которые, возможно, являлись основным стимулирующим фактором, расширяя жизненное пространство фузулинид и, тем самым, способствуя появлению новых таксонов, приспособленных к новым условиям обитания. Рост разнообразия сменялся вымираниями, наиболее крупными из которых были позднемосковское, послесакмарское, позднекунгурское, позднемидийское и позднедорашамское. Последние два носили катастрофический характер: в конце мидийского века вымерло около 80% родов фузулинид, а в конце дорашамского – все оставшиеся. Вымиранию подвергались, в основном, высокоспециализированные таксоны, далеко зашедшие в своем эволюционном развитии. Появление первых элементов новых сообществ, приходивших на смену разрушающимся, приурочено к кризисным моментам развития фузулинид.

Ключевые слова. Фузулиниды, этапы развития, разнообразие, диверсификация, вымирание.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы много внимания уделяется анализу динамики таксономического разнообразия различных групп ископаемых фанерозоя и выявлению возможных причин изменения во времени численности таксонов. Фузулиниды, хотя они и являются наиболее многочисленными и широко распространенными ископаемыми карбона и перми, до сих пор таким анализом не охвачены. Некоторые подсчеты производились лишь в связи с анализом экосистемных перестроек конца ранней перми и проблемами позднепермского вымирания (Левен и др., 1996; Левен, Корчагин, 2001). Настоящая статья имеет целью восполнить этот пробел. Основной базой данных для производимых подсчетов являлся “Справочник по систематике фораминифер палеозоя” (Раузер-Черноусова и др., 1996) с некоторыми добавлениями автора. Общее число вовлеченных в подсчет родов и подродов – 220. Для сравнения результатов отдельные подсчеты сделаны также по американскому справочнику “Foraminiferal genera and their classification” (Loeblich, Tappan, 1987) и по монографии С.Е. Розовской (1975) – “Состав, система и филогения отряда фузулинид”. Подсчеты производились с разной степенью детальности – либо на конец каждого века (рис. 1, 2 и 6), либо

отдельно для первой и второй половины века (рис. 3–5). Следует отметить, что для многих таксонов точное время появления и вымирания пока не установлено. Поэтому полученные кривые в дальнейшем будут уточняться, хотя и сейчас они в достаточной степени информативны. Учитывая неодинаковую продолжительность веков, полученные результаты не дают представления об истинной (абсолютной) скорости изменения разнообразия рассматриваемой группы фауны. Однако разброс радиометрических определений продолжительности веков настолько велик (от 10 до 16 млн. лет для московского, от 3 до 10 для ассельского, от 2 до 10 для кунгурского и кубергандинского веков и т. д.), что переход на астрономическую временную шкалу представляется пока нереальным.

ДИНАМИКА РОДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Динамика родового разнообразия фузулинид, подсчитанная для каждого века и основанная на данных справочника Раузер-Черноусовой и др., 1996, показана на рис. 1 (кривая 1). Появившись в визейском веке, фузулиниды вначале были представлены небольшим числом родов. Быстрый рост численности начался в башкирском веке и достиг максимума в московском. В касимовском

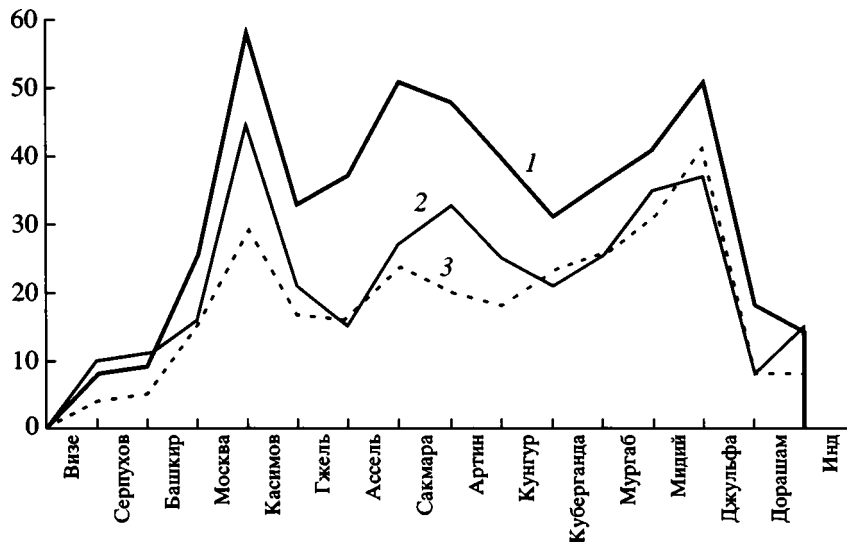


Рис. 1. Общая численность родов фузулинид (по векам) по данным: 1 – Раузер-Черноусовой и др. 1996; 2 – Loeblich, 1987; 3 – Розовской, 1975.

веке число родов быстро и существенно сокращалось. В гжельском веке родовое разнообразие снова возрастало, вплоть до ассельского века, после чего снижалось до кунгурского века. С кубергандинского века и до мидийского шло неуклонное увеличение численности родов. На рубеже мидийского и джульфинского веков она резко упала, затем в течение джульфинского и дорашамского веков плавно и незначительно снижалась. В конце дорашамского века фузулиниды вымерли.

Как можно видеть, на рассмотренной кривой разнообразия выделяются три пика – московский, ассельский и мидийский с двумя минимумами между ними – касимовским и кунгурским. Аналогичная картина наблюдается, если при подсчетах опираться на американский справочник (Loeblich, 1987) с той только разницей, что второй пик смещен с ассельского на сакмарский век, а численность родов, в целом, оказывается более низкой, чем в случае, когда за основу взяты данные справочника Раузер-Черноусовой и др., 1996 (рис. 1, кривая 2). На кривой 3, рис. 1 отражены подсчеты, произведенные на основе систематики фузулинид, разработанной С.Е. Розовской (1975). На ней, так же как и на первой кривой, выделяются московский, ассельский и мидийский пики, но первые два значительно более низкие, чем на двух других кривых. Кроме того, минимум разнообразия после ассельского максимума приходится на артинский век, после чего идет увеличение численности родов. Несколько более сложная картина вырисовывается, если подсчеты производить на подъярусном стратиграфическом уровне (рис. 2). Так, позднекаменноугольный минимум разнообразия сместился с касимовского века

на конец первой половины гжельского. Ассельско-сакмарский максимум распадается на два – позднеассельский и позднесакмарский с некоторым снижением численности на рубеже веков. Кунгурский минимум продлился в кубергандинский век, и лишь с мургабского века кривая численности пошла вверх.

Хотя кривые, изображенные на рис. 1, опираются на базы данных, основанных на разных представлениях о систематике фузулинид, наличие на всех них примерно одних и тех же крупных пиков свидетельствует о том, что они более или менее объективно отражают общие закономерности развития анализируемой группы ископаемых. В то же время, просматривается сильная зависимость в подсчете численности от системы фузулинид, принятой за основу. Кривая, основанная на наиболее ранней и, соответственно, наименее разработанной системе С.Е. Розовской (1975), в целом, менее рельефная и самая низкая. Наиболее высокая и рельефная кривая базируется на «Справочнике» 1996 года, в процессе подготовки которого авторами выделено много новых таксонов, в том числе и родового ранга. Очевидное влияние субъективного фактора на результаты подсчетов требует относиться к ним с осторожностью: лишь самые крупные и резкие изменения родового разнообразия фиксируются на получаемых кривых более или менее надежно; в остальных случаях результаты могут быть сильно искажены.

