

УДК: 574.9:551.762.33(215-17)

ШИРОТНЫЙ ГРАДИЕНТ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АММОНИТОВ В СЕВЕРНОМ ПОЛУШАРИИ В КИМЕРИДЖСКОМ И ВОЛЖСКОМ ВЕКАХ

© 2012 г. М. А. Рогов

Геологический институт РАН

e-mail: russianjurassic@gmail.com

Поступила в редакцию 04.05.2011 г.

Принята к печати 11.05.2011 г.

Показаны особенности изменения широтного градиента таксономического разнообразия (ШГТР) аммонитов в Северном полушарии в кимериджском и волжском веках на родовом уровне. Рассмотрена методика выявления ШГТР и факторы, влияющие на данный показатель. Установлено, что на характер ШГТР в рассматриваемый период значительное влияние оказывала палеогеография, и в первую очередь особенности изменения ТР в Арктике контролировалось Среднерусским морем-проливом, соединявшимся с Неотетис и, в меньшей степени, связями с Палеопацификой. Среднерусское море также являлось основным источником таксонов-иммигрантов в Арктике. Наиболее высокоширотные фауны были подвержены влиянию Палеопацифики, и за счет присутствия океанических филло- и литоцератид разнообразие там в среднем было выше, чем в ряде регионов, располагавшихся в средних широтах. Постепенное снижение разнообразия с конца кимериджа до конца волжского века в суббореальных бассейнах связано с прекращением их связи с Неотетис.

Введение

Широтный градиент таксономического разнообразия (ШГТР) является одной из наиболее известных экологических закономерностей, хорошо изученной как на современном, так и, в меньшей степени, на ископаемом материале, и отмечается в настоящее время для всего фанерозоя (Наймарк, Марков, 2010). ШГТР выражается в том, что у таксонов разного ранга, принадлежащих и к растениям и к животным, разнообразие уменьшается в направлении от тропиков к полюсам. Для объяснения данного феномена было предложено около 30 разнообразных гипотез (см. Stevens, 1989; Brayard et al., 2005; Escarguel et al., 2008), однако, по всей видимости, большинство предложенных объяснений, таких как разница в продуктивности, температуре, уровне конкуренции, гетерогенность окружающей среды и ее стабильность, наличие барьеров, разная скорость появления и вымирания таксонов вблизи экватора и полюсов и т.д. влияют, в первую очередь, на форму кривой ШГТР, но не на существование самого эффекта. В последние годы одной из наиболее обсуждаемых гипотез, объясняющих существование ШГТР, стала гипотеза эффекта срединной области (mid-domain effect). Согласно этой гипотезе, ШГТР имеет геометрическую природу, поскольку случайное распределение ареалов таксонов внутри ограниченного пространства не приводит к образованию однородного пространственного распространения, но всегда образует пик (или плато) вблизи центра данной огра-

ниченной области (Colwell et al., 2004; Brayard et al., 2005). Результаты моделирования, учитывающие как эффект срединной области, так и вариации поверхностной температуры воды в океане, показали, что, в отличие от распространенных взглядов на монотонное увеличение таксономического разнообразия от полюсов к экватору, вместо одного пика у экватора фиксируются два пика вблизи него, разделенные областью пониженного разнообразия на самом экваторе (Brayard et al., 2005; Escarguel et al., 2008). При этом основным параметром, которым контролируется форма кривой ШГТР и положение пиков для океанов, является широтный градиент температуры поверхностных вод (см. Roy et al., 1998; и др.). И действительно, результаты изучения ШГТР у большинства групп современных морских беспозвоночных (в том числе у головоногих моллюсков) показывают два пика разнообразия вблизи экватора (Macpherson, 2002; Rosa et al., 2008). При этом значительное влияние на форму кривой оказывают разнообразные локальные факторы. Так, характер ШГТР на видовом уровне у современных головоногих моллюсков вдоль западного и восточного побережий Атлантики различается весьма сильно, с максимумами, сдвинутыми почти на 20° (Rosa et al., 2008). При этом в Западной Атлантике основной вклад в видовое разнообразие обеспечивается за счет осьминогов (60% видов), тогда как в Восточной Атлантике они намного менее разнообразны (13% видов). В то же время характер ШГТР у гастропод Западной Атлантики и Восточной Пацифики оказался

весьма сходным, несмотря на значительные различия в истории этих океанов и разницу в физических условиях, но хорошо соответствует данным о температуре поверхностных вод в обоих океанах (Roy et al., 1998).

Реконструкции ШГТР для различных стратиграфических интервалов фанерозоя и разных групп беспозвоночных пока немногочисленны, но полученные данные хорошо согласуются с зависимостью ШГТР от температурного градиента поверхностных вод океана (Brayard et al., 2004, 2007). Хотя степень выраженности ШГТР в некоторых группах коррелируется с их геологическим возрастом, и у недавно возникших групп двустворчатых моллюсков кривая более крутая (Crame, 2000), в других группах (брахиоподы карбона) ШГТР во времени остается практически неизменным (Leighton, 2005). Часто при этом пик таксономического разнообразия, как и у современных фаун, фиксируется не на экваторе, а на некотором удалении от него (Crame, 2001, 2002; Сесса et al., 2005). И, например, у юрских двустворчатых моллюсков максимальное ТР фиксируется для палеоширот 33° – 40° (Crame, 2001).

