

УДК 564.5

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2 – 4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Бородинского РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2015. 138с. (53 илл., 16 фототаблиц).

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза и экогенеза; систематики и номенклатуры; биостратиграфии, биогеографии и тафономии; морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В специальном разделе кратко освещен научный вклад выдающихся русских исследователей цефалопод К.Н. Несиса, А.А. Кейзерлинга, А.О. Михальского и американского палеонтолога Дж. П. Смита.

Сборник предназначен для научных сотрудников, преподавателей ВУЗов, аспирантов, студентов старших курсов, специализирующихся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

Сборник издан при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH: MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION, ECOLOGY AND BIOSTRATYGRAPHY

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Proceeding of conference (Moscow, 2 – 4 April, 2012); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds. T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V.Mitta.

© Коллектив авторов, 2015

© ПИН РАН, 2015

© обложка М.С. Бойко, М.П. Шерстюков

«LILLIPUT EFFECT» И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗДНЕЮРСКИХ БОРЕАЛЬНЫХ АММОНИТОВ

М.А. Рогов

Геологический институт РАН, Москва, russianjurassic@gmail.com

Lilliput effect — термин, предложенный А. Урбанеком (Urbanek, 1993) для сравнительно часто наблюдающегося в пост-кризисные временные интервалы сочетания очень низкого таксономического разнообразия, высокого обилия (массовой встречаемости) и уменьшения размеров организмов (карликовости). Первоначально Lilliput effect был продемонстрирован на примере граптолитов (Urbanek, 1993), но в дальнейшем широкое распространение данного явления было выявлено при изучении большинства крупных вымираний для самых разных таксономических групп (Twitchett, 2006). Следует отметить, что при этом речь может идти как об уменьшении размеров организмов, переживших вымирание, так и о появлении новых «карликовых» форм.

В эволюции аммоноидей неоднократно отмечались эпизоды «миниатюризации», с которыми часто связано появление новых таксонов надвидового ранга (Guex, 2001, 2006; Landman et al., 1991). Бореальные аммониты в этом отношении сравнительно мало изучены, но и здесь подобные примеры известны — например, периодическое уменьшение размеров, маркирующее появление новых родов, весьма характерно для эволюции оксфорд-кимериджских кардиоцератид (Вержбовский, Рогов, 2013).

Проявления Lilliput effect у аммонитов пока изучены в недостаточной степени, в последние годы его присутствие отмечалось преимущественно у раннеюрских (Morten, Twitchett, 2009) и поздне меловых таксонов (Harries, 2008; Jagt-Yazykova, 2011), и лишь однажды — у позднеюрских (средневожских) аммонитов (Rogov, 2014). В данной работе я постараюсь обобщить имеющиеся к настоящему времени данные о проявлении Lilliput effect у бореальных позднеюрских аммонитов.

В пределах всей Панбореальной надобласти четко фиксируется миниатюризация поздних *Cardioceras* в фазу *Tenuiserratum* среднего оксфорда (Рогов, Вержбовский, 2013), где количественно резко преобладают находки микроконхов, но при этом резкого возрастания численности мелко размерных аммонитов не наблюдается, и, по крайней мере, в некоторых районах регулярно встречаются макроконхи.

Следующим хорошо выраженным событием, проявившимся также у кардиоцератид, стало появление в начале кимериджа (фаза *Bauhini*) мелко раковинных *Plasmatites* на фоне резкого уменьшения количества сравнительно крупных представителей семейства

(последних *Amoeboceras* (*Prionodoceras*?)). При этом, во всяком случае, в некоторых частях своего ареала, *Plasmatites* встречались в значительных количествах, и число находок кардиоцератид в одних и тех же разрезах в зоне *Bauhini* местами заметно больше, чем в ниже- и выше лежащих отложениях. Как и для более древних кардиоцератид, для начала кимериджа отмечаются более крупные размеры раковин в высоких широтах по сравнению с низкими (Вержбовский, Рогов, 2013).