На рассмотренных кривых отражены данные по всем фузулинидам вообще. Возникает вопрос: в какой степени подмеченные особенности этих кривых свидетельствуют об общих глобальных закономерностях развития фузулинид, а в какой –

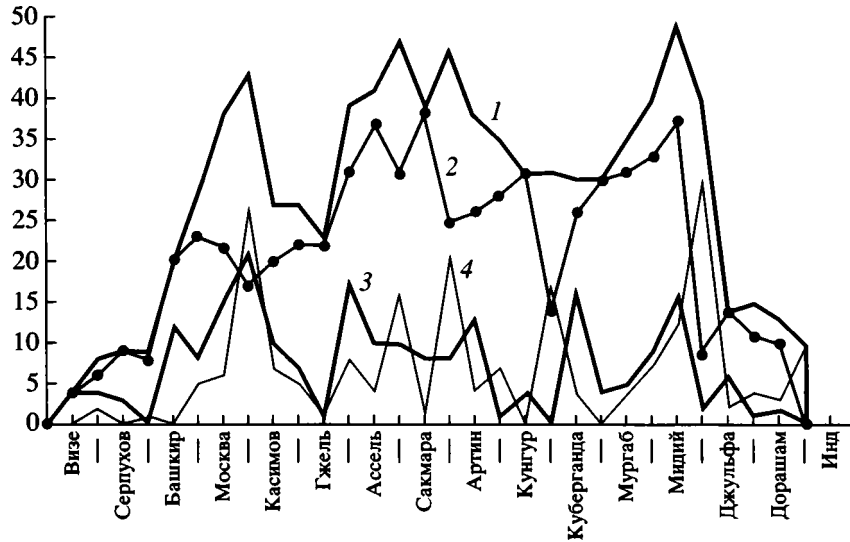


Рис. 2. Численность родов фузулинид, подсчитанная на каждую половину века. 1 – общая; 2 – проходящих родов; 3 – появившихся родов; 4 – вымерших родов.

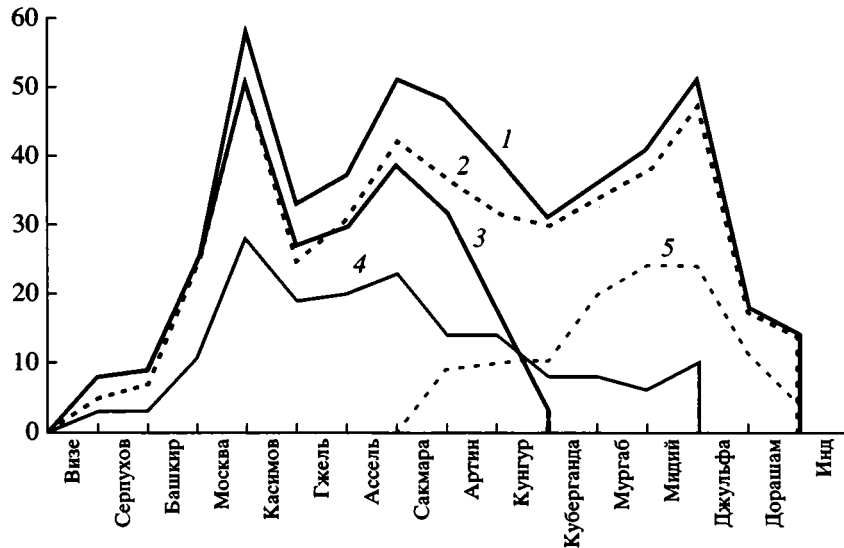


Рис. 3. Численность родов фузулинид (по векам) общая и для различных биогеографических провинций. 1 – общая численность; 2 – Тетис (включая южный Перитетис); 3 – Восточно-Европейский бассейн; 4 – Запад США (Техас); 5 – южный Перитетис.

являются простым суммированием и наложением друг на друга закономерностей (часто очень несхожих), проявляющихся в разных биогеографических областях и провинциях? С целью получения ответа наряду с общей кривой (рис. 3, кривая 1) были построены кривые разнообразия для основных областей обитания фузулинид – Тетической (рис. 3, кривая 2), Восточноевропейской (рис. 3, кривая 3) и Североамериканской (рис. 3, кривая 4); отдельно получена кривая для южной, Перигондванской части Тетиса (рис. 3, кривая 5). Отмечается почти полное совпадение общей (1) и тетической

(2) кривых, из чего следует, что наши представления о динамике общего родового разнообразия фузулинид в подавляющей степени являются отражением особенностей их развития в области Тетиса, преимущественно его приэкваториальной части. В визейско-сакмарской части графика наблюдается близость кривых разнообразия восточноевропейских фузулинид (3) и тетических (2). Это совпадение легко объяснимо, если учесть, что до сакмарского века Восточноевропейский бассейн имел широкие связи с Тетисом, по существу, являясь его северной периферией.

Но, начиная с конца сакмарского века, вследствие полной изоляции Восточноевропейского бассейна от Тетиса, развитие фузулинид в нем шло своим путем и их разнообразие быстро сокращалось в связи с прогрессирующим осолонением бассейна. В кунгурском веке фузулиниды здесь полностью вымирают.

Кривая 4 рассматриваемого графика свидетельствует о значительно более низком разнообразии фузулинидовых сообществ Североамериканского бассейна, связь которого с Тетическим и Восточноевропейским бассейнами в течение большей части карбона и перми была затруднена или вовсе отсутствовала. Лишь в раннем и среднем карбоне временами устанавливались прямые связи с Тетисом и поэтому визейско-московская часть кривой более или менее повторяет кривые разнообразия Тетиса и Восточноевропейского бассейна. Начиная с позднего карбона, фузулиниды Североамериканского бассейна развивались автономно и их родовое разнообразие все время оставалось на низком уровне, имея тенденцию к снижению. Лишь в конце мидийского века оно немного возросло за счет проникновения в Североамериканский бассейн нескольких тетических родов во время кратковременной трансгрессии. Сразу после этого события происходило быстрое осолонение бассейна, приведшее к полному вымиранию фузулинид.

Как мы видим, развитие фузулинидовых сообществ и, в том числе, динамика их родового разнообразия существенно различались в различных бассейнах, выделяемых в биогеографические области. Не были они одинаковыми и в пределах крупных бассейнов, охватывающих не один, а два или три климатических пояса. Прежде всего, это относится к Восточноевропейскому и Тетическому бассейнам, части которых примыкали к холодным Бореальной и Нотальной областям. В качестве примера на рис. 2 приведена кривая 5 родового разнообразия фузулинид Перигондванской части Тетиса, охватывающей Южный Афганистан, Южный Памир, Восточный Гиндукуш, Каракорум, Южный Тибет, Гималаи и Соляной Кряж. До сакмарского века фузулиниды в этих районах не обитали, что, несомненно, являлось следствием относительно холодного климата, связанного с позднекаменноугольно-раннепермским Гондванским оледенением. Появлению фузулинид в конце сакмарского века способствовало таяние ледников и смягчение климата (Dikins, 1985; Leven, 1993). Вначале их сообщество было довольно однообразным, но постепенно, особенно с кубергандинского века, родовое разнообразие возрастало, достигая пика, как и в тропических районах Тетиса, в мидийском веке. В джувльфинском и до-рашамском веках оно резко снижалось вплоть до полного исчезновения фузулинид к началу триаса. Приведенные данные по перигондванской ча-

сти Тетиса свидетельствуют о том, что высказанное выше заключение о почти полном совпадении общей и тетической кривых родового разнообразия фузулинид относится лишь к тропической и субтропической частям Тетической области.