Данные по ШГТР у юрских и меловых аммонитов на уровне родов (Сесса et al., 2005; Yacobucci, MacKenzie, 2007), полученные преимущественно для низко- и среднеширотных бассейнов так же, как обобщенный вариант кривой ШГТР для двустворок титона (Crame, 2002), хорошо согласуются с представлениями о сравнительно низком температурном градиенте в мезозое. Только для раннего триаса отмечаются значительные колебания ШГТР в относительно короткие промежутки времени (Brayard et al., 2006). В то же время, предварительные данные по ШГТР аммонитов в высоких широтах (Zakharov, Rogov, 2007; Захаров, Рогов, 2007) показали, что для мелководных эпиконтинентальных бассейнов Арктики на характер кривой ШГТР значительное влияние оказывали локальные палеогеографические факторы, и в кимеридже из-за различного влияния суббореальных бассейнов на разные участки Арктики наблюдались заметные нарушения линейного характера изменения ШГТР.

Несмотря на то, что климат юры и мезозоя в целом был более теплым и выровненным, чем сейчас, во всех эпохах юры зафиксированы относительно короткие, но резкие климатические колебания, в ряде случаев, возможно, связанные с непродолжительными оледенениями (Price, 1999). В рассматриваемом интервале (кимериджский и волжский века) признаки высокоширотных оледенений отсутствуют, но фиксируются резкие кратковременные изменения ареалов моллюсков, которые в ряде случаев проявляются в отдаленных друг от друга бассейнах и, по всей видимости, отражают кратковременные климатические колеба-

ния. Эти изменения хорошо выражены и в изменении разнообразия аммонитов и смене доминирующих таксонов во времени. Хорошим примером быстрых изменений ареалов моллюсков, связанных с климатическими колебаниями, является рубеж фаз *Eudoxus* и *Autissiodorensis*. В конце фазы *Eudoxus* в суббореальных бассейнах Англии, Польши и Центральной России преобладали мелкие бореальные кардиоцератиды *Nannocardioceras*, тогда как другие аммониты встречались исключительно редко или отсутствовали. В начале фазы *Autissiodorensis* в этих бассейнах широко распространилась ассоциация аммонитов, в которой значительную роль играли тетические аспидоцератиды (Rogov, 2010).

При изучении изменения ШГТР (и при биогеографических исследованиях в целом) в геологическом прошлом значительное влияние на полученные результаты оказывают такие факторы, как степень изученности и детальность расчлененности отдельных местонахождений и регионов, а также проблемы корреляции удаленных разрезов, скорость эволюции изученных групп и усреднение состава фаун во времени. Особенно заметную роль все эти факторы начинают играть при исследовании относительно кратковременных интервалов, особенно если для них предполагаются значительные колебания климата, наиболее выраженные в экотонных областях между Арктикой и Тетис. Рассмотрим вкратце влияние каждого из этих факторов.

Различия в степени изученности разрезов и детальности их расчленения приводят к сложностям как в установлении одновременности существования рассматриваемых фаун, так и в различной степени усреднения данных во времени. Особенно велико значение этих факторов при сравнении богатых окаменелостями естественных обнажений и бедных окаменелостями скважин. При этом более частое изменение условий среды в экотонных регионах на границах биохором высокого ранга приводит к завышению ТР даже при рассмотрении отдельных зональных моментов по сравнению с ТР в более южных и северных регионах (см. Fürsich, Aberhan, 1990, рис. 3). К похожему эффекту приводит различие в скорости эволюции различных групп. Для того, чтобы снизить влияние данных факторов, ниже при подсчете ШГТР использовались не обобщенные данные, а сведения о совместной встречаемости таксонов в одном слое или серии слоев, в большинстве случаев отвечающих одному биогоризонту. При этом максимальное разнообразие в дальнейшем распространялось на всю зону.

Дополнительные сложности при анализе данных по распространению аммонитов возникают из-за влияния диморфизма и полиморфизма и, соответственно, исторически сложившихся разли-

чий таксономического ранга предполагаемых диморф (которые рассматриваются как представители одного вида, разных видов, разных родов или подродов). В настоящей работе предполагаемые диморфы рассматриваются как единый таксон. При этом за счет того, что в ряде случаев микро- и макроконхи сильно отличаются по морфологии (например, *Aspidoceras* и *Sutneria*), таксономическое разнообразие в среднем оказывается несколько ниже экологического.