Незадолго до вымирания кардиоцератид в конце фазы *Eudoxus* и начале фазы *Autissiodorensis* последние представляли данного семейства (род *Nannocardioceras*) характеризовались очень мелкими размерами (чаще всего диаметр взрослых раковин не превышал 1.5 см, а у *Nannocardioceras anglicum* (Salfeld) — 0.5 см). Эти аммониты образовывали массовые скопления, отмечающиеся по всему ареалу рода — от Англии, где они образуют маркирующие “*Nannocardioceras Bands*”, Центральной Польши и Среднего Поволжья до севера Средней Сибири (р. Боярка). При этом ранние *N. anglicum* в основном приурочены к прослоям битуминозных сланцев и сланцеватых глин с высоким содержанием Сорг., а последние представители рода *N. volgae* (Pavlov) встречаются, как правило, в глинах и алевролитах (рис. 1, А). Следует отметить, что для биогоризонта *volgae* Среднего Поволжья сравнительно небольшие размеры раковины характерны и для представителей других семейств аммонитов, а находки макроконхов виргатитид и аулакостефанид здесь существенно более редки, чем в ниже- и выше лежащих отложениях (Rogov, 2010). В биогоризонтах *anglicum* и *volgae* аммониты рода *Nannocardioceras* резко преобладают по числу находок по сравнению с другими таксонами, и таксономическое разнообразие здесь в целом несколько ниже, чем в соседних биогоризонтах. Следует отметить, что интервале между данными биогоризонтами в большинстве суббореальных разрезов исчезают аспидоцератиды, а в эволюции аулакостефанид отмечается появление нового морфотипа у макроконхов (*Aulacostephanus autissiodorensis* (Cotteau)). Эти эпизоды массового распространения *Nannocardioceras* отвечают признакам Lilliput effect, хотя не исключено, что они имеют различную природу. Более древний эпизод распространения *N. anglicum* (Salf.), приуроченных к отложениям с высокими значениями C_{org} , может быть связан со стрессовыми условиями среды, вызванными пониженным содержанием кислорода в толще воды, тогда как эпизод, с которым связаны многочисленные находки *N. volgae*, отвеча-

Ярус	Подъярус	Зона	
Волжский	Верхний	Nodiger	
		Catenulatum	
		Fulgens	
	Средний	Nikitini	★6
		Virgatus	
		Panderi	
	Нижний	Puschi	
		Pseudoscythica	
		Sokolovi	
		Klimovi	★5
Кимериджский	Верхний	Autissiodorensis	★4
		Eudoxus	★3
		Mutabilis	
	Нижний	Cymodoce	
		Baylei	★2
Оксфордский	Верхний	Rosenkrantzi	
		Regulare	
		Serratum	
		Alternoides	
	Средн.	Tenuiserratum	★1
		Densiplicatum	

