Событийный фактор в эволюции Тимано-Североуральских сообществ брахиопод позднего ордовика и раннего силура

Т. М. Безносова

Институт геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

beznosova@geo.komisc.ru

Проведенные исследования таксономических, морфологических, эколого-фациальных характеристик и стратиграфического распространения брахиопод в разрезах верхнего ордовика и нижнего силура на Северном Тимане, западном склоне Приполярного и Северного Урала позволили выявить событийные рубежи существенного преобразования морфо-экологической структуры их сообществ. Установленная смена сообществ пентамерид и специфика их развития в позднем ордовике и раннем силуре в значительной мере были обусловлены экологическими факторами и, в меньшей мере, эволюционными процессами. Кардинальные изменения условий обитания на рубеже лландовери и венлока способствовали формированию генетически не связанных или не близко родственных экологических сообществ брахиопод в Тимано-Североуральском морском бассейне. Вновь восстановленные биоценозы не содержали эволюционно связанных особей.

Ключевые слова: брахиоподы, экологические сообщества брахиопод, ордовик, лландовери, венлок.

The event factor in the evolution of the Timan-North Ural brachiopod communities of the Late Ordovician and Early Silurian

T. M. Beznosova

Institute of Geology FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar

Studies of taxonomic, morphological, ecological and facial characteristics and stratigraphic distribution of brachiopods in sections of the Upper Ordovician and Lower Silurian on Northern Timan, on the western slope of the Subpolar and Northern Urals allowed to identify event boundaries of a significant transformation of the morpho-ecological structure of their communities. The established change of pentamerids communities and the specificity of their development in the Late Ordovician and Early Silurian were largely determined by ecological factors and, to a less extent, by evolutionary processes. Radical changes in habitat conditions of the Ordovician and Silurian, Llandovery and Wenlock boundary contributed to the formation of genetically unrelated or not closely related ecological communities of brachiopods in the Timan-North Ural sea basin. The newly restored biocenoses did not contain evolutionarily related individuals.

Keywords: brachiopods, ecological communities of brachiopods, Ordovician, Silurian, Llandovery, Wenlock.

Введение

Исследования последовательной смены сообществ брахиопод в разрезах верхнего ордовика и нижнего силура на Северном Тимане, западном склоне Приполярного и Северного Урала продемонстрировали существенное преобразование их морфо-экологической структуры, обусловленное кардинальными изменениями условий обитания на рубеже ордовика и силура (хирнантское событие), в среднем лландовери (филипппельское время), в позднем лландовери и на рубеже лландовери — венлок.

В Тимано-Североуральском регионе пограничные отложения верхнего ордовика и нижнего силура представлены сходными в фациальном отношении карбонатными толщами, среди которых преобладают доломиты темно-серые, плитчатого сложения. Нередко единственными, а иногда и порообразующими ископаемыми остатками являются брахиоподы, которым принадлежит ведущая биоценотическая роль. Брахиоподы, характеризующие разновозрастные толщи, как правило, представлены монотипными ассоциациями пентамерид, которые обнаруживают боль-

шое морфологическое сходство (Безносова и др., 2011).

Пентамериды на рубеже ордовика и силура

В позднем ордовике в катийское (кыринское) время в Тимано-Североуральском бассейне впервые поселились брахиоподы отряда Pentamerida. Наибольшее распространение пентамериды получили в позднем ордовике и раннем лландовери, когда широкое межконтинентальное их расселение охватило почти все бассейны Северного полушария (Безносова, 2008, 2014). Североуральские пентамериды в ордовике представлены двумя родами — *Proconchidium* (семейство Tsherskidiidae) и *Holorhynchus* (семейство Virgianidae). Толстостенные ребристые раковины *Proconchidium* и гладкие *Holorhynchus* обладали утяжеленной загнутой макушкой и по этим морфологическим признакам они относятся к экологическому типу свободнолежащих, подтипу утяжеленных брахиопод. Переход пентамерид от экологического якорного типа к типу свободнолежащих раковин совершился за счет изменения пропорции створок раковин в позднем ордовике. Этот переход рассматривается как прогресс, определивший дальнейшее развитие отряда Pentamerida в силуре (Сапельников, Безносова, 1980; Сапельников, 1985).

Первый рубеж вымирания североуральских пентамерид в конце катийского времени позднего ордовика служит устойчивым биологическим маркером начала глобального биосферного кризиса на рубеже ордовика и силура (Безносова, Мянник, 2002; Beznoсова, Mannik, Martma, 2002, Безносова и др., 2011).