Свое влияние на ТР оказывают и различия во взглядах разных исследователей, касающиеся как разнообразия фаун, так и идентификации одних и тех же форм. Поэтому для данного исследования использовались в первую очередь публикации, в которых приводятся изображения таксонов, а также данные личных наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве единицы, используемой для подсчета ШГТР, был выбран род. Это объясняется, с одной стороны, большими разногласиями у специалистов в отношении категорий более низкого ранга, а с другой — относительной простотой приведения всех данных к “общему знаменателю”. При этом также уменьшается разница между эпиконтинентальными и эпикокеаническими комплексами, которые в основном различаются не столько на родовом, сколько на видовом уровне, и характеризуются различными доминирующими группами (Olóriz, 2000). Правда, такой подход может привести к некоторому завышению ТР в низких широтах, поскольку отношение видов к родам у многих таксонов изменяется с широтой. Например, у двустворчатых моллюсков в высоких широтах присутствует небольшое число родов, богатых видами, а в низких широтах — больше родов с меньшим числом видов (Krug et al., 2008).

Недостаток количественных данных по комплексам аммонитов не позволяет в большинстве случаев выявить роль относительного обилия таксонов и изменения доминирующих таксонов во времени. Ранее для бореального кимериджа было рассмотрено присутствие или отсутствие по зонам суббореальных и субтетических аммонитов (Захаров, Рогов, 2007), что позволило рассчитать относительную “бореальность” этих фаун. Однако усреднение данных во времени и невозможность детальной корреляции во многих случаях не дает возможности установить, были ли те или иные события одновременны или нет. Можно считать, что при наличии одного заметного уровня в пределах зоны или подъяруса, охарактеризованного более тепловодными комплексами в разных регионах, можно с достаточной уверенностью предполагать, что они характеризуют одно и то же событие.

Всего были использованы данные по 20 регионам (рис. 1), располагавшимся в кимериджском и волжском веках приблизительно в интервале от 20° до 87° с.ш. По всем этим регионам имеются надежные биостратиграфические данные для, по крайней мере, половины рассматриваемого интервала, и комплексы аммонитов каждого из этих регионов обладают своими особенностями. В каждом случае по возможности учитывались сведения по наиболее полным и наиболее охарактеризованным окаменелостями разрезам.¹ Используемая в работе схема сопоставления бореальной, суббореальной и субтетической шкал для рассматриваемого интервала приведена на рис. 2.

Для анализа было выбрано семь уровней, охватывающих весь стратиграфический интервал от основания кимериджа до верхневолжского подъяруса. Эти уровни наиболее хорошо коррелируются на всей рассматриваемой территории и в достаточной мере охарактеризованы моллюсками в большинстве рассматриваемых регионов.

ХАРАКТЕР ШГТР АММОНИТОВ В КИМЕРИДЖСКОМ И ВОЛЖСКОМ ВЕКАХ В СЕВЕРНОМ ПОЛУШАРИИ И ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ЕГО ИЗМЕНЕНИЯ ВО ВРЕМЕНИ

Для всего кимеридж-волжского интервала характерно резкое снижение разнообразия между 30° и 40° с.ш., что хорошо согласуется с ранее опубликованными данными (Сесса et al., 2005). Несмотря на то, что в целом во всем рассматриваемом интервале времени ТР закономерно уменьшается с увеличением широты (рис. 3), можно отметить некоторые специфические особенности, характерные для отдельных временных уровней и отдельных регионов. Для всех изученных уровней отмечается повышение разнообразия вблизи 37° с.ш. (Поволжье). При этом, если в кимеридже и ранневолжском времени этот рост разнообразия в первую очередь связан с тем, что данный регион располагался в экотонной зоне и для него характерно присутствие аммонитов бореального, суббореального и тетического происхождения, в средне—поздневолжское время этот пик отражает диверсификацию суббореальных и бореальных аммонитов. Сравнительно небольшое разнообразие аммонитов в располагавшихся южнее разрезах Англии связано, по всей видимости, в кимеридже со сложностью проникновения туда субтетических аммонитов, а в волжское время — с полным отсутствием связи с расположенными южнее бассейнами и присутствием исключительно бореальных

¹ Данные, использованные для подсчета ТР и ссылки на источники приведены здесь: http://jurassic.ru/Rogov,2012_supplement.doc.