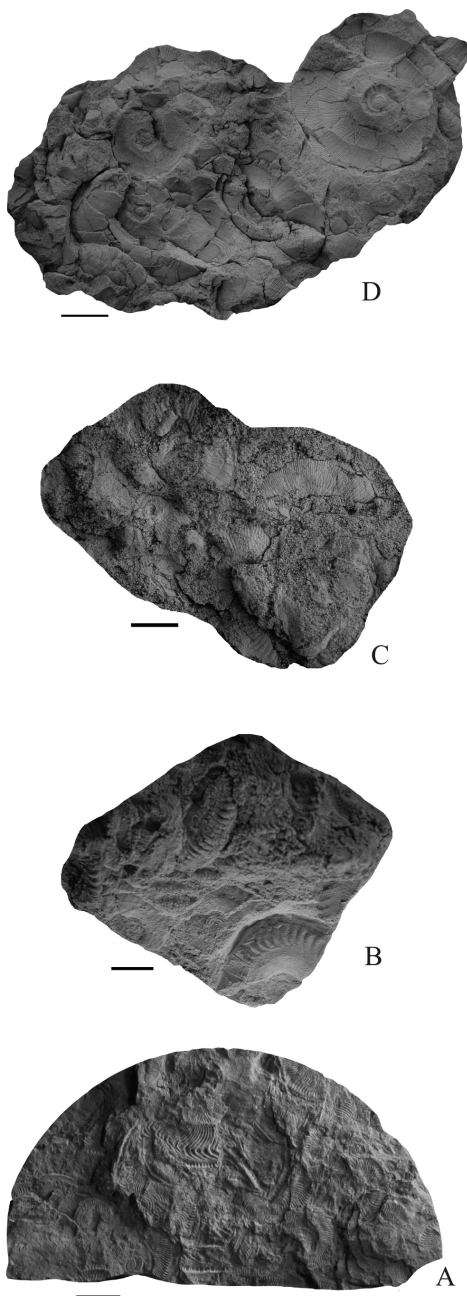


Рис. 1. Стратиграфические уровни верхней юры, на которых фиксируются массовые находки мелкоразмерных раковин аммонитов (слева, отмечены звёздочками и обозначены цифрами 1-6), и типичные скопления таких аммонитов (справа): А – *Nannocardioceras volgae* (Pavlov), Центральная Польша, скв. Z-10-52 Nowostawy, гл. 122,2 м (MUZ PIG 929.II.125), верхний кимеридж, зона Autissiodorensis, биогоризонт *volgae*; В – *Paralingulaticeras (Rogovicer) elimovi* (Rogov), Нижегородская обл. (?), у д. Степной Тургай, сборы А.Н. Розанова, 1926, ГГМ РАН, обр. № 304, нижневолжский подъярус, зона Klimovi, биогоризонт *elimovi*; С-D – *Kachpurites* sp. nov., средневолжский подъярус, зона и подзона Nikitini (С – ГИН МК4097, Карамышевская наб., сл. 3; D – ГИН Г5в-10, Городищи, сл. 5в).

ет пост-кризисному интервалу перестройки сообществ аммонитов в начале фазы Autissiodorensis.

В начале волжского века (фаза Klimovi, гемера *elimovi*) отмечается кратковременный интервал массового распространения миниатюрных *Paralingulaticeras*

(*Rogovicer) elimovi* (Rogov), отличающихся от типичных тетических *P. (Paralingulaticeras)* примерно вдвое меньшими размерами и отсутствием вентролатеральных бугорков. При этом во всех местонахождениях находки этих аммонитов преобладают (составляя 60% и

более от всех находок аммонитов, см. Rogov, 2010; рис. 1, В). Однако, появление данного таксона-иммигранта не связано с какими-то заметными изменениями таксономического состава комплексов аммонитов или их разнообразия. Принимая во внимание сравнительно небольшие размеры других аммонитов тетического происхождения, населявших ранневолжское Среднерусское море (*Neochetoceras*, *Schaireria*) можно предположить, что размер этих форм связан в первую очередь с их реакцией не нетипичные условия среды (так же, как и карликовость кардиоцератид позднего оксфорда-раннего кимериджа Центральной Польши, см. Matyja, Wierzbowski, 2000), а высокая плотность популяции может быть объяснена отсутствием здесь эудемичных аммонитов, обладавших близкой морфологией раковины.

Наиболее показательный пример массовых находок карликовых аммонитов, по всем критериям отвечающий Lilliput effect, отмечается в терминальной части средневолжского подъяруса. В этом временном интервале по всей Панбореальной надобласти фиксируется резкая перестройка аммонитовых сообществ, выраженная в резком уменьшении размеров раковины, редукции скульптуры, изменении особенностей строения лопастной линии и сокращении таксономического разнообразия (Rogov, 2013). В Среднерусском море в этой время появляются древнейшие представители рода *Kachpurites*, среди которых резко преобладали микроконхи диаметром 2–3 см (рис. 1, А–В). Во всех разрезах, где встречаются эти аммониты (Сюндюково, Кашпир, Городищи, Карамышевская наб., Кунцево, Глебово) вне зависимости от фаций они образуют ракушняки, встречаясь в огромном количестве; только, возможно, самые древние находки этого вида (встречающиеся в разрезах Городищи и Кашпир ниже массовых скоплений) не образуют скоплений. Эти кашпуритесы также характеризуются эволютным навиванием раковины, простой скульптурой и лопастной линией — признаками, которые часто сопутствуют резким эволюционным перестройкам у аммонитов (Guex, 2001, 2006).

