

УДК 574.9 + 575.8

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ СРЕДНЕГО И ВЕРХНЕГО КЕМБРИЯ НА ПРИМЕРЕ АГНОСТИД (ТРИЛОБИТЫ) И БРАХИОПОД

© 2004 г. Е. Б. Наймарк

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 25.09.2002 г.

Принята к печати 16.01.2003 г.

Сравнивается динамика разнообразия фаун планктонных трилобитов-агностид и бентосных брахиопод в различных палеобассейнах. Обнаружено сходство динамики разнообразия этих двух групп в палеобассейнах с неблагоприятными условиями или там, где имело место жесткое внешнее действие. В тепловодных бассейнах динамика разнообразия в указанных группах имела мало общих черт и контролировалась эволюционным развитием групп. Построены региональные кладограммы фаун агностид и брахиопод для каждой зоны среднего и начала верхнего кембрия. При полной специфичности биогеографических схем и для агностид, и для брахиопод показано сближение австралийской фауны с сибирской и казахстанской, а также одновременное разъединение ее с фауной запада Северной Америки. Эти процессы вызваны воздействием внешних событий.

ВВЕДЕНИЕ

Данная работа посвящена сравнительному анализу разнообразия региональных фаун некоторых морских групп в среднем и верхнем кембрии. Ее цель – выявление действия внешних факторов на биогеографию кембрийской биоты.

Изменение внешних факторов считается основным механизмом в формировании биогеографии таксонов. Однако связь внешних факторов и биогеографии весьма опосредована. Кроме того, определенная устойчивость таксона предполагает ту или иную степень противодействия любым внешним изменениям. Устойчивость таксона в свою очередь не остается постоянной – она меняется по ходу его эволюции. Таким образом, вопрос о степени влияния внешних факторов на биогеографию таксона при всей его кажущейся простоте не может быть решен без специальных исследований. Вероятно, по этой причине на сегодняшний день не существует правил интерпретации влияния внешних факторов в соответствии с эволюционными и адаптивными особенностями таксонов и отдельных фаун. Изучение биогеографии различных групп животных среднего и верхнего кембрия помогут в некоторой степени восполнить этот недостаток.

Биогеографические особенности различных животных в среднем и верхнем кембрии изучены значительно хуже по сравнению с биогеографией раннекембрийских и раннеордовикских групп. Это связано с интенсивным исследованием вспышек эволюционной радиации в раннем кембрии и начале ордовика. Данное исследование необходимо для представления непрерывной картины изменений биогеографии в период становления палеозойской биоты.

Очевидно, что исследование характера распространения какой-то одной группы животных не дает возможности судить о достоверном влия-

нии того или иного фактора на формирование биогеографической картины. Такое исследование может быть результативным только при сопоставлении биогеографии нескольких групп (Янин, 1981; Марков и др., 1998; Smith, 1992; Rosen, Smith, 1992; Brock et al., 2000).

В зависимости от того, какие выбраны группы животных для подобного исследования, будут варьировать и конкретные задачи исследования. Если сравнивается распространение животных, характеризующихся значительной экологической и биотопической общностью, но различных по эволюционным особенностям, то сходство картин распространения этих животных следует искать в первую очередь в географии мест обитания (Rosen, Smith, 1992), различия – в их эволюционной истории (Марков и др., 1998). При сопоставлении групп, разных по экологии и эволюции, общие черты их биогеографии могут объясняться лишь реакцией на глобальные внешние события. Таким образом, сводится к минимуму роль эволюционных и экологических механизмов. В основу методики данного исследования был положен принцип сравнения биогеографии групп, заведомо различных по многим параметрам.

Наличие общих тенденций означает сходную реакцию на внешние воздействия даже без указания на конкретные внешние события. Это важно с той точки зрения, что поиск соответствующих событий для палеонтолога затруднен. В данном исследовании указание на конкретные внешние события, которые могли бы вызвать те или иные изменения в биогеографии кембрийских таксонов, по смыслу вторично. Названные внешние события могут быть заменены на другие без изменения основных выводов работы по мере накопления знаний об этих эпохах.

Для сравнения биогеографических показателей были выбраны агностиды и брахиоподы.

В среднем кембрии эти группы были весьма обильны и разнообразны во многих морских палеобассейнах, составляя в некоторых значительную долю населения. Их разнообразие в среднем кембрии имеет сравнимые величины: около 70 родов агностид и 86 родов брахиопод. Систематика и той, и другой группы находится в процессе становления. Это означает, что ошибки систематики, неполноты летописи и др., возникающие вследствие недостаточной изученности, в этих группах примерно одинаковы. Кроме того, компактность обеих групп делает их удобными объектами для количественного биогеографического анализа.

Экология брахиопод и агностид совершенно разная. Брахиоподы – донные обитатели, малоподвижные или прикрепленные животные, сестрофаги, имеют планктотрофную или лецитотрофную личинку, существующую от нескольких дней до месяца-двух. Агностиды – мелкие трилобиты длиной до полутора сантиметров, вероятно, планктонные фильтраторы (Robison, 1972; Muller, Walossek, 1987).

Различаются эти две группы и по эволюционным характеристикам: кембрийские роды брахиопод имели среднюю продолжительность существования – 5.2 зоны, агностид – 2.1 зоны. Агностиды, появившись в начале среднего кембрия, вымерли в конце ордовика, а брахиоподы, появившись в начале нижнего кембрия, существуют и поныне. Таким образом, при анализе общности пространственного распределения этих двух групп, в особенности, динамических аспектов биогеографии, сводятся к минимуму экологические и эволюционные стимулы.

Изучение биогеографии брахиопод только начато, и результаты исследований представляются кратко следующим образом. Центрами диверсификации брахиопод названы Сибирская платформа в раннем кембрии и Казахстанская провинция в амгинском веке среднего кембрия. Выделены два комплекса брахиопод, освоивших тропическую и нотальную климатические зоны, а также небогатый по родовому составу комплекс переходной зоны. В пределах этих двух климатических зон, соответствующих Нотальному и Тропическому (Перигейскому) царствам, выделяются области, соответствующие платформенным блокам. Австралийская, Северо-Американская, Центрально-Азиатская, Казахстанская и Южно-Европейская области для Тропического царства и Восточно-Европейская и Авалонская для Нотального царства (Ушатинская, Малаховская, 2001; Ushatinskaya, 1996). Для среднего и верхнего кембрия отмечены, кроме того, высокий космополитизм фаун брахиопод в майском и аюсокканском веках, а также отсутствие карбонатных брахиопод в восточноамериканском палеобассейне в среднем и верхнем кембрии (Ушатинская, Малаховская, 2001). Выявлено резкое увеличение сходства австралийской фауны с фаунами тех палеобассейнов, которые не входили в Гондванский

блок: от 18% сходства в раннем кембрии до 36 и 38% в среднем и верхнем кембрии соответственно (Brock et al., 2000).