Пентамериды раннего силура характеризуются аналогичным фаціальным диапазоном распространения с позднеордовикскими, продолжением филетической ветви семейства *Virgianidae*, начавшем свое развитие в позднем ордовике и продолжавшим успешно развиваться в раннем силуре, сходным по морфологии строением раковин, принадлежностью к экологическому типу свободнолежащих, а также формированием двух морфологических типов раковин семейства Pentameridae — пентамерового и гарпидиевого (рисунок). Все представители отряда Pentamerida относятся батиметрически к БК 3 — бентосному комплексу 3 (Буко, 1979). Они обладали выраженной морфологической особенностью в строении раковин — крупных, толстостенных, ребристых и гладких с утяжеленной макушкой.

Позднеаэронское (филипппельское) время ознаменовалось началом рифообразования в силуре и сопровождалось крупной перестройкой экосистем. Западная зарифовая акватория бассейна представляла собой обширную отмель с шельфовыми лагунами, накоплением иловых осадков, широким развитием строматопорой-

дей и микробиальных сообществ (Жемчугова и др., 2001). В северо-восточной части Тимано-Североуральского бассейна формировались органогенные постройки, с которыми было связано существование брахиопод отряда Pentamerida в это время. Сообщества раннесилурийских рифолюбивых пентамерид представляли два рода — *Virgianella* и *Pseudoconchidium*, относящихся к семейству Virgianidae. Понижение уровня моря во второй половине филипппельского времени, обмеление обширных акваторий, разрушение рифовых построек в конце аэрона обусловили второй рубеж вымирания брахиопод пентамерид в Тимано-Североуральском бассейне. В толщах органогенных известняков филипппельского горизонта на западном склоне Приполярье и Северного Урала раковины *Virgianella vajgatshensis* Nikiforova и *Pseudoconchidium kozhimikum* Nikiforova слагают мощные прослои. Широкое географическое распространение этих западноуральских видов в лландоверийских толщах — на Тянь-Шане (Никифорова, Сапельников, 1973), в бассейне р. Колымы на севере Восточной Сибири (Николаев и др., 1975), в Южном Китае (Rong, Yang, 1981), на юге Западной Сибири (Кульков, 1991), свидетельствует о важнейшем их биогеографическом и корреляционном значении.

Итак, в позднем ордовике и раннем силуре произошли наиболее существенные преобразования в сообществах брахиопод и сформировались основные морфологические типы раковин, принадлежавших преимущественно к свободнолежащему экологическому типу — расположение на субстрате на брюшной створке. Эволюция сопровождалась преобразованиями внешней формы раковин, выбором оптимальных соотношений поверхности и объема раковины, развития синуса и возвышения, складчатости (McGhee, 1980).

Сообщества брахиопод лландовери и венлока

В конце лландовери, в теличское (маршрутинское) время на смену пентамеридам пришли сообщества брахиопод отрядов Strophomenida и Atrypida, получившие, как и пентамериды, широкое распространение в Тимано-Североуральском морском бассейне. Небольшие по размеру уплощенные тонкие раковины строфоменид и атрипид были оснащены ребрами, складками и шлейфами, что способствовало адаптации их к условиям существования и развития в тиховодных участках дна с мягким илистым субстратом. Батиметрически эти сообщества относятся к БК 2 (рисунок). Такая резкая смена таксономического и морфоэкологического состава раннесилурийских сообществ брахиопод отражает общую тенденцию обмеления Тимано-Североуральского бассейна в позднелландоверийское время.