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 15-05-06183.

Список литературы

- Вержбовский А., Рогов М.А. Биостратиграфия и аммониты среднего оксфорда — нижней части кимериджа севера Средней Сибири // Геология и геофизика. 2013. Т. 54. № 9. С. 1381–1403.
- Harries P.J. How Small did things get? The ‘Lilliput Effect’ in Ammonites across the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) Mass Extinction // Joint Meet. Geol. Soc. America, Soil Sci. Soc. America, American Soc. Agronomy, Crop Sci. Soc. America, Gulf Coast Assoc. Geol. Soc. with Gulf Coast Sect. SEPM. 2008. Pap. No. 318-5. 1 p.
- Guex J. Environmental stress and atavism in ammonoid evolution // Eclogae Geol. Helv. 2001. V. 94. P. 321–328.
- Guex J. Reinitialization of evolutionary clocks during sublethal environmental stress in some invertebrates // Earth & Planetary Sci. Lett. 2006. V. 242. P. 240–253.
- Jagt-Yazykova E.A. Palaeobiogeographical and palaeobiological aspects of mid- and Late Cretaceous ammonite evolution and bioevents in the Russian Pacific // Scr. Geol. 2011. V. 143. P. 15–121.
- Landman N.H., Dommergues J.L., Marchand D. The complex nature of progenetic species - examples from Mesozoic ammonites // Lethaia. 1991. V. 24. P. 409–421.
- Matyja B.A., Wierzbowski A. (2000) Biological response of ammonites to changing environmental conditions: an example of Boreal Amoeboeceras invasions into Submediterranean Province during Late Oxfordian // Acta geol. Pol. V. 50. P. 45–54.
- Morten S.D., Twitchett R.J. Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian–Toarcian extinction event // Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 2009. V. 284. P. 29–38.
- Rogov M.A. A precise ammonite biostratigraphy through the Kimmeridgian-Volgian boundary beds in the Gorodischi section (Middle Volga area, Russia), and the base of the Volgian Stage in its type area // Volum. Jurassica. 2010. V.VIII. P. 103–130.
- Rogov M.A. The end-Jurassic extinction // Extinction. Grzimek’s Animal Life Encyclopedia. Detroit: Gale/Cengage Learning. 2013. P. 487–495.
- Rogov M.A. Quantitative and qualitative aspects of changes in shell size through the evolution of Volgian ammonites in the Russian Sea: Cope’s rule, Lilliput effect, dimorphism, and polymorphism // Beringeria. 2014. Spec. iss. 8. P. 171–173.
- Urbanek A. Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model // Historic. Biol. 1993. V. 7. № 1. P. 29–50.

THE “LILLIPUT EFFECT” AND THE EVOLUTION OF LATE JURASSIC BOREAL AMMONITES

M.A. Rogov

Examples of the “Lilliput effect” in Late Jurassic Boreal ammonite faunas are discussed. Six well-recognized intervals, characterized by mass occurrences of dwarf ammonites, can be traced in the Boreal succession, but the nature of these events and their geographical distribution are inconstant. Some events exactly match a typical Lilliput effect (especially the latest Mid Volgian mass occurrence of *Kachpurites*), i.e. could be considered as post-extinction and reflecting community reorganization, while others (mass occurrence of *Paralingulaticeras*) may instead show the reaction of a single-species population to environmental stress.