Закономерности пространственного распределения агностид изучены чрезвычайно слабо. Практически единственное, что можно с уверенностью утверждать относительно биогеографии агностид – это высокий космополитизм родов агностид в среднем кембрии и снижение числа космополитных форм в верхнем кембрии и ордовике. Хорошо известно, что агностиды в силу широкого географического распространения и короткой продолжительности существования родов являются надежным стратиграфическим инструментом для среднего и частично верхнего кембрия.

Приведенный краткий обзор показывает, как скудны имеющиеся сведения о биогеографических закономерностях в группах брахиопод и агностид. Их недостаточно для выполнения заявленной цели, так что требуются дополнительные исследования по изучению регионального разнообразия и связей между фаунами как брахиопод, так и агностид.

В заключение сформулируем кратко задачи данного исследования: 1) выявить закономерности динамики регионального разнообразия и структуру биохорий агностид и брахиопод; 2) сравнить динамику разнообразия агностид и брахиопод в различных регионах; 3) сравнить биогеографическую структуру агностид и брахиопод; 4) выделить общие черты и различия в динамике этих биогеографических показателей и сопоставить с известными для этих эпох событиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили данные по пространственно-временному распространению родов агностид, опубликованные в Treatise (Whittington et al., 1997), а также соответствующие данные по брахиоподам (Ушатинская, Малаховская, 2001).

Пространственное деление соответствует крупным палеобассейнам среднего кембрия, называемых здесь регионами. В данном случае пришлось отказаться от имеющихся схем биогеографического районирования, так как у брахиопод и агностид применялись разные экспертные критерии для выделения биохорий одного и того же ранга, поэтому сравнение оказалось бы невозможным. Рассмотревались следующие регионы: Сибирская платформа, Алтае-Саянская складчатая область (АСО), Казахстан (включая и Среднюю Азию), Дальний Восток, Передняя Азия, Восточная Европа, Западная Европа (включая Северную Африку), Китай (Северный и Южный), Австралия вместе с Антарктидой, запад Северной Америки и восток Северной Америки.

Использовалась международная стратиграфическая шкала с зональным временным разрешением: амгинский век, включающий зоны *Oryctocara* – *Kounamkites* (обозначение здесь и далее, ес-

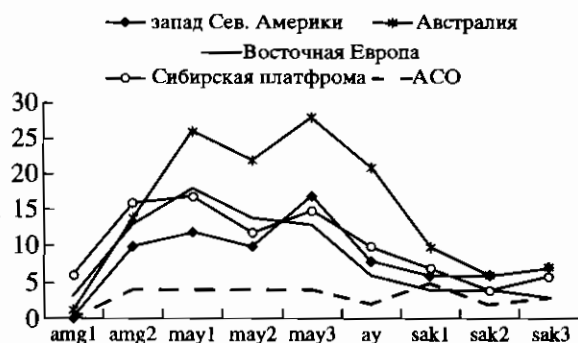


Рис. 1. Динамика родового разнообразия фаун агностид в палеобассейнах Австралии, запада Северной Америки, Сибирской платформы, Восточной Европы, АСО.

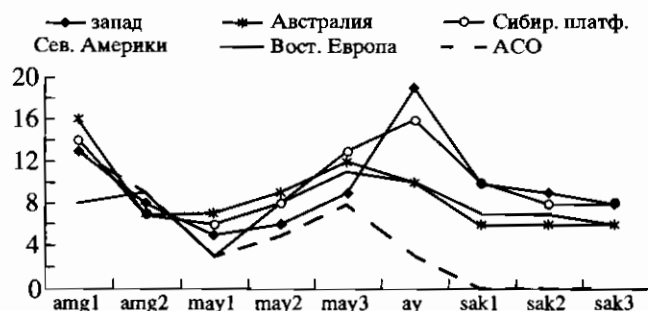


Рис. 2. Динамика родового разнообразия фаун брахиопод в палеобассейнах Австралии, запада Северной Америки, Сибирской платформы, Восточной Европы, АСО.

ли не отмечено особо – *am*₁), *T. gibbus* – *T. fissus* (*am*₂); майский век, зоны: *P. punctuosus* (*may*₁), *G. nathorsti* (*may*₂), *L. laevigata* (*may*₃); аюсокканский век низов верхнего кембрия: *G. stolidotus* – *A. pisiformis* (*ay*; обсуждаемое в настоящее время деление аюсокканского века на зоны *P. bulbus*, *L. reconditus*–*G. stolidotus* еще не утверждено международными комиссиями); сакский век, зоны: *G. reticulatus* (*sak*₁), *O. longiformis* (*sak*₂), *P. curtare-I. ivshini* (*sak*₃); аксайский век, зоны: *P. pseudangustilobus* – *O. ovaliformis* (*aks*₁), *N. quadratiformis* – *T. trisulcus* (*aks*₂). Батырбайский век в данной работе не рассматривался из-за неустойчивости международной стратиграфической шкалы для этого временного интервала и, следовательно, возможности серьезных субъективных ошибок.

Разнообразие подсчитывалось стандартным образом как число родов, зарегистрированных для каждой зоны в каждом регионе. Для каждого региона строились графики динамики разнообразия.

Гипотезы о биогеографической структуре как агностид, так и брахиопод строились на основе кладистического анализа матриц фаунистического сходства. Использовались индексы сходства Серенсена, вычисляемые как: $S = 2c/(a + b)$, где c – число родов, общих для двух фаун, a и b – разнообразие в двух сравниваемых фаунах. Метод

группировки фаун состоял в том, чтобы при максимальном среднем сходстве внутри группы минимизировать сходство между группами. В процессе кладистического анализа сходство внутри групп усреднялось (центроидный метод). Для каждой матрицы сходства проводилось десять попыток, из которых выбиралась наилучшая. Нужно отметить, что для имеющегося набора данных выбор методики кладистического анализа в целом мало влияет на конечный результат. И для брахиопод, и для агностид были построены кладограммы региональных фаун для позднеамгинского времени, трех зон майского века и для аюсокканского века.