Основной причиной различий в развитии фузулинидовой биоты в разных бассейнах была географическая изоляция последних. Не исключено влияние и других факторов (исторических, эволюционных, экологических), но, по-видимому, их роль все же была второстепенной и производной от палеогеографических изменений.

Анализ всех рассмотренных выше кривых позволяет сделать следующие выводы:

1. Динамика общего родового разнообразия фузулинид определяется таковой в приэкваториальной и тропической частях области Тетис.

2. Отчетливо выделяются 3 главных максимума разнообразия – московский, ассельско-сакмарский и мидийский, разделенных двумя минимумами – позднекасимовско-раннегжельским и позднекунгурско-раннекубергандинским. При подсчетах численности на вдвое более короткие, по сравнению с веком, промежутки времени ассельско-сакмарский пик оказывается двухвершинным: позднеассельский и позднеасакмарский максимумы разделены раннесакмарским минимумом.

3. Общая кривая разнообразия является интегральным результатом процессов вымирания и появления таксонов и сама по себе отражает эти процессы лишь в самых общих чертах и иногда в искаженном виде. Так, например, на кривой общей численности (рис. 2, кривая 1) последняя в течение кунгурского и кубергандинского веков практически не менялась. Тем не менее, кунгурско-кубергандинский рубеж являлся одним из наиболее заметных во всей истории развития фузулинид: в конце кунгура происходило крупное вымирание, а в начале кубергандинского века, наоборот, возникло много новых родов и таксонов более высокого ранга и произошло полное обновление всего фузулинидового сообщества. То, что отмеченные события не нашли отражения на общей кривой разнообразия, объясняется компенсированием числа родов, исчезнувших к концу кунгура, числом вновь появившихся родов в начале кубергандинского века. В результате их общая численность осталась неизменной.

4. Более наглядное представление о процессах развития фузулинидового сообщества дают кривые численности (как абсолютной, так и относительной) появившихся и вымерших родов (рис. 2, кривые 3 и 4; рис. 4 и 5), а также кривая числа родов, переходящих через рубежи временных отрезков, для которых производился подсчет (рис. 2, кривая 2). Довольно информативна также жирная кривая на рис. 5, на которой отражена раз-

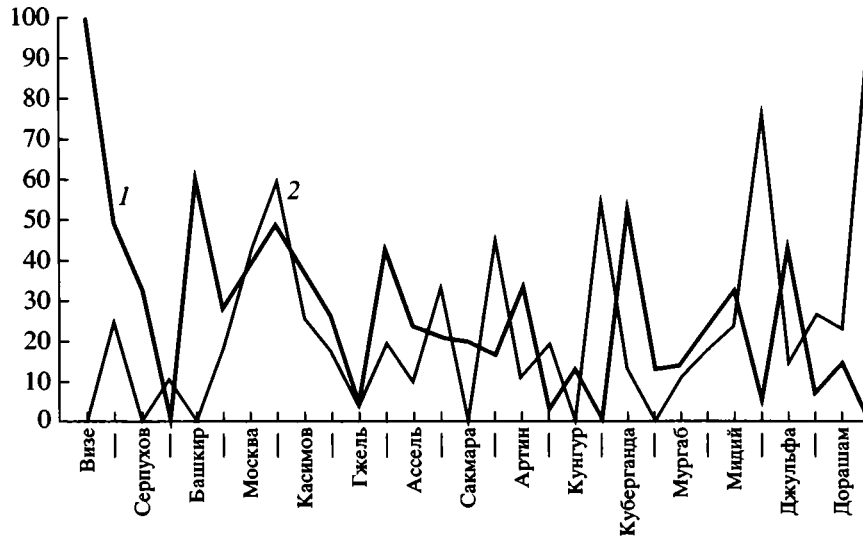


Рис. 4. Процентное отношение числа появившихся (1) и вымерших (2) родов к их общей численности.

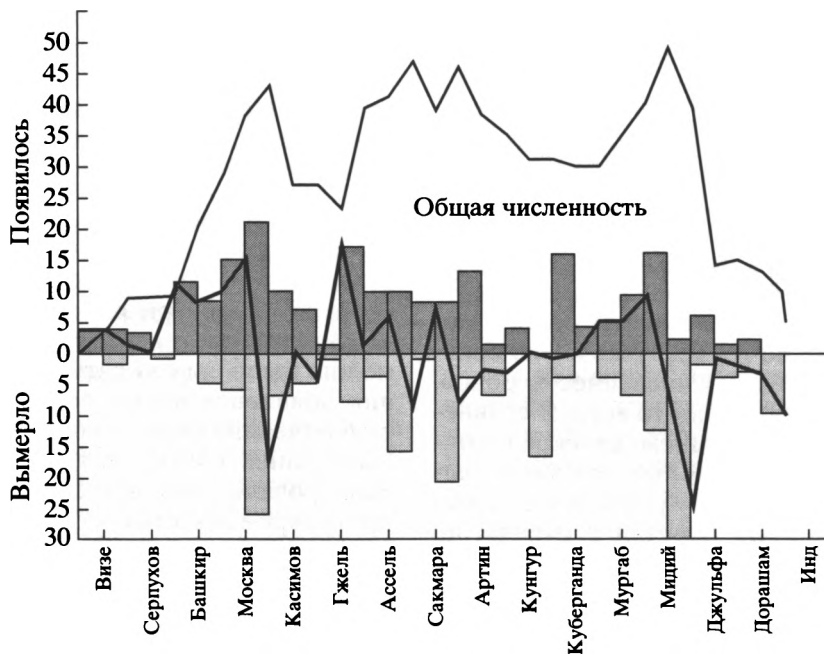


Рис. 5. Гистограмма числа появившихся и вымерших родов на фоне их общей численности. Жирная кривая – разность между числом появившихся родов и вымерших.

ность между числом родов, появившихся в данном отрезке времени и числом родов, вымерших в предыдущем отрезке времени, т.е. степень обновляемости таксономического разнообразия на границах ярусов и подъярусов. По всем этим кривым можно судить об основных переломных моментах в развитии фузулинидовой биоты, выраженных пиками вымирания родов и появления новых, а также пиками, отражающими степень возобновляемости комплексов.