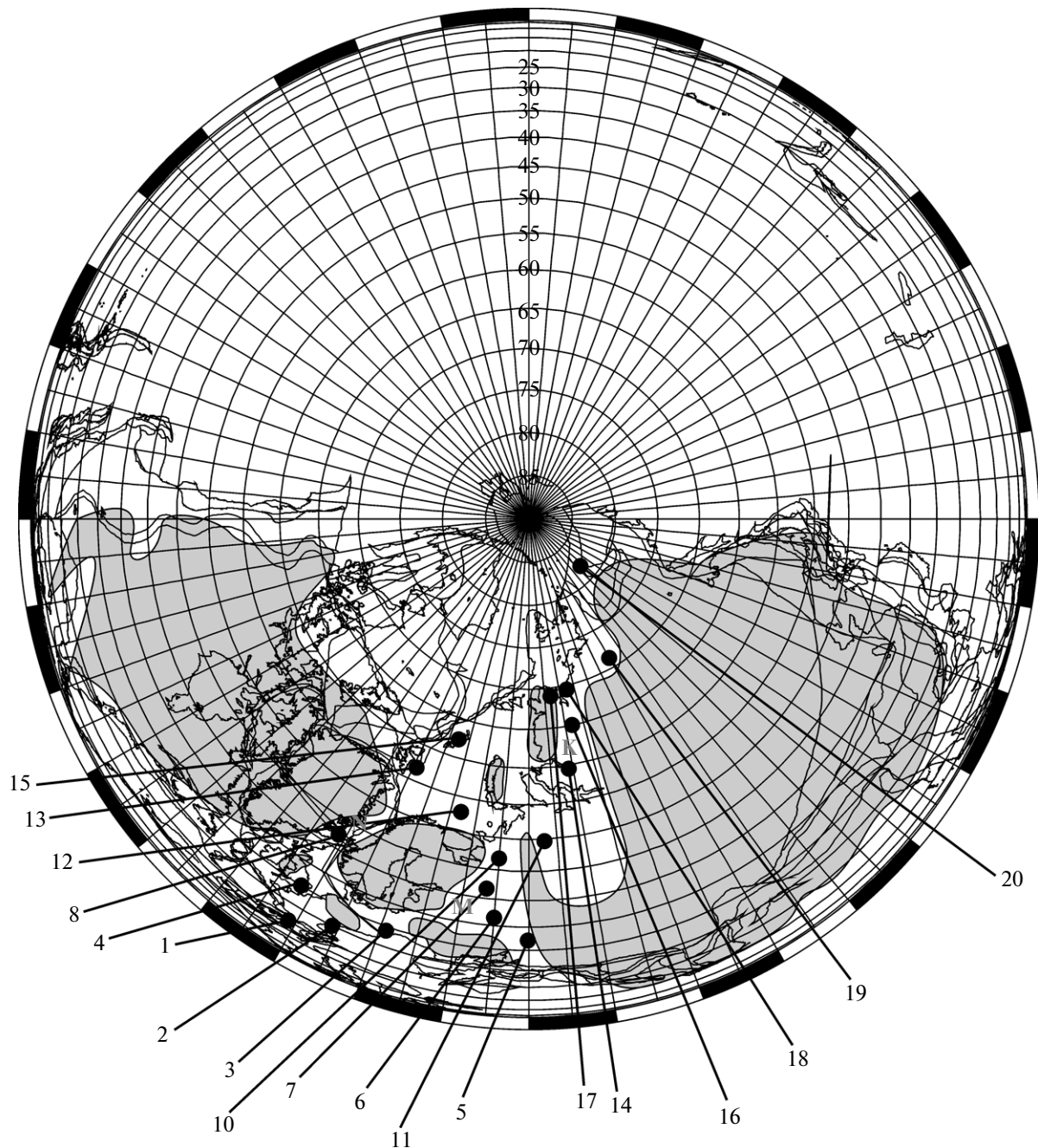


Рис. 1. Расположение регионов, данные по которым привлекались для подсчета таксономического разнообразия у кимеридж-волжских аммонитов (расположение континентальных блоков и палеошироты даны для начала титонского века по материалам сайта <http://www.ods.n.de/>). Цифрами обозначены: 1. Юго-Восточная Франция; 2. Южная Германия; 3. Центральная Польша; 4. Англия и Шотландия; 5. Оренбургская область; 6. Среднее Поволжье; 7. Бассейн р. Унжи и Ярославское Поволжье; 8. Восточная Гренландия; 9. Западная Сибирь; 10. Бассейн р. Печоры; 11. Приполярный Урал; 12. Шельф Баренцева моря; 13. Шпицберген; 14. Устье Енисея; 15. Земля Франца-Иосифа; 16. Хатангская впадина; 17. Восточный Таймыр; 18. Нордвик; 19. Низовья Лены; 20. Северо-Восток России (р. Большой Анжуй, Коркодон и др.). N – Норвежско-Гренландский пролив, М – Среднерусское море, К – Хатангский пролив. Серой заливкой схематично показано расположение суши.

фаун. Как уже ранее отмечалось для кимериджа, в западном секторе Арктики (Восточная Гренландия, шельф Баренцева моря, Шпицберген) крайне низкое разнообразие аммонитовых фаун было ха-

рактерно и для волжского века. В большинстве случаев оно было заметно ниже разнообразия аммонитов, обитавших в расположенном севернее Хатангском проливе. В кимеридже это связано в