СРАВНЕНИЕ ДИНАМИКИ РАЗНООБРАЗИЯ ФАУН БРАХИОПОД И АГНОСТИД

Сравним динамику разнообразия фаун агностид и брахиопод в восьми регионах. Фауны агностид (рис. 1) и брахиопод (рис. 2) тепловодных бассейнов Сибирской платформы, запада Северной Америки и Австралии практически не имеют сходных черт. То же относится и к разнообразной фауне агностид и брахиопод Восточной Европы. При этом в каждой из групп имеется ряд черт, сближающих изменчивость разнообразия в пределах четырех перечисленных бассейнов. Для агностид специфические черты динамики разнообразия следующие: увеличение разнообразия до начала майского века; спад разнообразия в середине майского века; в конце майского века – увеличение числа родов; снижение разнообразия в аюсокканском – начале сакского века; до конца ордовика разнообразие оставалось относительно низким. У агностид высокое разнообразие в среднем кембрии и низкое, но стабильное разнообразие в верхнем кембрии связано с двумя эволюционными волнами развития. Во время первой господствовали космополитные короткоживущие роды, разнообразные по морфологии, в основном представители семейств Spinagnostidae, Ptychagnostidae, Diplagnostinae. Вторую волну в аюсокканском–аксайском веках составили роды относительно долгоживущие с меньшими ареалами, морфологически менее разнообразные, большинством представители семейств Agnostidae, Pseudagnostinae (Наймак, Марков, 2001). Снижение разнообразия в середине майского века обеспечено избирательным вымиранием родов с определенной морфологией (имеющих две поперечные борозды рахиса) в семействе Ptychagnostidae. Именно эти эволюционные черты и отражены в динамике разнообразия фаун тепловодных бассейнов.

Для тех же фаун брахиопод (рис. 2) характерно повышенное разнообразие в амгинском веке; минимум разнообразия в начале майского века; максимум – в конце майского и в аюсокканском веке; в течение сакского века, снизившись вдвое, разнообразие оставалось относительно постоянным.

Сравним динамику разнообразия фаун брахиопод и агностид в других морских бассейнах. Специфической чертой развития фаун агностид Китая является, во-первых, отсутствие минимума в середине майского века, во-вторых, постепенное нарастание разнообразия в течение среднего кембрия. Такая же динамика наблюдается и для фаун брахиопод Китая (рис. 3, а).

Северокитайская плита в среднем кембрии располагалась, вероятно, на широте около 40° с.ш. Несмотря на присутствие тепловодных морских беспозвоночных в китайских фаунах, эту сравнительно бедную фауну традиционно не относят к тепловодным. По-видимому, следует говорить о неблагоприятных условиях той или иной природы в китайских бассейнах.

Динамика разнообразия казахстанских агностид имеет два минимума (рис. 3, б): в начале и конце майского века, в середине майского века их разнообразие несколько увеличилось. Разнообразие казахстанской брахиоподовой фауны увеличивается в начале-середине майского века и снижается в конце майского века, соответственно достигая максимума в середине майского века. Возрастание разнообразия в середине майского века нехарактерно ни для агностид, ни для брахиопод в других морских бассейнах и является специфической чертой развития фаун в казахстанском бассейне. Казахстанский бассейн в среднем кембрии располагался, согласно некоторым гипотезам, в экваториальном поясе и представлял собой шельфовую зону группы островов, удаленных как от Сибирской платформы, так и от Восточной Гондваны (Segnor et al., 1993). В начале-середине майского века казахстанские бассейны находились под влиянием последней фазы салаарского тектогенеза. Это событие, очевидно, повлекло перестройку очертаний и глубин шельфов, что и определило своеобразие развития относительно обособленных казахстанских фаун в майском веке.

Фауны и агностид, и брахиопод Западной Европы деградируют в середине майского века и не восстанавливают в дальнейшем своего разнообразия, как это случилось в других морских бассейнах в конце среднего кембрия (рис. 3, в). Западная Европа находилась в высоких широтах южного полушария. Очевидно, западноевропейские бассейны характеризовались относительно низкой температурой, неблагоприятной как для агностид, так и для брахиопод.

Фауны агностид и брахиопод востока Северной Америки весьма схожи по своей динамике (рис. 3, г). Они демонстрируют относительно низкое разнообразие родов в течение среднего кембрия, в начале майского века разнообразие несколько увеличивается, снижаясь снова в аюсокканском веке. Сходство это, в действительности, обусловлено тем, что из-за крайней бедности фаун этого палеобассейна в течение почти всего среднего кембрия и у агностид, и у брахиопод сгладились специфические для этих групп детали динамики

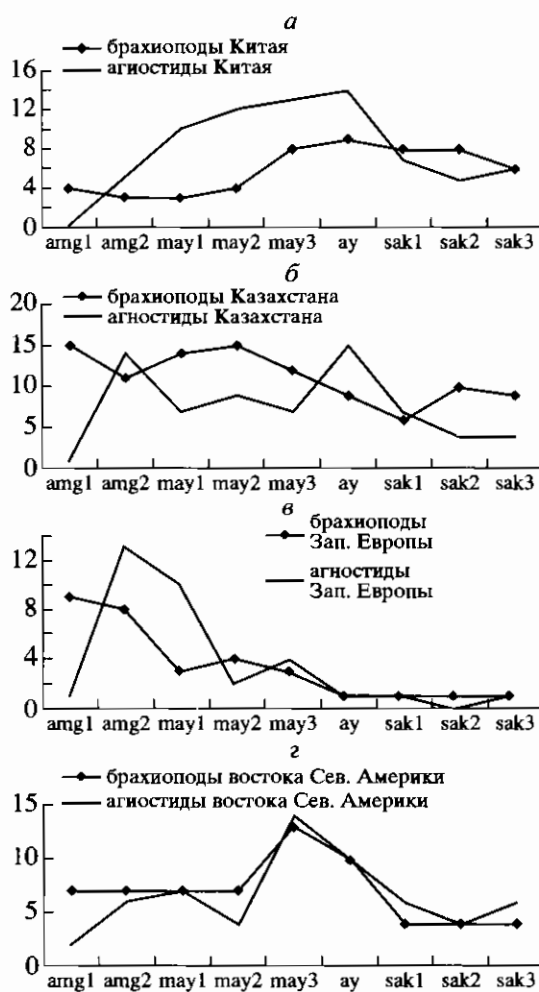


Рис. 3. Динамика разнообразия брахиопод и агностид в палеобассейнах: а) китайском; б) казахстанском; в) Западной Европы; г) востока Северной Америки.

разнообразия. Повторим, что для агностид – это быстрое увеличение разнообразия в амгинском-начале майского века, снижение числа родов в середине майского века; для брахиопод – падение разнообразия в конце амгинского и медленное нарастание его в майском веке. Указанный бассейн, согласно географическим реконструкциям, в среднем кембрии находился в тропическом поясе. Однако важно обратить внимание на то, что при относительно высоком общем разнообразии фосфатных брахиопод в амгинском – майском веках лишь один род карбонатных брахиопод существовал в конце амгинского-первой половине майского века в этом бассейне. Фосфатные брахиоподы более прихотливы, чем карбонатные, и требуют для своего процветания особых условий, в числе которых спокойная гидродинамическая обстановка и незначительная примесь неорганической взвеси в воде. Вероятно, в восточноамериканском бассейне существование агностид и брахиопод ограничивала не температура, а иные, достаточно жесткие, факторы.