5. Как показывают кривая 4 на рис. 2 и кривая 2 на рис. 4, наиболее крупные вымирания фузулинид, не считая их полного исчезновения на рубеже перми и триаса, приходится на конец московского века, когда исчезло 26 родов или 60% от их общей численности в этом веке и на конец мидийского, когда вымерло 30 родов или 77% от общей численности. Судя по приведенным цифрам, эти два события почти равномасштабны и могут квалифицироваться как катастрофические. Однако,

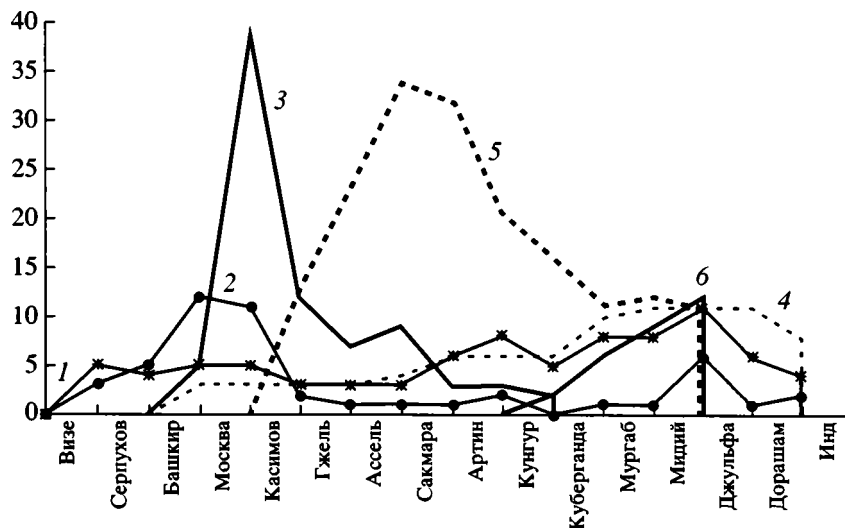


Рис. 6. Общая численность родов фузулинид по отрядам. 1 – Staffellida; 2 – Ozawainellida; 3 – Fusulinida; 4 – Schubertellida; 5 – Schwagerinida; 6 – Neoschwagerinida.

это не совсем так. Общая численность родов в московском веке искусственно завышена из-за не всегда оправданного дробления многих родов, в качестве которых часто рассматриваются переходные формы между родственными таксонами. Если обратиться к кривой разнообразия, построенной по данным С.Е. Розовской (рис. 1), не учитывая выделенные позже роды, то можно видеть, что число родов в московском веке вдвое меньше, чем на кривой, построенной по современным данным. Такие “переходные роды”, как правило, исчезающие почти сразу же после появления, увеличивают общую численность родов, вымерших в течение московского века. В сравнении с позднемосковским, позднемидийское вымирание более масштабно не только по числу вымерших родов, но еще и потому, что в конце мидийского века полностью исчезли 2 отряда, до этого доминировавшие среди прочих фузулинид (рис. 6). Из всего сказанного следует, что катастрофическим было лишь позднемидийское вымирание, после которого фузулинидовая биота уже не выходила из стрессового состояния вплоть до полного исчезновения фузулинид на рубеже перми и триаса. Последствия же послемосковского кризиса были не столь разрушительны и разнообразие фузулинидового сообщества вскоре стало быстро расти.

Крупные вымирания происходили на рубеже сакмарского и артинского веков (21 род или 46% от общей численности), а также кунгурского и кубергандинского (17 родов или 55% от общей численности). Вымирание несколько меньшего масштаба отмечается на рубеже ассельского и сакмарского ярусов (16 родов или 34% от общей численности). Еще менее масштабные вымира-

ния (порядка 20–25% от общей численности) фиксируются в конце визейского, гжельского, артинского и джульфинского веков. До конца перми дожило 10 родов, которые практически одновременно исчезли вблизи границы с триасом (Левен, Корчагин, 2001).

6. Как можно видеть на рис. 2, 4 и 5, процесс обновления сообщества за счет появления новых родов, также как и процесс вымирания, проходил неравномерно. При этом, обновление происходило не всегда сразу вслед за вымиранием, как этого можно было бы ожидать. Так, наиболее высокий пик появления новых родов приходился на вторую половину московского века, так же как и пик вымирания, и, по существу, эти два процесса компенсировали друг друга, что можно объяснить кратковременностью существования многих родов, появившихся и вскоре исчезающих. О том, что это за роды, уже говорилось выше. После кризиса на рубеже московского и касимовского веков сокращение численности родов продолжалось еще некоторое время вплоть до первой половины гжельского века за счет вымирания персистентных таксонов. Несколько из появившихся в касимовском веке родов, таких как *Obsoletes* и *Montiparus*, носивших переходный характер между представителями отряда *Fusulinida* с четырехслойной стенкой и отряда *Schwagerinida* с кериотекальной стенкой, тогда же и вымерли. Быстрое обновление сообщества началось с середины гжельского века и пик его приходился на конец этого века – середину ассельского. Небольшое и быстро восстановившееся снижение численности происходило на рубеже ассельского и сакмарского веков. Значительное послесакмарское вымирание привело к падению численности, несколько

сглаженному появлением ряда новых родов в начале артинского века. Минимум родообразования (также как и максимум вымирания) приходится на конец кунгурского века, после чего последовала новая мощная вспышка, в ходе которой возникло 16 родов, что составляет 53% от общей численности в кубергандинском веке. Скорость появления новых родов замедлилась в конце этого века, а затем стала быстро расти, достигнув очередного максимума к середине мидийского века. За катастрофическим позднемидийским вымиранием последовало незначительное обновление родового состава в начале джюльфинского и дорашамского веков, а затем полное исчезновение фузулинид на рубеже с триасом.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФУЗУЛИНОВОГО СООБЩЕСТВА

Вопросы этапности и периодичности в развитии фузулинид, оцениваемые с разных позиций, рассматривались в работах Д.М. Раузер-Черноусовой (1961, 1963, 1965, 1968) Д.М. Раузер-Черноусовой и Е.А. Рейтлингер (1957), Е.А. Рейтлингер (1963, 1969), М.Н. Соловьевой (1966), Ch. Ross и J. Ross (1987) и ряде других. Более всего с излагаемыми в настоящей статье данными согласуются выводы Д.М. Раузер-Черноусовой (1961, 1963), особенно относящиеся к каменноугольной истории фузулинид. Что касается пермской истории, то она была несколько искажена, так как восстанавливалась по неполным к тому времени сведениям о средне- и верхнепермских фузулинидах и их стратиграфическом распространении.

С момента возникновения в визейском веке и до полного исчезновения на рубеже перми и триаса история развития фузулинид отчетливо делится на три крупных этапа, что хорошо иллюстрирует общая кривая родового разнообразия. Первый из них – визейско-касимовский, второй гжельско-кунгурский и третий кубергандинско-дорашамский. Каждый этап характеризовался ростом численности таксонов и после достижения определенного максимума – ее падением. Процесс этот проходил неравномерно и распался на несколько этапов второго порядка, из которых, прежде всего, можно назвать визейско-серпуховский (1-й этап Раузер-Черноусовой, 1965, 1968), башкирско-касимовский (2-й этап Раузер-Черноусовой), гжельско-ассельский (3-й этап Раузер-Черноусовой), сакмарский, артинско-кунгурский (вместе 4-й этап Раузер-Черноусовой), кубергандинский, мургабско-мидийский и джюльфинско-дорашамский (вместе 5-й этап Раузер-Черноусовой).

Ниже проследим основные этапы развития фузулинид по векам.