Суббореальная шкала (Русская платформа)	Бореальная шкала (Восточная Сибирь)		Суббореальная шкала (З. Европа)		Средиземноморская шкала (З. Европа)				
	Зона	Подзона	Зона, подзона	Зона, подзона	Зона, подзона	Зона, подзона			
ПОЛЯРУС	Зона			Ярус	ПОЛЯРУС				
	ПОЛЯРУС				БЕРР. ПОЛЯРУС				
ВЕРХНЕВОЛЖСКИЙ	SUBDUS	Craspedites subditus	Craspedites okensis	Subcraspedites preplitcomphalus	ПОРТАЛАНДСКИЙ	Durangites			
		Craspedites nekrassovi				Craspedites okensis	Subcraspedites primitivus	МикрАСАНТОЦЕРАСЫ	Micrascanthoceras micrasanthum
		Kachpurites fulgens							?Paracraspedites oppressus
		FULGENS	Epivirgatites nikitini	Craspedites originalis	Craspedites taimyrensis	НИЖНЕТИТОНСКИЙ	Semiformiceras fallauxi		
			E. lahuseni				Epiwirgatites variabilis	Semiformiceras semiforme	
			E. biphliciformis				Таймыроspинцетсы	Semiformiceras darwini	
	VIRGATUS	?Crasp. ivanovi	Praechetaites exoticus	Craspedites taimyrensis	БОЛОНСКИЙ	Virgatopavlovvia fittoni			
		V. virgatus	Craspedites okensis			Subcraspedites primitivus	Pavlovvia rotunda		
		Virgatites gerassimovi					Dorsoplanites maximus	Pavlovvia pallasioides	
		Zaraiskites zarajskensis	Virgatites gerassimovi				Dorsoplanites maximus	Pectinatites pectinatus	
	Zaraiskites scythicus	Dorsoplanites maximus	Pavlovvia iatritensis	Pect. indlestoni					
	PANDERI	Zaraiskites zarajskensis	Pavlovvia iatritensis	Pavlovvia iatritensis	Pavlovvia iatritensis	Pectinatites pectinatus			
		Zaraiskites scythicus	"Pectinatites pectinatus"			Pectinatites wheatleyensis			
		Sphinctoceras subcrassum	Pectinatites scitulus						
PSEUDOSC	"P. tenuicostatum"	Pavlovvia iatritensis	Pavlovvia iatritensis	Pavlovvia iatritensis	Pectinatites elegans				
	I. pseudoscythica				Eosphinctoceras magnum				
ПОЛЯРУС	ПОЛЯРУС	Powaiskya sokolovi	POWAIСKYA	POWAIСKYA	ПОЛЯРУС	ПОЛЯРУС			
		Powaiskya klimovi					Hybonotoceras hybonotum		

Рис. 2. Используемая в данной работе схема сопоставления бореальных и тетических зональных схем кимриджского и титонского ярусов.