Данные об агностидах АСО крайне отрывочны. К настоящему времени опубликовано лишь несколько работ, посвященных описаниям коллекций из этого района, материалы которых требуют дополнительного изучения и переосмысления. Известных сведений, по всей вероятности, недостаточно для проведения количественных исследований.

Таким образом, и для агностид, и для брахиопод справедливыми оказываются два утверждения. Во-первых, развитие тепловодных фаун подчинено общим эволюционным процессам в пределах таксона. Этим, возможно, объясняется и сходство динамики региональных фаун одного таксона в различных тепловодных палеобассейнах, и различие динамики регионального разнообразия в тропическом поясе у двух рассматриваемых групп. Во-вторых, развитие холодноводных фаун, а также фаун, развивавшихся в относительно неблагоприятных условиях, зависит в большей мере от абиотических событий в пределах рассматриваемых бассейнов. Этим обеспечивается относительное сходство динамики регионального разнообразия даже у столь несхожих по экологии групп, как брахиоподы и агностиды.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ БИОХОРИЙ У АГНОСТИД И БРАХИОПОД

Результаты кладиического анализа для конца амгинского, майского и аюсокканского веков показаны на рис. 4–7. Проследим изменение структуры биохорий у брахиопод и агностид, выделяющие общие черты.

Особенность индекса сходства Серенсена состоит в том, что фауны с резко различным разнообразием имеют низкие показатели сходства. Действительно, даже если общее число родов, стоящее в числителе, будет равно разнообразию бедной фауны, показатель сходства окажется низким в силу высокого значения знаменателя. Именно это обстоятельство обусловило четкое разделение на кладограммах фаун с резко различными показателями разнообразия.

У агностид (рис. 4; 5, а) для конца амгинского века выделяется большая группа относительно бедных фаун Южной Америки, Авалонии и Западной Европы, АСО и востока Северной Америки. Отдельное множество представляют разнообразные фауны, разделяясь в свою очередь на две равноподчиненные группы: во-первых, Восточная Европа, Казахстан, Сибирская платформа, во-вторых, Австралия и запад Северной Америки. Китайскую фауну, по-видимому, следует сближать с последней группой, так как она ближе географически, и кроме того, в майском веке китайская фауна оказалась более сходна с австралийской и американской. Большого разнообразия на Сибирской платформе и в Восточной Европе достигли семейства Ptychagnostidae, Peronopsidae,

Spinagnostidae, последние два семейства в амгинском веке Австралии и Северной Америке менее разнообразны (Наймарк, 2001).

В начале майского века картина остается в целом прежней. В отличие от амгинского века становятся более разнообразными фауны Западной Европы, Авалонии и востока Северной Америки. Первая и вторая фауны примыкают к Сибири. В этих бассейнах развиваются перонопсиды и спинагностиды. Восточноамериканская фауна сближается, вероятнее всего, с западноамериканской за счет эмиграции из западноамериканского бассейна с богатой фауной. Казахстан из-за снижения разнообразия оказывается в группе с бедными фаунами.

В середине майского века биогеографическая структура изменилась весьма существенно. Группа с малочисленными фаунами включает теперь Западную Европу, восток Северной Америки, АСО, Переднюю Азию. К группе Сибирской платформы с Казахстаном и Восточной Европой присоединилась фауна Австралии. Третья группа – фауна запада Северной Америки – объединяется с китайской и южноамериканской и фауной авалонских бассейнов. Сибирскую и австралийскую фауну сближает присутствие родов *Goniagnostus*, *Onymagnostus*, *Doryagnostus*, *Linguagnostus*, *Tomagnostella*, которые не найдены в это время в западноамериканских бассейнах. Также имеется ряд родов, сближающих фауны Австралии, Восточной Европы и Казахстана.

Фауны запада Северной Америки, Китая и Южной Америки оказались в одной группе из-за присутствия нескольких широко распространённых родов, характерных и для других регионов среднемайского времени: *Diplagnostus*, *Cotalagnostus*, *Huragnostus*, *Megagnostus sensu Robison* 1994. Специфических для этой группировки родов нет. В связи с этим объединение Китая, Южной Америки и запада Северной Америки следует считать искусственным.

В конце майского века к австралийско-сибирской группировке примыкает Китай. Сближаются фауны востока и запада Северной Америки. В группу фаун с низким разнообразием объединяются бассейны АСО и Восточной Гондваны. Западная Европа, Авалония, Передняя Азия, Южная Америка. Для аюсокканского века деление на группы остается прежним (рис. 4; 5, б).

Итак, полученные результаты свидетельствуют о том, что основная пространственная перестройка фаун агностид состояла в переходе австралийской фауны от западноамериканской к сибирской и казахстанской. В этом перераспределении участвуют фауны экваториальных бассейнов. Данная перестройка, судя по имеющимся данным, могла произойти в середине майского века. Именно тогда вымирали ранее широко распрост