ОСШ (Постановление... 2012)			Горизонты (Безносова и др., 2016)	Стратиграфическая последовательность сообществ брахиопод	Фациальная приуроченность	Экологический тип. Морфологическая адаптация раковин
Система, подсистема	Отдел	Ярус				
СИЛУРИЙСКАЯ	НИЖНЯЯ	ВЕНЛОКСКИЙ	Войвывский	<i>Spirinella</i> 12 <i>Atrypoida</i> 13 <i>Hyattidina</i> 14	Нижняя сублитораль Малоподвижные воды Уплотненные илы БК. 2, 3	Якорный. Раковины гладкие, с ребрами и складками
				Отложения отсутствуют		
		ТЕЛИЧСКИЙ	Маршрутин-ский	<i>Fardenia</i> 9 <i>Leptaena</i> 10 <i>Atrypa</i> 11	Верхняя сублитораль Тиховодные участки дна, мягкий илистый субстрат БК. 2	Уп্লоненные свободнолежащие. Ребристые, уп্লоненные тонкие раковины. Подтип - понтонные
		ЛЛАНДОВЕРИЙСКИЙ	Филиппельский	Строматолиты Строматопоронидеи <i>Virgianaella</i> 7 <i>Pseudocoelidium</i> 8	Зарифовая лагуна Рифолюбивые сообщества брахиопод. Подвижные воды, открытый шельф. Твердый грунт БК. 3	Свободнолежащие. Гладкие и ребристые раковины
		АЭРОНСКИЙ	Лапашор-ский	<i>Virgiana</i> 3 <i>Pentamerus</i> 4 <i>Borealis</i> (?) 5 <i>Harpidium</i> 6	Нижняя сублитораль. Сообщества пентамерид ровного дна и подвижных вод БК. 3	Свободнолежащие. Крупные гладкие и ребристые раковины
		РУДАНСКИЙ	Яренейский			
ОРДОВИКСКАЯ	ВЕРХНИЙ	ХИРНАНТСКИЙ	Кырьинский	Доломиты светло-серые, монолитные		
				<i>Proconchidium</i> 1 <i>Holorhynchus</i> 2	Нижняя сублитораль. Сообщества пентамерид ровного дна и подвижных вод БК. 3	Свободнолежащие. Крупные гладкие и ребристые раковины

Стратиграфическая последовательность и морфо-экологическая адаптация основных сообществ брахиопод в позднем ордовике и раннем силуре

Stratigraphic sequence and morpho-ecological adaptation of the main brachiopod communities in the Late Ordovician and Early Silurian

Перестройка морских экосистем, обусловленная существенными изменениями среды обитания, способствовала сокращению биоразнообразия и затем исчезновению большинства представителей маршрутинских бентосных организмов в конце лландовери.

Рубеж лландовери и венлока отмечен перерывом в осадконакоплении и сопоставлен с глобальным событием Иревикен (Ireviken Event) (Безносова, Мянник, 2005). По масштабам этот

перерыв предположительно соответствует шейнвудию (Безносова, 2019).

Повышение уровня моря в венлоке способствовало появлению новых экологических ниш. По мере углубления морского бассейна его осваивали сообщества брахиопод второго бентосного комплекса (БК 2) *Atrypoida* (отряд Atrypida) и *Hyattidina* (отряд Athyridida), а затем - сообщество *Spirinella* (отряд Spiriferida), батиметрически относящиеся к БК 3. Основные морфотипы раковин брахиопод этих со-

обществ относятся к якорному экологическому типу (прикрепление к субстрату с помощью ножки).

Сообщество *Atrypoidae* представлено скоплениями большого количества раковин в захоронениях, разных размеров и различных возрастных стадий. Особенности морфо- и филогенеза этих гладких атрипоидей нередко вызывает затруднения при определении их видовой принадлежности, а характер изменчивости видов не всегда укладывается в рамки морфотипов (Jones, 1977).

Для брахиопод отряда *Spiriferida*, как показали полевые наблюдения, характерны невысокая плотность популяций в захоронениях, а также незначительная возрастная морфологическая изменчивость. Например, изменения в строении раковин брахиопод рода *Spirinella* выражены преимущественно количеством складок на боковых сторонах сворок. Интервал распространения *Spirinella nordensis* в разрезе силура рассматриваемого региона ограничен войвывским горизонтом венлока и является его зональным видом (Безносова, 2008, 2019).

Систематика отряда *Athyridida*, к которому принадлежит род *Hyattidina*, основана на морфологических изменениях и совершенствовании элементов внутреннего строения раковин, отражающих эволюцию этого отряда (Модзалевская, 1985). Последовательная смена родов и видов атиридид, прослеженная от венлока силура до раннего девона, в естественных разрезах и многочисленных разрезах скважин Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции, служит основой биостратиграфических и корреляционных построений (Безносова, 2008).

Выводы

Событийные рубежи существенного преобразования морфо-экологической структуры бентосных сообществ, установленные в разрезах верхнего ордовика и нижнего силура, свидетельствуют о тесной связи биотических событий с изменениями природных морских экосистем в Тимано-Североуральском бассейне. Выявленные событийные рубежи имеют приоритетное значение для стратиграфической корреляции.

В позднем ордовике и раннем силуре произошли существенные морфологические преобразования брахиопод отряда *Pentamerida*. Эволюционные изменения прослежены в филетической ветви брахиопод семейства *Virgianidae*, начало развития которого отмечено в позднем ордовике и продолжалось в раннем силуре.

В целом, для Тимано-Североуральских пентамерид характерно широкое географическое распространение, небольшое таксономическое разнообразие и низкая скорость биологической эволюции. Установленная смена пентамеровых сообществ, специфика их развития в позднем ордовике и раннем силуре в значительной мере были

обусловлены экологическими факторами и, в меньшей мере, эволюционными процессами.