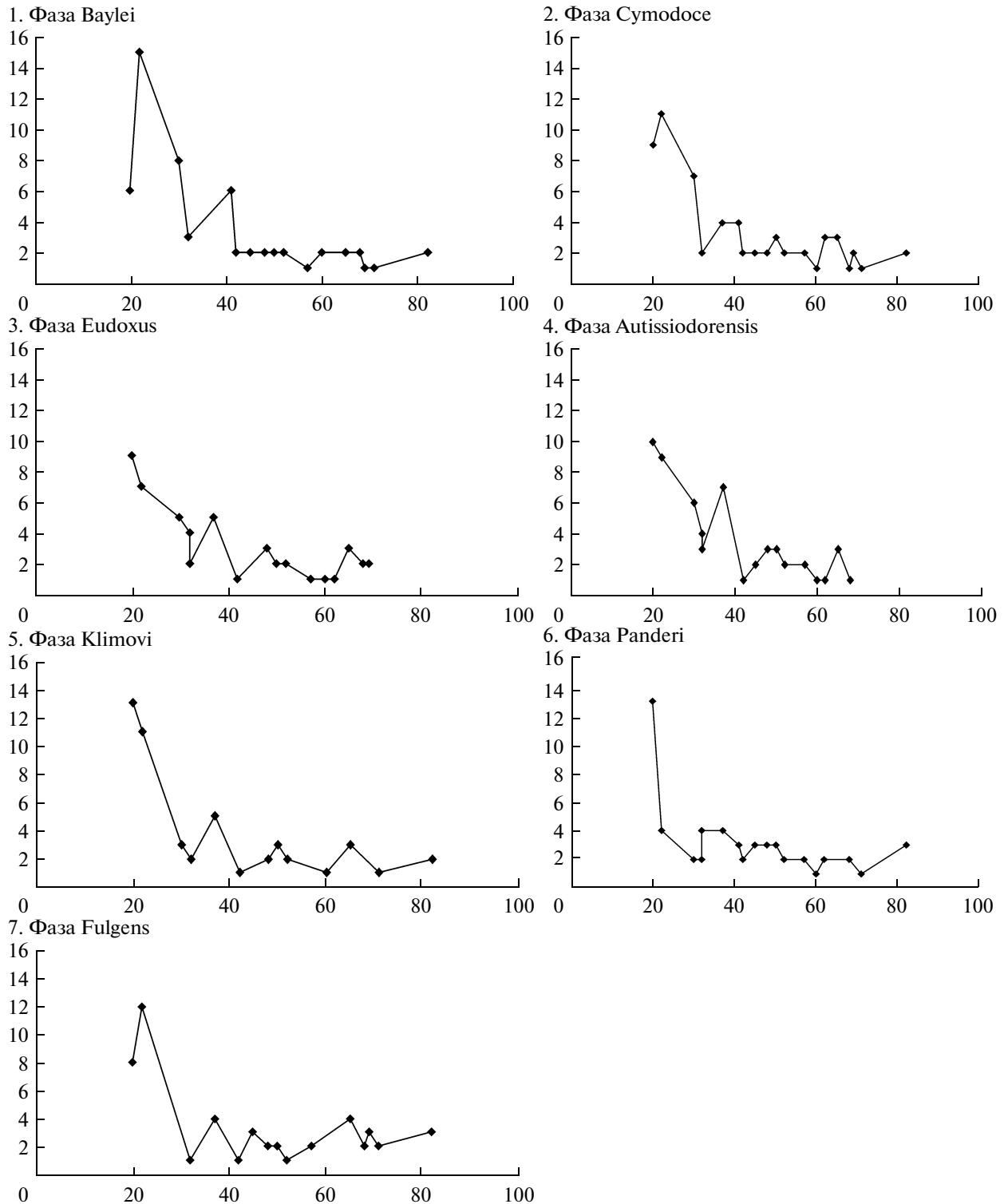


Рис. 3. Изменение ТР аммонитов по широте в кимериджском и волжском веках. По оси абсцисс показана палеоширота, по оси ординат — число родов аммонитов.

первую очередь с сильным влиянием Среднерусского моря на расположенные восточнее бассейны. Это хорошо видно по намного менее бореальному облику кимериджских фаун Хатангской впа-

дины по сравнению с одновозрастными фаунами Земли Франца-Иосифа и Шпицбергена. На Земле Франца-Иосифа и Шпицбергене суббореальные аулакостефаниды встречаются только в двух узких

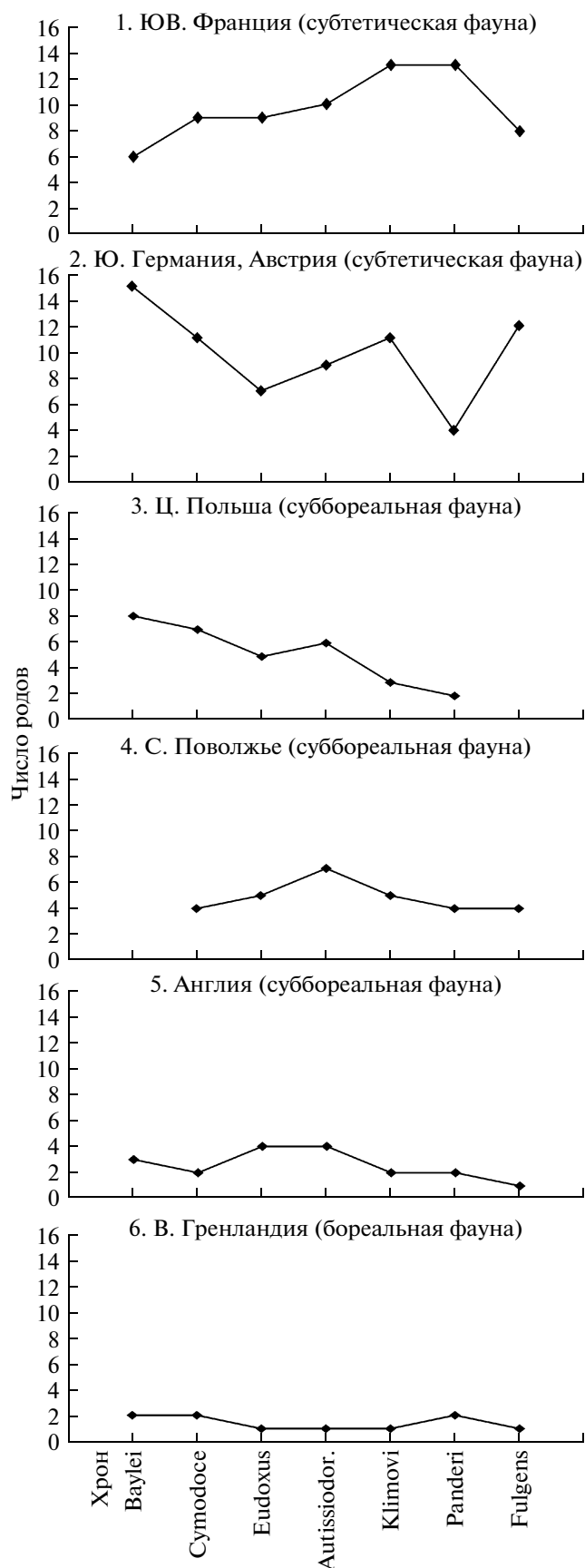


Рис. 4. Изменение ТР аммонитов в разных регионах во времени.

интервалах кимериджа (уровни с *Rasenia* ex gr. *sumodose* и с *Zenostephanus*), тогда как в бассейне р. Хеты они существовали непрерывно в течение всего кимериджа, за исключением его терминальной фазы *Taimyrgensis*. В волжское время влияние Среднерусского моря на расположенные восточнее бассейны уменьшилось: в Западную Сибирь и на север Восточной Сибири оттуда проник только один род *Kachpurites*. При этом высокое таксономическое разнообразие аммонитов в бассейне р. Хеты в начале поздневолжского времени было достигнуто за счет роста влияния Палеоокеана, что выразилось в появлении океанических филлоцератид. С постоянным присутствием филлоцератид связано сравнительно высокое таксономическое разнообразие и в самом высокоширотном из рассматриваемых регионов (Северо-Восток России). Влияние Норвежско-Гренландского пролива как пути расселения аммонитов в Арктику было в кимеридж-волжское время невысоким. Вероятно, это связано с его относительной мелководностью и широким развитием в нем бедных кислородом обстановок в поздней юре (Mutterlose et al., 2003).