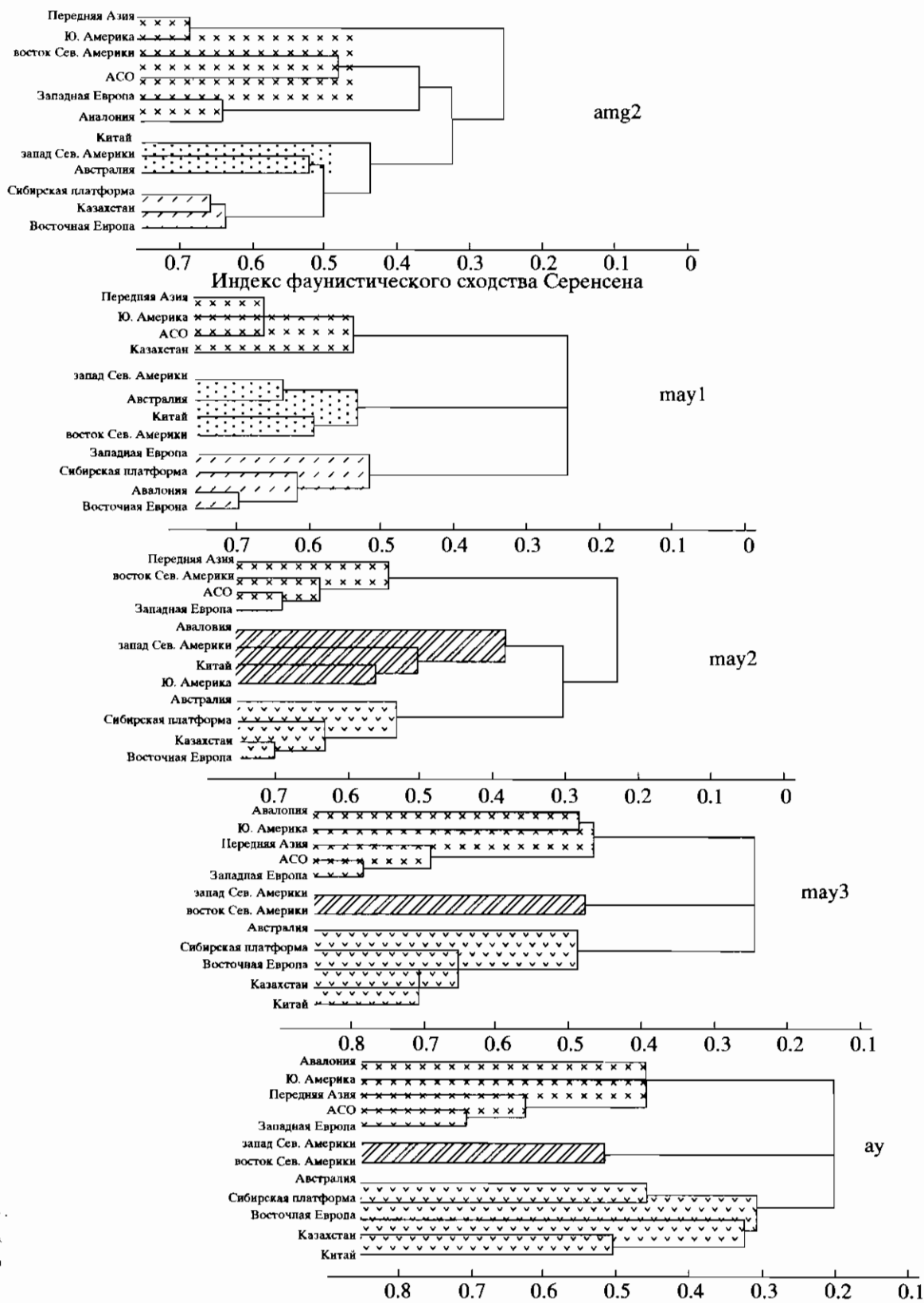


Рис. 4. Кладогаммы, построенные по матрицам сходства индекса Серенсена для фаун агностид в пяти последовательных интервалах. Методику анализа см. в разделе "Материал и методика". По оси абсцисс – индекс сходства Серенсена. Различные значки обозначены группы регионов, сохраняющие общность в последовательном ряду временных интервалов, в т.ч. крестиками обозначены бедные фауны.

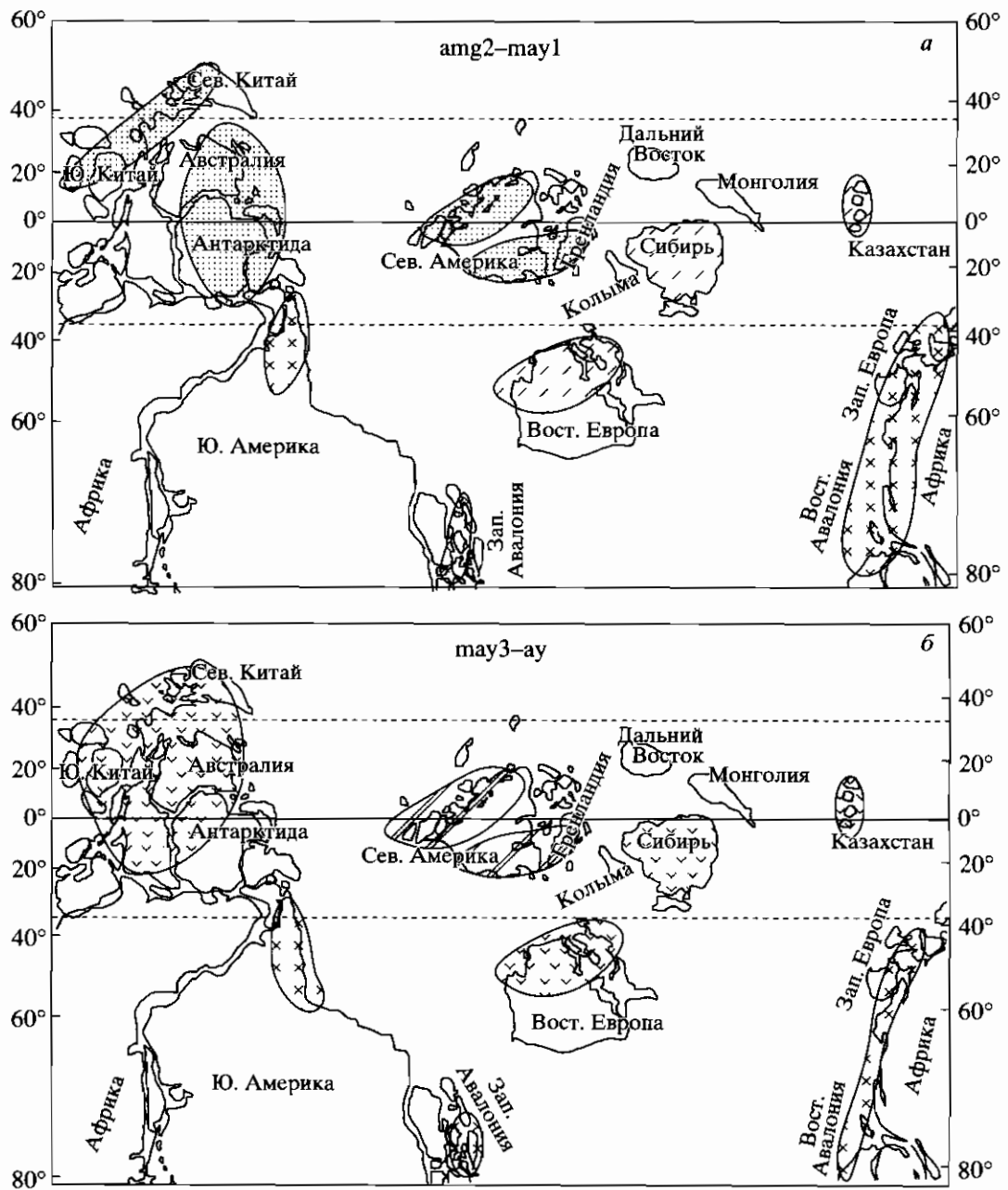


Рис. 5. Палеогеографическая карта среднего кембрия (по Brock et al., 2000), на которой различными значками показаны регионы со сходными фаунами агностид: а) для конца амгинского и начала майского века; б) для конца майского и аюсокканского века. Значки соответствуют таковым на кладограммах рис. 4.