Визейско-серпуховский этап. Первые фузулиниды появились в визейском веке и были представленные субсферическими или чечевицеобразными сжатыми с боков формами. Будучи морфологически близкими, они, однако, различались строением стенок и дали начало двум отрядам фузулинид – Ozawainellida и Staffellida. Число семейств к концу века достигло трех, а родов – семи. В серпуховском веке продолжали существовать все визейские роды, кроме Eoparastaffella. Возникли 2 новых рода из отряда Ozawainellida, представленные эволютными формами, близкими к появившимся ранее Millerella.

Как по численности, так и по степени морфологического разнообразия визейских и серпуховских фузулинид, представленных примитивными формами, этот этап их развития можно рассматривать как единый, характеризующийся возникновением и становлением фузулинидового сообщества, в целом.

Башкирско-касимовский этап характеризуется появлением в начале башкирского века форм с удлиненной раковиной, от которых возникли два новых отряда – Schubertellida и Fusulinida. Первый представлен всего одним семейством и тремя родами. В другом отряде происходила быстрая диверсификация и появилось 5 семейств, в составе которых насчитывается 8 родов. Максимального расцвета достиг отряд Ozawainellida, состоявший из одного семейства и 12-и родов. Родовое разнообразие отряда Staffellida осталось на прежнем уровне.

Московский век, в целом, можно охарактеризовать как время, начавшегося в башкирском веке, расцвета отряда Fusulinida. В дополнение к пяти семействам этого отряда возникло еще одно. Численность родов отряда достигала 36-ти (при общей численности родов, существовавших в московском веке, равной 55-и). Таксономическое разнообразие отрядов Ozawainellida, Staffellida и Schubertellida сохранялось на прежнем уровне. Вымирание родов на рубеже башкирского и московского веков было минимальным и затронуло лишь несколько малочисленных и не очень распространенных родов озаваинеллид и штаффеллид.

Рубеж московского и касимовского веков ознаменовался быстрым и значительным сокращением таксономического разнообразия, коснувшимся, главным образом, отряда Fusulinida. Из 6-и семейств отряда этот рубеж преодолели 3, а из 36-и родов – только 11, причем большая часть из них исчезла в начале касимовского века. Дальнейшее развитие получили лишь 3–4 рода, один из которых (Quasifusulina) возник в начале касимовского века и просуществовал вплоть до конца ранней перми. Рассматриваемый рубеж отмечен также появлением первых представителей ново-

го отряда Schwagerinida в составе двух семейств (Triticitidae и Schwagerinidae) и 12-и родов. Кризис коснулся также отряда Ozawainellida, в котором вымерли 11 родов из 12, в том числе такой широко распространенный в конце московского века род, как Neostaffella. Среди оставшихся двух отрядов – Staffellida и Schubertellida – каких-либо особых изменений на рассматриваемом рубеже не произошло и они по-прежнему оставались малочисленными. В целом, касимовский век можно рассматривать как переходный между, начавшейся в башкирском веке, эпохой господства фузулинид из отряда Fusulinida и эпохой господства отряда Schwagerinida, первые представители которого, хотя и появились уже в касимовском веке, но расцвета достигли позже – в гжельском и, в особенности, ассельском и сакмарском веках.

Гжельско-ассельский этап. Гжельский век по сравнению с касимовским отличался быстрым ростом таксономического разнообразия за счет диверсификации отряда Schwagerinida, в котором появились 2 новых семейства – Rugosofusulinidae и Pseudofusulinidae, представленных 13-ю родами; всего же отряд насчитывал 23 рода. Остальные 4 отряда, перешедшие сюда из касимовского века, насчитывали 12 родов, из которых половина приходилась на отряд Fusulinida. Ассельский век характеризовался возрастанием таксономического разнообразия. Достиг расцвета отряд Schwagerinida (34 рода), в особенности, семейства Schwagerinidae (8 родов) и Pseudofusulinidae (13 родов). Численность отрядов Fusulinida, Ozawainellida, Staffellida и Schubertellida осталась почти неизменной, хотя в последнем из них следует отметить появление нового семейства – Boultoniidae, представленного одним родом. На рубеже ассельского и сакмарского веков прекратили существование 15 родов в отрядах Schwagerinida (11 родов) и Fusulinida (4 рода). Большинство из них принадлежало родам, возникшим в позднем карбоне.

Сакмарский этап. В сакмарском веке родовое разнообразие быстро восстановилось и вскоре почти достигло ассельского уровня. Происходило это за счет появления новых родов, среди которых 1 принадлежал отряду Schubertellida, 3 – отряду Staffellida, а остальные – уже известным семействам отряда Schwagerinida. На рубеже сакмарского и артинского веков вымерла почти половина родов (21), большая часть которых (18) принадлежала семействам Pseudofusulinidae и Schwagerinidae из отряда швагеринид.

Артинско-кунгурский этап. В артинском веке возникли 13 новых родов. Только 6 из них принадлежали отряду Schwagerinida, но зато один род – Parafusulina – являлся первым представителем семейства Polydiexodinidae и пользовался широким распространением в средней перми. Большая часть возникших родов относилась к отряду

Staffellida, а некоторые из них (Staffella, Nankinella) получили широкое развитие в средней и поздней перми. Особо следует отметить появление рода Pamirina, условно относимого к семейству Eostaffellidae отряда Ozawainellida. Этот род являлся предковым для высших фузулинид отряда Neoschwagerinida, доминировавших в средней перми.

Небольшая вспышка разнообразия, отмечавшаяся в артинском веке, сменилась в кунгурском периодом застоя, а в конце века вымиранием более половины существовавших до этого родов (16 из 28-ми). В целом, кунгурское сообщество фузулинид почти не отличалось от артинского. Появилось всего 2 рода. Один из них (Nagatoella) вымер уже в начале следующего кубергандинского века. Зато другой (Misellina), произошедший от артинских Pamirina, являлся первым представителем многоапертурных высших фузулинид отряда Neoschwagerinida.

Кубергандинский этап. Кунгурско-кубергандинский рубеж в развитии фузулинид был довольно резким, благодаря вымиранию большинства существовавших до этого родов и последующему быстрому расцвету семейств, определявших облик всего среднепермского сообщества. Прежде всего, это представители отряда Neoschwagerinida, в котором, наряду с семейством Misellinidae, возникшем в кунгурском веке, появились семейства Neoschwagerinidae (род Cancellina), Verbeekinae (род Paramisellina) и Pseudodoliolinidae (род Pseudodoliolina). Смена доминантов происходила в отряде Schwagerinida. Если в раннепермском, в особенности артинско-кунгурском сообществе преобладали Pseudofusulina и близкие им роды, то начиная с кубергандинского века их роль перешла к родам Chusenella, Skinnerella и Parafusulina. От последних, вероятно в конце века, ответвился род Eopolydiexodina, чрезвычайно характерный для средней перми. В отряде Schubertellida возникло семейство Yangchienidae, представители которого также типичны для средней перми. Некоторое обновление отмечалось в отряде Staffellida. В целом, кубергандинский век можно охарактеризовать как время становления среднепермского фузулинидового сообщества, наиболее яркой составляющей которого были представители отряда Neoschwagerinida. Общее число родов в кубергандинском веке 30.