Изменения ТР во времени заметно отличались в бореальных и субтетических бассейнах по сравнению с суббореальными (рис. 4). Если бореальные и субтетические районы показывают отсутствие явных трендов в изменении ТР во времени, то для всех суббореальных регионов характерно закономерное уменьшение ТР от кимериджского века ко второй половине волжского века. Этот тренд связан с прогрессирующим обмелением и последующим закрытием проливов, связывавших суббореальные бассейны с субтетическими, что сделало невозможным проникновение субтетических таксонов на север. При этом на западе (Англия) последний эпизод субтетического влияния фиксируется в начале фазы *Autissiodorensis* позднего кимериджа (появление *Schaireria* и *Sutneria* aff. *rebholzi*), а восточнее, в Центральной Польше и Прикаспии – в самом начале средневолжского времени. Хотя, судя по присутствию бореальных двустворок *Vuchia* в среднем-верхнем титоне Малого Кавказа (Захаров, Касумзаде, 2005), соединение Среднерусского бассейна с северной окраиной Неотетис закрылось не полностью, вновь субтетические аммониты попали в Среднерусское море только в середине берриаса. При этом, судя по изотопным данным, в течение всей поздней юры в средних и высоких широтах Северного полушария наблюдалось постепенное повышение температуры (см. Захаров и др., 2005; Nunn et al., 2009; Price, Rogov, 2009; Žák et al., 2011), которое продолжалось до конца волжского века. Тем не менее, благодаря резкому сокращению возможностей для расселения моллюсков в широтном направлении в волжском веке, во всех суббореальных бассейнах

наблюдалось сокращение ТР за счет исчезновения таксонов субтетического происхождения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На ШГТР аммонитов Северного полушария в конце юры оказывали влияние различные факторы, среди которых ведущая роль принадлежала двум — характеру палеогеографии (наличие/отсутствие путей иммиграции таксонов, связь с океаном) и температуре. При этом в благоприятных условиях (наличие проливов) в пределах экотона между надобластями наблюдалось повышенное разнообразие по сравнению с близлежащими областями. В наиболее высокоширотных регионах некоторое повышение ТР было связано с сильным влиянием Палеопацифики, которое ощущалось в Арктике, по крайней мере, до конца валанжина. Значительные изменения ТР во времени зафиксированы только в средних широтах, где из-за отмеченных выше изменений палеогеографии в волжское время оно значительно понизилось по сравнению с кимериджем.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 09-05-00456) и Программы Президиума РАН № 25 (проект “Фанерозойские морские экосистемы бореального пояса”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Захаров В.А., Боден Ф., Дзюба О.С. и др.* Изотопные и палеоэкологические свидетельства высоких палеотемператур в кимеридже Приполярного Урала // Геол. и геофиз. 2005. № 1. С. 3–20.
- Захаров В.А., Рогов М.А.* Климатически обусловленная динамика ареалов моллюсков в пространстве и времени в течение поздней юры (оксфорд-кимеридж) высоких широт Северного полушария // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всеросс. совещ. Научн. матер. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2007. С. 75–77.
- Захаров В.А., Касумзаде А.А.* О бореальном роде *Buchia* (*Bivalvia*) в титоне Малого Кавказа // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. № 6. С. 51–57.
- Наймарк Е. Б., Марков А. В.* Сдвиг фаунистического разнообразия из южных широт в северные — общая закономерность эволюции фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 5. С. 452–464.
- Brayard A., Bucher H., Escarguel G. et al.* The Early Triassic ammonoid recovery: paleoclimatic significance of diversity gradients // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2006. V. 239. P. 374–395.
- Brayard A., Escarguel G., Bucher H.* Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2005. V. 43. № 3. P. 178–188.
- Brayard A., Escarguel G., Bucher H.* The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas: clusters, gradients, and networks // *Geobios.* 2007. V. 40. P. 749–765.
- Brayard A., Heran M.-A., Costeur L., Escarguel G.* Triassic and Cenozoic palaeobiogeography: two case studies in quantitative modelling using IDL(r) // *Palaeontol. Electronica.* 2004. V. 7. Iss. 2. Art. 6A. 22 p.
- Cecca F., Vrielynck B., Lavoyer T. et al.* Changes in the ammonite taxonomical diversity gradient during the late Jurassic–early Cretaceous // *J. Biogeogr.* 2005. V. 32. P. 535–547.
- Colwell R.K., Rahbek C., Gotelli N.J.* The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? // *Amer. Natur.* 2004. V. 163. № 3. P. E1–E23.
- Crame J.A.* Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: evidence from the composition of recent bivalve faunas // *Palaeobiology.* 2000. V. 26. № 2. P. 188–214.
- Crame J.A.* Taxonomic diversity gradients through geological time // *Diversity and Distributions.* 2001. V. 7. P. 175–189.
- Crame J.A.* Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: a comparison of Late Jurassic and Recent bivalve faunas // *Palaeobiology.* 2002. V. 28. № 2. P. 184–207.
- Escarguel G., Brayard A., Bucher H.* Evolutionary rates do not drive latitudinal diversity gradients // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2008. V. 46. № 1. P. 82–86.
- Fürsich F.T., Aberhan M.* Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis // *Lethaia.* 1990. V. 23. P. 143–152.
- Krug A.Z., Jablonski D., Valentine J.W.* Species–genus ratios reflect a global history of diversification and range expansion in marine bivalves // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2008. V. 275. P. 1117–1123.
- Leighton L.R.* The latitudinal diversity gradient through deep time: testing the “Age of the Tropics” hypothesis using Carboniferous productidine brachiopods // *Evolutionary Ecol.* 2005. V. 19. P. 563–581.
- Macpherson E.* Large-scale species–richness gradients in the Atlantic Ocean // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 2002. V. 269. P. 1715–1720.
- Mutterlose J., Brumsack H., Flögel S. et al.* The Greenland-Norwegian Seaway: a key area for understanding Late Jurassic to Early Cretaceous paleoenvironments // *Paleoceanography.* 2003. V. 18. № 1. P. 1–26.
- Nunn E.V., Price G.D., Hart M.B. et al.* Isotopic signals from Callovian – Kimmeridgian (Middle – Upper Jurassic) belemnites and bulk organic carbon, Staffin Bay, Isle of Skye, Scotland // *J. Geol. Soc.* 2009. V. 166. P. 633–664.
- Olóriz F.* Time-averaging and long-term palaeoecology in macroinvertebrate fossil assemblages with ammonites (Upper Jurassic) // *Rev. Paléobiol.* 2000. V. spéc. 8. P. 123–140.
- Price G.D.* The evidence and implications of polar ice during the Mesozoic // *Earth-Sci. Rev.* 1999. V. 48. № 3. P. 183–210.
- Price G.D., Rogov M.A.* An isotopic appraisal of the Late Jurassic greenhouse phase in the Russian Platform // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2009. V. 273. P. 41–49.
- 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 // *Volumina Jurassica.* 2010. V. 8. P. 103–130.
- Rosa R., Dierssen H.M., Gonzalez L. et al.* Ecological biogeography of cephalopod molluscs in the Atlantic Ocean: his-