раненные роды *Goniagnostus*, *Ptychagnostus*, *Onychagnostus*, а также начали расселяться характерные для верхнего кембрия роды семейства *Agnostidae*, зародившиеся в австралийском бассейне. Расселение новых родов шло, по-видимому, в юго-западном направлении, обеспечив сближение австралийской фауны с сибирской, казахстанской и восточноевропейской.

Рассмотрим полученные тем же методом группировки фаун брахиопод в конце амгинского, майском и аюсокканском веках (рис. 6; 7, а).

В конце амгинского века число родов (семь – 12) почти во всех брахиоподовых фаунах было более или менее сравнимым. Выделяются следующие две группы фаун. Во-первых, Западная и Восточная Европа, во-вторых, Австралия, Казахстан, Сибирская платформа, АСО, запад и восток Северной Америки. Китайская фауна рассматривается отдельно; она включает всего три рода, распространенных повсеместно.

Для начала майского века характерно обособление Центрально-азиатской провинции, которая

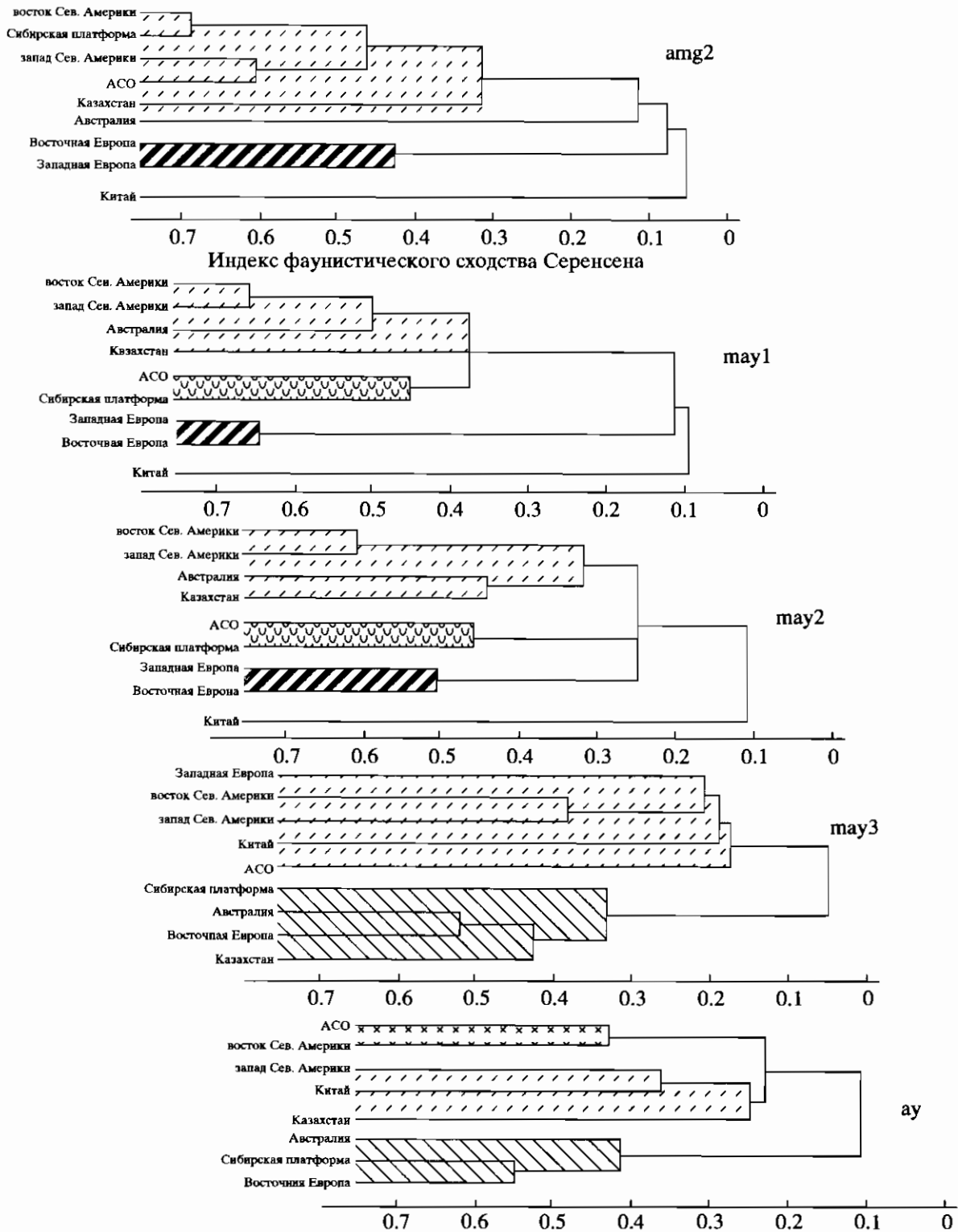


Рис. 6. Кладограммы, построенные по матрицам сходства индекса Серенсена для фаун брахиопод в пяти последовательных хронах. Разными значками обозначены группы регионов, сохраняющие общность в последовательном ряду временных интервалов, в т.ч. крестиками обозначены бедные фауны.

включала Сибирь и АСО (по Ушатинской, Малаховской, 2001). Определелись следующие кластеры: 1) Западная и Восточная Европа, 2) Сибирь и

АСО, 3) Австралия, Казахстан, восток и запад Северной Америки. При этом австралийская фауна оказалась ближе к американским фаунам.