Кардинальные изменения условий обитания на рубеже лландовери — венлок способствовали формированию разных экологических сообществ брахиопод. Вновь восстановленные в венлоке биоценозы не содержали эволюционно унаследованных от лландоверийских особей. Как известно, эволюционно-генетическую сущность фаунистических сообществ формирует устойчивый режим эколого-фациальных обстановок.

Литература

1. Безносова Т. М., Мянник П. Граница ордовикской и силурийской систем // Вестник Института геологии КНЦ УрО РАН, 2002. С. 3–6.
2. Безносова Т. М., Мянник П. Граница лландовери и венлока на севере палеоконтинента Балтика // ДАН, 2005. Т. 401, № 5. С. 1–4.
3. Безносова Т. М. Сообщества брахиопод и биостратиграфия верхнего ордовика, силура и нижнего девона северо-восточной окраины палеоконтинента Балтия. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 215 с.
4. Безносова Т. М. Рубежи преобразования Тимано-Североуральской морской биоты в раннем палеозое и границы региональных стратонев // Материалы LVI сессии Палеонтологического общества при РАН (5–9 апреля 2010 г.), СПб., 2010. С. 30–32.
5. Безносова Т. М., Майдль Т. В., Мянник П., Мартма Т. Граница ордовика и силура на западном Урале // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 4. С. 21–30.
6. Безносова Т. М. История развития пентамерид (*BRACHIOPODA*) в Тимане Североуральском бассейне // Палеонтологический журнал. 2014, № 1. С. 11–16.
7. Безносова Т. М., Лукин В. Ю., Мянник П. О возрасте горизонтов нижнего силура (Тимано-Североуральский регион) // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2016, № 11. С. 10–14.
8. Безносова Т. М. Морфологическая адаптация Североуральских брахиопод к изменениям среды обитания в позднем ордовике — раннем силуре // Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН (1–5 апреля 2019 г.), СПб, 2019. С. 16–17.
9. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 318 с.
10. Жемчугова В. А., Мельников С. В., Данилов В. Н. Нижний палеозой Печорского нефтегазоносного бассейна (строение, условия образования, нефтегазоносность). М.: Изд-во Академии горных наук, 2001. 110 с.
11. Кульков Н. П. Лландоверийская брахиопода *Virgianella* Nikiforova et Sapelnikov, 1972 на юго-востоке Западно-Сибирской плиты // Геол. и геофиз. 1991. № 11. С. 107–110.
12. Модзалевская Т. Л. Брахиоподы силура и раннего девона европейской части СССР. Отряд *Athyridida*. М.: Наука, 1985.
13. Никифорова О. И., Сапельников В. П. Новые раннесилурийские *Virgianidae* (*Brachiopoda*) // Палеонтологический журнал. 1973, № 2. С. 47–56.

14. Николаев А. А., Орадовская М. М., Преображенский Б. И. Полевой атлас силурийской фауны Северо-Востока СССР, Магадан: ДНЦ АН СССР, 1975. 283 с.
15. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2012. Вып. 41. 48 с.
16. Сапельников В. П. Морфологическая и таксономическая эволюция брахиопод (отряд пентамерид). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 231 с.
17. Сапельников В. П., Безносова Т. М. Некоторые руководящие формы ашгиллских и силурийских пентамерид Печорского Урала // Новые материалы по пентамеридам Урала. Свердловск, 1980. 47 с.
18. Beznosova T. M., Mannik P., Martma T. Ordovician – Silurian boundary in the Subolar Urals, Russia // Satkunas J., Lazauskiene J. (eds). Baltic Stratigraphy—modern methods and problems: Extending Abstracts. Vilnius, 2002. P. 21–24 (The Fifth Baltic Stratigraphic Conference Viinius, September 22–27).
19. Jones B. Variation in the Upper Silurian brachiopods *Atrypa phoca* (Salter) from Somerset and Prince of Wales Islands, Arctic Canada // J. Paleontol., 1977. Vol. 51, No. 3. P. 459–479.
20. McGhee G. R. Jr. Shell form biconvex articulate Brachiopods: a geometric analysis // Paleontol. 1980. Vol. 6. No. 1. P. 57–76.
21. Rong J.-Y., Yang X. C. Middle and late Early Silurian Brachiopod faunas in southwest China // Mem. of Nanjing Inst. of Geology and Palaeontology. Acad. Sinica, 1981. Vol. 13. P. 163–278.