torical and contemporary causes of coastal diversity patterns // *Global Ecol. Biogeogr.* 2008. V. 17. P. 600–610.

Roy K., Jablonski D., Valentine J.W. *et al.* Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. P. 3699–3702.

Stevens G.C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics // *Amer. Naturalist.* 1989. V. 133. P. 240–256.

Yacobucci M.M., MacKenzie R.A. Moving up: latitudinal diversity patterns of ammonoids within the Cretaceous Western Interior Seaway of North America // *Geol. Soc. Amer. Abstracts with Programs.* 2007. V. 39. № 6. P. 92.

Zakharov V.A., Rogov M.A. Peculiarities of changes in the molluscan associations in space and time during the Kimmeridgian of the high latitudes of Northern Hemisphere // *The Arctic Conference Days 2007 / Ed. Brekke H., Henriksen S., Haukdal G. The Arctic Conference Days 2007. NGF Abstracts & Proceedings.* 2007. № 2. P. 317–318.

Žák K., Košťák M., Man O. *et al.* Comparison of carbonate C and O stable isotope records across the Jurassic/Cretaceous boundary in the Tethyan and Boreal Realms // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2011. V. 299. P. 83–96.

Latitudinal Gradient of Taxonomic Richness for Ammonites in the Kimmeridgian–Volgian in the Northern Hemisphere

M. A. Rogov

The latitudinal gradient of taxonomic richness (LGTR) of Kimmeridgian and Volgian ammonite genera of the Northern Hemisphere is evaluated, and the LGTR evaluation methods and factors influencing LGTR are discussed. In the Kimmeridgian–Volgian the LGTR values for ammonites were largely influenced by the paleogeography of the Middle Russian Sea, which was directly connected with the Neotethys and, to a lesser extent, by the exchange through the connection between the Arctic and Pacific oceans. The Middle Russian Sea is considered to have been a major source of immigrant taxa to the Arctic basins. The highest latitude ammonite faunas were influenced by the Pacific faunas, and due to the permanent presence of oceanic phylloceratids and lycoceratids, ammonite taxonomic richness was relatively high compared to some mid-latitudinal sites. The gradual decrease in taxonomic richness that occurred from the end of the Kimmeridgian to the end of the Volgian in all Subboreal basins probably resulted from the eventual isolation from the Neotethys. Subboreal ammonite associations from the ecotone between the two superrealms (Panboreal and Tethys–Panthalassa) were affected by short-term climatic oscillations, which led to rapid changes in the ammonite assemblages.

Keywords: latitudinal gradient of taxonomic richness (LGTR), Kimmeridgian, Volgian, Northern Hemisphere, ammonites.