Мургабско-мидийский этап. Мургабский век с точки зрения развития фузулинид был как бы продолжением кубергандинского. Сюда перешли почти все роды, существовавшие ранее. Происходило дальнейшее ветвление филогенетического древа неошвагеринид: возникло семейство Sumatrinidae и появились роды Verbeekina и Neoschwagerina в одноименных семействах. По-прежнему, существенную роль играли представители отряда Schwagerinida, среди которых широкое распрост-

ранение получили роды *Parafusulina*, *Skinnerella*, *Chusenella* и многоапертурные *Eopolydiexodina*, возникшие в кубергандинском веке. Многоапертурные швагериниды возникли и в Северо-Американском бассейне (род *Skinnerina*). Общая численность мургабского фузулинидового сообщества – 36 родов.

Мидийский век – время максимального разнообразия фузулинид за всю историю их существования. В этом отношении он сравним с московским веком, но, как уже говорилось, таксономическое разнообразие московских фузулинид, скорее всего, несколько завышено из-за слишком детального подхода к выделению многих родов. Общее число мидийских родов 51. Из них большинство (12 родов) принадлежит отряду *Neoschwagerinida*, представители которого достигли максимальной специализации. По 11-ти родов приходится на отряды *Schwagerinida*, *Staffellida* и *Schubertellida*. В каждом из этих отрядов наблюдался некоторый рост численности, по сравнению с мургабским веком. Возрастала и численность отряда *Ozawainellida* (6 родов). Примечательно распространение среди озаваинеллид и шубертеллид, так называемых “аберрантных” форм с развернутым последним оборотом спирали (роды *Reichelina*, *Codonofusiella*, *Lantschichites*, *Paradoxiella*).

Джульфинско-дорашамский этап. На рубеже мидийского и джульфинского веков произошло самое крупное и быстрое вымирание фузулинид за всю историю их существования, которое с полным основанием можно назвать катастрофическим. На этом рубеже и чуть раньше исчезли 30 родов, что составило 77% от их общей численности (39 родов). При этом полностью вымерли 2 отряда из пяти – *Schwagerinida* и *Neoschwagerinida*. Вымирание коснулось и других отрядов. В отряде *Schubertellida* рассматриваемый рубеж не прошли 2 семейства из 4-х (*Schubertellidae* и *Yangchienidae*). Из отряда *Ozawainellida* выжил только род *Reichelina*. Менее всего пострадал отряд *Staffellida*, но и в нем исчезли семейства *Cheniidae* и *Kahlerinidae*. В отношении численности без изменения остался отряд *Schubertellida*, в котором количество вымерших родов компенсировалось числом вновь появившихся. Численность же отряда *Staffellida* сократилось в 2 раза, а *Ozawainellida* – в 6. Общая численность джульфинского сообщества – 18 родов.

Дорашамский век был временем доживания существовавших ранее родов, число которых к началу века сократилось до 12-ти. К ним прибавилось только 2 новых рода. Основную роль в дорашамском комплексе играли представители семейства *Palaeofusulinidae* отряда *Schubertellida*, большинство из которых появилось в джульфинском

веке. В конце дорашамского века фузулиниды полностью вымерли.

Если на мургабский и, в особенности, мидийский века приходится пик развития фузулинид, достигших максимальной специализации и численности, то джульфинский и дорашамский века можно охарактеризовать как время доживания относительно немногочисленных таксонов, переживших мидийско-джульфинский кризис, хотя на этом фоне и наблюдалось некоторая вспышка в развитии шубертеллид.

Проследив основные этапы развития фузулинидового сообщества и соотнеся их с динамикой родового разнообразия, попытаемся сформулировать некоторые выводы.

1. Совершенно очевидно, что три основных пика разнообразия совпадают с этапами первого порядка в истории фузулинид и отражают, прежде всего, циклы в развитии 3-х отрядов *Fusulinida*, *Schwagerinida* и *Neoschwagerinida* (рис. 6).

2. Появление первых представителей отрядов и семейств, доминировавших в том или ином из трех циклов, приходится на кризисные моменты в развитии фузулинид, обозначенные минимумом разнообразия последних. При этом швагериниды возникают путем преобразования четырехслойной стенки, характерной для представителей отряда *Fusulinida*, доминантного в московском фузулинидовом сообществе, в двухслойную (кериотекальную). Эти прогрессивные изменения происходят только в семействе *Fusulinellidae*. Большинство остальных семейств отряда вымирают и лишь один род (*Quasifusulina*), возникший в семействе *Fusulinidae*, продолжает существовать вплоть до конца ранней перми. Таким образом, между отрядами, определяющими облик фузулинидовых сообществ первого и второго этапов их развития, существует непосредственная связь. В отличие от этого, род *Pamirina* – родоначальник отряда *Neoschwagerinida*, наиболее многочисленного в третьем этапе, появляется внезапно в самом начале артинского века, по-видимому, от эоштаффелл, которых для этого времени можно отнести к так называемым “лазарус-таксонам”, поскольку самые поздние их находки пока были отмечены лишь в московском ярусе. Отряд *Schwagerinida*, доминировавший в предыдущем этапе, продолжает процветать, хотя численность составляющих его родов существенно сократилась по сравнению с максимальной в ассельском и сакмарском веках.

3. Многие наиболее быстро прогрессирующие филогенетические линии развития внутри отрядов *Fusulinida* и *Neoschwagerinida* (например: *Profusulinella*–*Aljutovella*–*Beedeina*; *Verella*–*Eofusulina*–*Paraeofusulina* в первом из них; *Misellina*–*Cancellina*–*Neoschwagerina*–*Yabeina*; *Misellina*–*Cancellina*–*Presumatrina*–*Afghanella*–*Sumatrina* – во втором) в периоды максимального разнообразия соответствующим

щих отрядов в целом достигали наивысшей морфологической сложности и в первую очередь подвергались вымиранию в ходе последующего кризиса. Несколько иная картина наблюдается у отряда Schwagerinida. Максимальное разнообразие представителей этого отряда в ассельское и сакмарское время достигается не за счет отдельных быстро прогрессирующих филумов, а за счет расцвета родов со сферической или субсферической раковиной, объединяемых в явно гетерогенное семейство Schwagerinidae. Формы с подобными раковинами, имеющими свободное навивание оборотов спирали, появились в начале касимовского века (подрод *Tumefactus* рода *Schwageriniformis*, род *Kushanella* и несколько позже род *Darvasoschwagerina*), но максимального распространения они достигли в ассельское время (роды *Occidentoschwagerina*, *Likharevites*, *Sphaeroschwagerina*, *Paraschwagerina*, *Pseudoschwagerina*, *Alpinoschwagerina*, *Eozellia*, *Zellia*, *Robustoschwagerina*, *Acervoschwagerina*). Непосредственными предками этих родов были роды *Schwageriniformis*, *Montiparus*, *Triticites*, *Daixina*, *Rauserites* и *Dutkevichites*, от которых они отпочковывались в разное время и, может быть, неоднократно. Как правило, это происходило внезапно без постепенных переходов и все ответвления от предковых родов были тупиковыми. “Мода” на субсферичность раковины резко спала к концу сакмарского века и совсем сошла на нет к концу кунгурского. Отдельные ее рецидивы наблюдались в конце мургабского и мидийском веках, когда от родов *Pseudofusulina* и *Chusenella* возникли *Rugososchwagerina* и *Orientoschwagerina*.