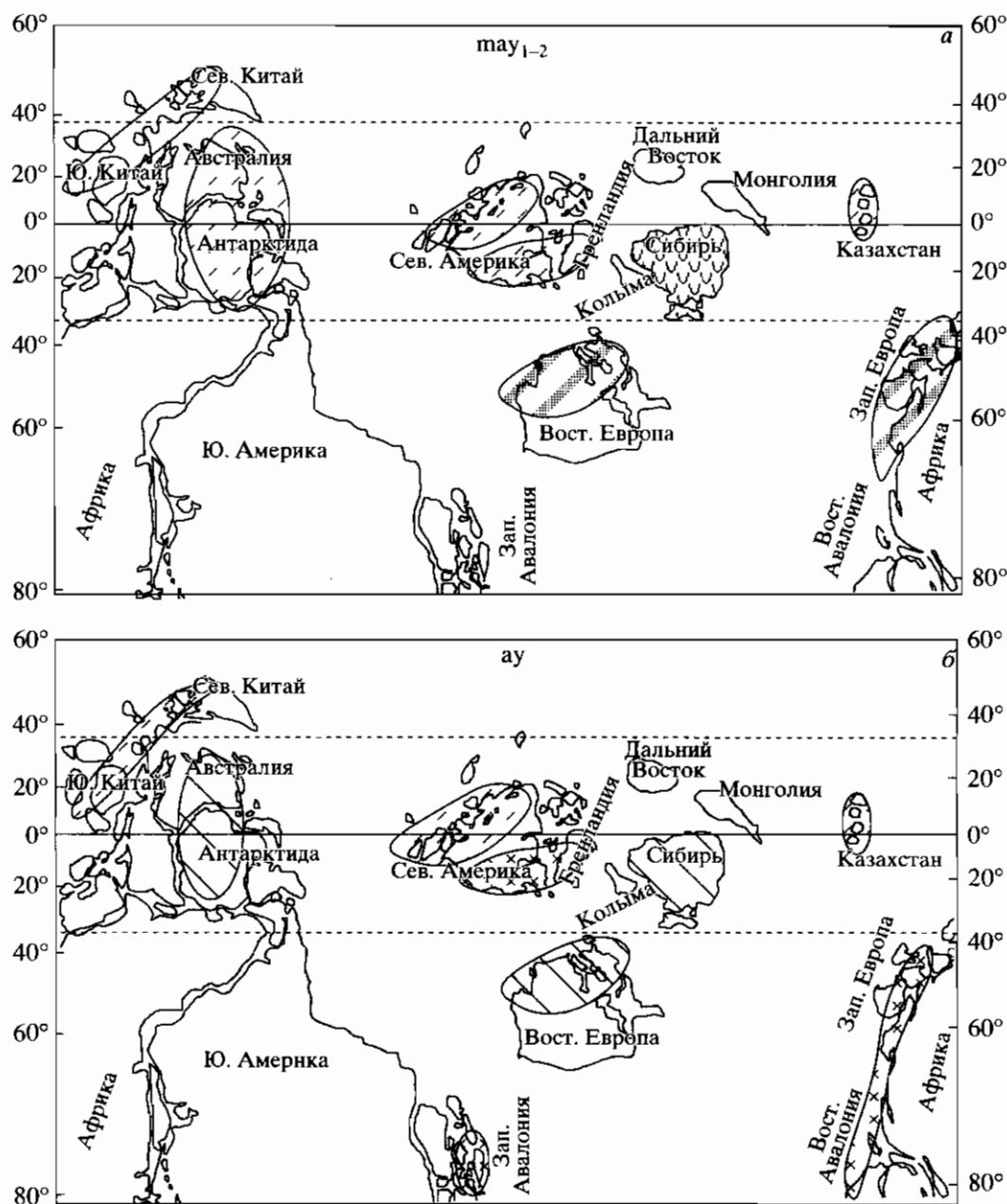


Рис. 7. Палеогеографическая карта среднего кембрия (по Brock et al., 2000), на которой различными значками показаны регионы со сходными фаунами брахиопод: а) для начала майского века, б) для конца аюсокканского века. Значки соответствуют таковым на кладограммах рис. 6.

Распределение фаун для середины майского века схоже с таковым для начала майского века.

Для конца майского века характерно существенное перераспределение системы кластеров. Выделяются сибирская, казахстанская, австралийская и восточноевропейская группы фаун; американские фауны вместе с фаунами Западной Европы и АСО; положение Китая в данной системе кластеров неустойчиво.

В аюсокканском веке по сходству фаун определяются такие ассоциации: восток Северной Америки и АСО – малочисленные фауны; Авст-

ралия, Сибирская платформа и Восточная Европа; Казахстан, Китай и запад Северной Америки (рис. 6; 7, б). От предыдущего века это распределение отличается выделением группы бедных фаун и сближением казахстанской фауны с западноамериканской.

Таким образом, изменение структуры фаунистических ассоциаций брахиопод направлено в сторону увеличения общности сибирской фауны с восточноевропейской и австралийской, с одной стороны, и на уменьшение связей австралийских брахиопод с западноамериканскими – с другой.

Таблица 1. Число эндемичных (включая неэндемиков и реликтэндемиков) родов брахиопод в среднем кембрии. Деление амгинского яруса на зоны: *Oryctocara* (amg₁), *Kounamkites* (amg₂), *T. gibbus* (amg₃), *T. fissus*–*A. atavus* (amg₄)

	amg1	amg2	amg3	amg4	may1	may2	may3	ay
запад Сев. Америки	1	1	1	0	0	0	2	7
восток Сев. Америки	0	0	0	1	2	2	5	3
Австралия	4	7	8	3	2	2	3	0
Сиб. платформа	1	1	1	1	2	2	3	3
Вост. Европа	2	2	3	2	1	1	1	2
Зап. Европа	1	2	2	1	1	1	1	0
Казахстан	6	7	5	5	7	7	3	2
Китай	0	0	0	0	2	3	4	2
Дальний Восток					0	0	1	1
АСО	1	3	2	1	0	0	2	0

Изучение пространственной структуры брахиоподовых фаун ранее показало гомогенность фаун в майском и аюсокканском веках (Ушатинская, Малаховская, 2001). Это впечатление обеспечено, вероятно, повсеместной встречаемостью наиболее массовых родов акротретид, а также представителей некоторых других более древних родов, их большим удельным весом в составе региональных фаун. При этом в течение майского века повсеместно возрастало разнообразие региональных фаун (рис. 2, 3), увеличивалось число эндемичных родов (табл. 1), а состав и число широкораспространенных родов в регионах оставались прежними.

Эти факты свидетельствуют о снижении гомогенности фаун к концу майского века и началу аюсокканского века (рис. 8). Количественные оценки показывают относительное повышение сходства фаун только в начале майского века, но не в конце майского–аюсокканском веках.

В предыдущем разделе было показано, что и для агностид и для брахиопод характерно увеличение разнообразия большинства региональных фаун в конце майского века. К этому времени относится максимум трансгрессивного цикла. Вероятно, характерные для майского века трансгрессивные процессы обеспечили увеличение разно-

образия во многих региональных фаунах столь различных по экологии групп.

В течение майского века помимо увеличения разнообразия в фаунах агностид и брахиопод происходил сходный процесс преобразования их пространственной структуры, а именно: разграничение фаун Австралии и запада Северной Америки и объединение фаун Австралии, Сибирской платформы и Казахстана. Для фаун агностид эта перестройка совершается сравнительно быстро, за один временной хрон, в середине майского века. Брахиоподам для той же перестройки потребовалось время с середины майского века до аюсокканского. Не останавливаясь на причинах разной скорости пространственной перестройки у двух групп (это может быть любопытным, но пока голословным рассуждением), подчеркнем, что данная перестройка обеспечена, по всей вероятности, только внешними причинами. Среди таких может быть реакция обеих групп на изменение направления палеотечений и/или возникновение изоляционных барьеров, препятствующих расселению животных между западной частью Северной Америки и Австралией. Мнение о том, что сближение австралийской фауны с тропическими “негондванскими” фаунами обеспечено потеплением в Австралии (Brook et al., 2000), не объясняет, на наш взгляд, разъединения австралийской и западноамериканской фаун. Примечательно, что данное биогеографическое событие для обеих групп общее, тогда как другие биогеографические события в пределах каждой региональной фауны экваториальных и тропических бассейнов у двух групп сильно отличаются. Это говорит о чрезвычайном разнообразии биогеографических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1) Динамика разнообразия фаун агностид тепловодных бассейнов оказалась единообразной. Ее черты следующие: высокое разнообразие в конце амгинского–начале и конце майского века, снижение разнообразия в середине майского века, низкое разнообразие в аюсокканском–аксайском веках. Эти особенности динамики разнообразия

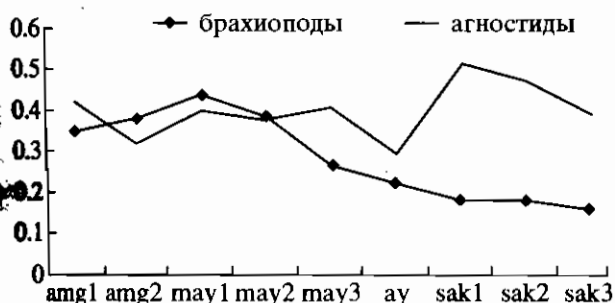


Рис. 8. Среднее сходство фаун брахиопод в течение амгинского – сакского веков. Вычислялся для каждого временного интервала как индекс Серенсена, усредненный для всех пар сосуществовавших фаун.

обеспечены эволюционным развитием агностид, в частности вымиранием родов, расселением родов из центров диверсификации, сменой доминирующих групп.

2) Динамика разнообразия фаун брахиопод тепловодных бассейнов также единообразна и отличается от таковой для агностид. Ее черты следующие: снижение разнообразия в конце амгинского–начале майского веков, увеличение разнообразия в течение майского–аюсокканского веков, стабильное среднее разнообразие в сакском–аксайском веках.

3) Обнаруживается относительное сходство разнообразия фаун брахиопод и агностид в палеобассейнах с неблагоприятными условиями. Вероятно, в этих палеобассейнах существование и разнообразие трилобитов и брахиопод жестко контролировалось изменениями конкретных для каждого бассейна внешних условий. Это означает, что анализ влияния внешних факторов на ту или иную группу животных целесообразнее проводить не на примере тепловодных фаун, иначе зависимости будут замаскированы эволюционными событиями.

4) Получены региональные кладограммы фаун агностид и брахиопод для пяти последовательных хронов среднего и верхнего кембрия. В целом схемы биогеографического районирования этих двух групп различны.

5) Общей чертой изменения биогеографической структуры брахиопод и агностид является, с одной стороны, сближение австралийской фауны с фаунами Сибирской платформы, казахстанского палеобассейна и Восточной Европы и, с другой стороны, расхождение фаун Австралии и запада Северной Америки. Указанное перераспределение было, вероятно, реакцией на глобальные географические перестройки и ограничение распространения форм от Австралии в восточном направлении. Реакция на эти перестройки у агностид оказалась быстрой и менее растянутой, чем у брахиопод. В общем случае из этого следует, что одно и то же внешнее событие может вызвать асинхронную биогеографическую реакцию у разных групп.

Автор искренне признателен сотрудникам лаборатории древнейших организмов ПИН РАН А.Ю. Розанову и Г.Т. Ушатинской за доброжела-

тельную помощь, содержательные обсуждения и замечания, сопровождавшие весь процесс данной работы, а также сотруднице лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН Т.А. Грунт за критический анализ при подготовке рукописи к публикации.

Работа поддержана РФФИ, грант № 00-05-64500а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Марков А.В., Наймарк Е.Б., Горюнова Р.В. Количественные закономерности эволюции наледозойских мшанок: результаты системного анализа // Палеонтол. журн. 1998. № 5. С. 56–66.
- Наймарк Е.Б. Смена таксономической структуры в центрах диверсификации // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 2001. Вып. 4. С. 78–86.
- Наймарк Е.Б., Марков А.В. Этапы эволюции агностид в кембрии // Палеонтол. журн. 2001. № 6. С. 50–60.
- Ушатинская Г.Т., Малаховская Я.Е. Возникновение и развитие биохорий брахиопод в кембрии // Стратиграф. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 6. С. 17–34.
- Янин Б.Т. Палеозоогеография верхнеюрских и меловых рудистов // Палеонтология, палеозоогеография и мобилизм. Магадан, 1981. С. 135–146.
- Brock G.A., Engelbretsen M.G., Jago J.B., et al. Paleobiogeographic affinities of Australian faunas // Mem. Assoc. Australas Paleontol. 2000. V. 23. 61 p.
- Muller K.J., Walossek D. Morphology, ontogeny and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden // Fossils and Strata. 1987. № 19. P. 1–124.
- Robison R.A. Mode of life of agnostid trilobites // 24th Int. Geol. Congress, Sect. 7. 1972. P. 33–40.
- Rosen B.R., Smith A.B. Tectonics from fossils? Analysis of reef coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method // Gondwana and Tethys. Geol. Soc. Spec. Publ. 1992. № 37. P. 275–306.
- Segnor M.C., Natal'in B.A., Burtman V.S. Evolution of the Altaid tectonic collage and paleozoic crustal growth in Eurasia // Nature. 1993. V. 364. P. 299–307.
- Smith A.B. Echinoid distribution in the Cenomanian: analytical study in biogeography // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1992. V. 92. P. 263–276.
- Whittington H.B., Chang W.T., Dean W.T., et al. Order Agnostida // Treatise on Invertebrate Paleontology. P. O. Arthropoda 1. Trilobita 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1997. P. 331–383.
- Ushatinskaya G.T. Brachiopod zoogeography through the Cambrian // Brachiopods. Proc. of the Third Int. Brachiopod Congress / Eds. Copper P., Jin J. Balkema, Rotterdam, 1996. P. 275–280.

Biogeographic Events in the Middle and Upper Cambrian, Using the Example of the Agnostida (Trilobita) and Brachiopoda

E. B. Naimark

The dynamics of faunal diversity of planktonic agnostid trilobites and benthic brachiopods in different paleobasins is compared. The diversity dynamics in these two groups was similar in paleobasins characterized by unfavorable natural conditions and under the effect of strong extrinsic factors. In warm basins, the diversity dynamics in the two groups had little in common and was controlled by their evolutionary development. Regional cladograms of agnostid and brachiopod faunas for each zone of the Middle Cambrian and the beginning of the Upper Cambrian are proposed. The biogeographic schemes for both agnostids and brachiopods are basically specific; however, the Australian fauna acquired certain similarity to Siberian and Kazakhstan faunas and simultaneously diverged from the fauna of western North America. These processes were caused by extrinsic events.