4. На рис. 6 показано, что вспышка разнообразия в доминантных отрядах первого и второго этапов развития фузулинид, как правило, не сопровождалась увеличением разнообразия в других отрядах. Исключение составляет лишь отряд *Ozawainellida*, максимум разнообразия которого почти совпадает с таковым у отряда *Fusulinida*. В третьем же этапе, наряду с доминирующим отрядом *Neoschwagerinida*, увеличение разнообразия происходило во всех отрядах фузулинид, достигая в отрядах *Schubertellida* и *Staffellida* максимальных значений за всю их историю.

О ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИНАХ ВСПЛЕСКОВ И ПАДЕНИЙ РАЗНООБРАЗИЯ В ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ФУЗУЛИНИД

Из всего сказанного выше вытекает, что этапность в развитии фузулинидовой биоты, отраженная в смене периодов ее расцвета кризисными периодами, имеет, по-видимому, многофакторный характер, так как сценарии этих явлений на том или ином этапе, наряду с определенным сходством, имеют и ряд отличий. Сходство, прежде всего, состоит в том, что три главных пика разнообразия определяются в основном расцветом одно-

го из трех доминирующих отрядов. Это позволяет рассматривать эти отряды как целостные системы и объяснять их возникновение, расцвет и угасание с позиций системного анализа (Марков, Наймарк, 1998). Сходство просматривается также в довольно очевидной связи пиков разнообразия с максимумами трансгрессий, а кризисов – с регрессиями. Различия проявляются в особенностях эволюционных морфологических преобразований, определяющих генеральные пути развития отрядов, в различии темпов этих преобразований, в неодинаковой реакции на внешние воздействия и т.д. В короткой статье невозможно дать сколько-нибудь полный системный анализ развития отрядов фузулинид, тем более, что в подходах к систематике этой группы ископаемых нет единообразия и некоторые из крупных таксонов, например, семейство Schwagerinidae, одно из основных в отряде Schwagerinida, имеют явно суммативный характер (Черных, 1986) и не могут рассматриваться в качестве реальных природных объектов, к которым приложим системный анализ. Последний, кроме того, затруднен еще остающимися неясностями роли в процессах морфогенеза генетической предопределенности развития, по крайней мере, некоторых филогенетических линий. О том, что такая предопределенность (инерционность) существует, убеждают случаи параллельного развития родственных филлумов, в которых однотипные усложнения раковины происходят в одинаковой последовательности, но с разной скоростью, как, например, в параллельно развивающихся семействах *Neoschwagerinidae* и *Sumatrinidae* (Левен, 1993а). Это вызывает сомнения в том, что прогрессивные усложнения раковины всегда являются результатом прогрессирующей специализации таксонов, снижающей их эврибионтность. Зависимость может быть и обратной – снижение толерантности является результатом слишком далеко зашедших морфологических усложнений, вырабатываемых в процессе эволюции таксона. И вообще, сплошь и рядом мы затрудняемся судить о функциональной значимости тех или иных морфологических приобретений, а следовательно, и об их приспособительном характере. При современной степени изученности истории развития бассейнов применение системного анализа затруднено также ограниченными возможностями хронологической корреляции поворотных моментов в развитии морской биоты с абиотическими событиями, тем более, что последние в одно и то же время в разных бассейнах часто проявляются по-разному. Несмотря на все сказанное, все же попытаемся хотя бы приблизительно оценить воздействие факторов внешней среды на динамику развития рассматриваемой группы ископаемых, отраженную в кривых колебания родовой численности. Наиболее важными из них являются климатический и палеогеографический. С кли-

матом связаны температура и соленость воды; палеогеографические изменения и, прежде всего, трансгрессии и регрессии, расширяют или сужают адаптивное пространство организмов, влияют на пути их миграции, на состояние пищевых ресурсов и т.д.

Фузулиниды были мелководными теплолюбивыми организмами и чутко реагировали на понижения температуры среды их обитания. Учитывая это, следовало бы ожидать резкого снижения их численности в период Гондванского оледенения, пик которого приходился на ассельский век. Однако, судя по общей кривой разнообразия, на это время падает один из максимумов численности. Подобное несовпадение легко объяснимо, если вспомнить, что кривая общего разнообразия практически совпадает с таковой для тропической части Тетиса и, говоря об общей численности, мы, по существу, имеем дело с фузулинидовым сообществом тропического пояса, где климатические флуктуации более высоких широт почти не проявлялись и их влияние на численность было незначительным. Однако возможно, что более заметно оно отражалось на скорости эволюционных преобразований филумов. К этой мысли приводят отмеченные выше различия в развитии отрядов *Fusulinida*, *Schwagerinida* и *Neoschwagerinida* в течение трех главных этапов развития фузулинид. Если в первом и последнем из названных отрядов, процветавших до и после гондванского оледенения, в нескольких филогенетических линиях идет быстрое направленное и последовательное развитие таксонов по пути усложнения раковины и увеличения ее размеров за счет увеличения числа оборотов спирали, то в отряде *Schwagerinida*, максимум численности которого приходится на ассельский век, т.е. пик гондванского оледенения, прогрессивные изменения идут крайне медленно и заканчиваются лишь в середине следующего третьего этапа появлением многоапертурных *Eopolydiexodina* и *Polydiexodina*. Но зато в ассельское время мы наблюдаем вспышку образования гетерогенных субсферических форм. Возможно, это совпадение чисто случайное и климат никак не влиял на расцвет подобных форм. Но его воздействие на скорость филогенетических преобразований, ускоренных в условиях жаркого климата и замедляющихся с похолоданием, теоретически вероятно. Судить об этом более определенно пока не позволяют очень противоречивые данные о палеотемпературах. Например, средняя температура приповерхностных вод Подмосковного бассейна в касимовском веке разными авторами оценивается в пределах от 17–18°C (Давыдов, Дорофеева, 1991) до 23°C (Ясаманов, Астафьева-Урбайтис, 1987). По данным Давыдова и его коллег (Давыдов и др., 1983; Давыдов, Дорофеева, 1991) в первой трети гжельского века в Восточно-Европейском

бассейне и в Средней Азии происходило скачкообразное повышение температуры воды на 5–8°C. В Южном же полушарии в это время началось широкое распространение ледников.

Если влияние климата на кривую общего родового разнообразия, точнее, кривую разнообразия фузулинид приэкваториальной и тропической части Тетиса, было незначительным, то это не относится к бассейнам, расположенным в более высоких широтах, где, как мы видели на примере южного Перитетиса, оно было весьма существенным.

Главными внешними факторами, определявшими развитие фузулинидовой биоты, в целом, и динамику родового разнообразия, были, по-видимому, трансгрессии и регрессии (Ross and Ross, 1987; Левен, 1993б). Трансгрессии способствовали расширению жизненного пространства фузулинид, диверсификации и специализации таксонов. Именно это мы наблюдаем по мере развития московской, ассельской и кубергандинско-мидийской трансгрессий. Регрессии, особенно быстрые, резко изменяя палеогеографическую обстановку и сокращая пределы возможного обитания фузулинид, приводили к вымиранию, в первую очередь, наиболее специализированных стенобионтных таксонов. Масштаб и степень разрушительности экосистемных перестроек, связанных с регрессиями, зависит от масштабов и скорости последних и от того, как далеко подвергавшиеся губительным воздействиям изменений среды обитания биоценозы и составляющие их виды зашли в своей специализации. Это хорошо видно на примере послемосковского и, в особенности, катастрофического послемидийского вымирания. Конечно, абиотические причины вымираний нельзя ограничивать только регрессиями. Например, биотический кризис на рубеже перми и триаса, хотя и приходил на фоне регрессии, но все же, скорее всего, был связан с более общими причинами, поскольку захватывал не только морскую, но и континентальную биоты. Одной из таких причин могла быть аэрозольная климатическая катастрофа, связанная с усилением вулканической активности или с падением на Землю крупного небесного тела (Будыко и др., 1985; Kozur, 1994; Rene et al., 1995; Alvarez et al., 1982). И все же чаще всего первым толчком к биотическим кризисам, по-видимому, были именно регрессии, что хорошо демонстрирует изложенная выше история развития фузулинид. Интересно, что с кризисными моментами этой истории связано и появление первых элементов новых сообществ, приходящих на смену разрушающимся. Как видно на рис. 3 и 6, наиболее значимые вехи в развитии фузулинид, обозначенные возникновением новых прогрессивных форм, дающих начало отрядам, приурочены ко времени регрессий послетурнейской (первые фузулиниды отрядов *Staffellida* и *Ozawainellida*), послесерпуховской (появление отрядов *Fusulinida* и

Schubertellida), послемосковской (появление отряда Schwagerinida), послесакмарской (первые Pami-pina – родоначальники отряда Neoschwagerinida). На эти же отрезки времени приходится падение родового разнообразия.

В заключение хочется подчеркнуть, что в большинстве своем сделанные выше выводы об истории развития фузулинид и динамике их родового разнообразия не носят окончательный характер, а лишь обозначают общие тенденции в соответствии с имеющимися на сегодняшний день данными. Несомненно, по мере накопления новых данных эти выводы будут уточняться и детализироваться, но в основе своей вряд ли претерпят существенные изменения. Что касается причинной стороны развития фузулинидового сообщества, то здесь еще много неясного как с точки зрения понимания внутренних биологических процессов эволюции этой группы ископаемых, так и влияния абиотических факторов. Для решения этих вопросов необходимы специальные исследования системного характера, опирающиеся на хорошую стратиграфическую основу. К сожалению, подобные работы по фузулинидам чрезвычайно редки и их вряд ли можно ожидать в ближайшее время.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 00-05-64298)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будыко М.И., Ронов А.Б., Янишин А.Л. История атмосферы. Л.: Гидрометеоздат, 1985. 208 с.

Давыдов В.И., Дорофеева Л.А. Палеотемпературный анализ кальций-магниевого соотношения верхнепалеозойских биогенных карбонатов Подмосковья и Донбасса // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. геол. 1991. Т. 66. Вып. 4. С. 1001–109.

Давыдов В.И., Дорофеева Л.Д., Кашик Д.С. Палеотемпературные условия и характер изменения ассоциаций фузулинид в морском палеобассейне Дарваза на рубеже карбона и перми // Тр. XXV сессии ВПО. Л.: ВСЕГЕИ, 1983. С. 111–116.

Левен Э.Я. Филогения суматринид и вопросы зонального расчленения мургабского и мидийского ярусов перми // Палеонтологический журнал. 1993а. № 3. С. 23–29.

Левен Э.Я. Главные события пермской истории Тетиса и фузулиниды // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993б. Т. 1. № 1. С. 59–75.

Левен Э.Я. Этапы развития раннепермских фузулинидовых сообществ и их связь с абиотическими событиями // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геологии. 1995. Т. 70. Вып. 5. С. 66–71.

Левен Э.Я., Богословская М.Ф., Ганелин В.Г. и др. Перестройка морской биоты в середине раннепермской эпохи // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 1. С. 66–70.

Левен Э.Я., Корчагин О.А. Пермо-триасовый биотический кризис и фораминиферы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 4. С. 55–64.

Марков А.В., Наймарк Е.Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: ГЕОС. 1998. 317 с.

Раузер-Черноусова Д.М. Ревизия швагерин с близкими родами и граница карбона и перми // Вопросы микропалеонтологии. 1961. Вып. 4. С. 3–32.

Раузер-Черноусова Д.М. Историческое развитие фузулинид и границы стратиграфических подразделений // Вопросы микропалеонтологии. 1963. Вып. 7. С. 3–12.

Раузер-Черноусова Д.М. Этапы и периодичность в истории развития фузулинид // Докл. АН СССР. 1965. Т. 160. № 4. С. 914–917.

Раузер-Черноусова Д.М. Некоторые аспекты эволюции фораминифер и ее значение в биостратиграфии // Тр. XII сессии Всес. Палеонтол. об-ва. 1968. М.: Наука, С. 18–24.

Раузер-Черноусова Д.М., Бени Ф.Р., Вдовенко М.В. и др. Справочник по систематике фораминифер палеозоя (эндотироиды, фузулиноиды). М.: Наука. 1996. 207 с.

Раузер-Черноусова Д.М., Рейтлингер Е.А. Развитие фораминифер в палеозойское время и их стратиграфическое значение // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1957. № 4. С. 45–57.

Рейтлингер Е.А. Об одной палеонтологической критерии установления границ нижнекаменноугольного отдела по фауне фораминифер // Вопросы микропалеонтологии. 1963. Вып. 7. С. 22–56.

Рейтлингер Е.А. Этапность развития фораминифер и ее значение для стратиграфии каменноугольных отложений // Вопросы микропалеонтологии. 1969. Вып. 12. С. 3–33.

Розовская С.Е. Состав, система и филогения отряда фузулинида. М.: Наука. 1975. 267 с.

Соловьева М.Н. Темпы и стадии эволюционного развития фораминифер и их соотношение с развитием Земли // Вопросы микропалеонтологии. 1966. Вып. 10. С. 68–79.

Черных В.В. Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука. 1986. 143 с.

Ясаманов Н.А., Астафьева-Урбайтис К.А. Особенности климатических условий Евразии в каменноугольном периоде // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295. № 6. С. 1432–1435.

Alvarez L.W. et al. Current status of the impact theory for the terminal Cretaceous extinction. In: Geological implication of impact of large asteroids and comets on the Earth // Geol. Soc. America. 1982. № 190. P. 305–316.

Dickins J.M. Late Palaeozoic glaciation // B.M.R. J. Austral. Geol., Geophys. 1985. № 7. P. 163–169.

Kozur H.W. The Permian-Triassic boundary and possible causes faunal change near the P/T boundary // Permophiles. 1994. № 24. P. 51–54.

Leven E.Ja. Early Permian fusulinids from the Central Pamir // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 1993. V. 99. № 2. S. 151–198.

Loeblich A.R., Tappan H. Foraminiferal genera and their classification. N.Y.: Van Nostrand Reinhold. 1987. V. 1. 970 p. V. 2. 212 p.

Renne P.R., Zhang Z., Richards M.A. et al. Synchrony and causal relations between Permian-Triassic boundary crises and Siberian flood volcanism // Science. 1995. V. 269. P. 1413–1416.

Ross Ch.A., Ross J.R.P. Biostratigraphic zonation of late Palaeozoic depositional sequences // Cushman Foundation for Foraminiferal Research. Spec. Publ. 24. 1987. P. 151–168.

Рецензенты
А.В. Марков, К.И. Кузнецова