УДК 56.017.551.762.31 (470.3)

БИОТА КЕЛЛОВЕЙСКОГО МОРЯ РУССКОЙ ПЛИТЫ

Б.Т. Янин

Впервые для Русской плиты проведено обобщение данных по таксономическому разнообразию и динамике развития основных групп беспозвоночных организмов, известных из келловейских отложений региона. Выявлена этапность развития биоты в келловейском Среднерусском море. Намечены зоогеографические связи между этим морем и соседними акваториями начиная с раннего келловея. Развитие биоты Среднерусского моря в келловее может явиться сравнительной моделью при реконструкции палеоэкосистем, полностью сформировавшихся из аллохтонных элементов в морских бассейнах в условиях расширяющейся трансгрессии, сменившей регрессивный этап развития региона.

Русская плита (РП) в центральной своей части в келловейский век (средняя юра) испытала существенную палеогеографическую перестройку, выразившуюся в переходе от континентального к морскому режиму в связи с общим погружением, приведшим к мощной трансгрессии. В келловее РП вступила в новый, морской, этап геологического развития, продолжавшийся практически непрерывно в течение поздней юры.

Формирование биоты в келловейском море на первых этапах трансгрессии произошло из аллохтонных элементов — иммигрантов из соседних акваторий. В развитии биоты намечается этапность, обусловленная в первую очередь определенными фазами трансгрессии.

Выявление особенностей формирования биоты в келловейском море на РП, ее развития в целом и динамики изменения во времени ее составных частей имеют важное значение для реконструкции палеоэкосистемы, сложившейся на данной территории 168 млн лет назад.

В центральной части РП (Московская синеклиза) раннекелловейское море перекрыло низкую аккумулятивную равнину, существовавшую на этой территории в конце батского века. При этом во многих местах батские континентальные отложения были размыты и осадки келловейского моря выполнили неровности доюрского рельефа, перекрыв средне-верхнекаменноугольные известняки, а на отдельных участках — пермские образования. Лишь в северо-восточной части Московской синеклизы (с. Просек Нижегородская обл.) установлены мелководные песчаные отложения верхнего бата, содержащие остатки морских организмов (Киселев, Гуляев, устное сообщение). Они образовались в северном заливе в самый начальный этап трансгрессии арктического моря на РП. В данном районе раннекелловейское море унаследовало морской режим, установившийся в самом конце позднего бата.

В восточной части РП (в пределах Ульяновско-Саратовского прогиба и Прикаспийской синеклизы) в позднем бате также существовал залив, но он активно опреснялся. Об отклонении солености вод в нем от нормы свидетельствует полное отсутствие находок здесь остатков стеногалинных организмов [12, 17]. Этот опресненный залив проникал далеко на север, примерно до широты несколько южнее г. Нижний Новгород.

Среднерусское море (СМ) имело субмеридиональное простирание, несколько расширяясь в центральной части РП. На востоке оно граничило с Уральской сушей, а на западе и юге было окружено полукольцом низких возвышенностей (Балтийским, Украинским и Ставропольско-Воронежским массивами). Временами между южными массивами возникали проливы, соединявшие СМ с соседними акваториями. В самом море местами существовали небольшие низкие острова.

Благодаря течениям в СМ постоянно проникали организмы-иммигранты с севера (из Арктического бассейна через Печорское море), с юга (из Крымско-Кавказского и Закаспийского бассейнов через Прикаспийское и Днепровско-Донецкое моря) и с запада (из Польско-Литовского моря через узкий Припятский пролив). В результате уже в раннем келловее из аллохтонных элементов сформировалась смешанная биота со сложной биогеографической структурой. Поток иммигрантов в СМ особенно усилился в среднем келловее в связи с дальнейшим погружением РП и вследствие этого расширением трансгрессии и установлением постоянных потоков обмена фаунами с соседними акваториями.

С момента возникновения в раннем келловее и до позднего келловея включительно (в течение 6 млн лет) морской режим в центральных районах РП отличался постоянством. Море было мелководным, в нем накапливались сильноалевритистые глины, пески, оолитовые мергели (в виде прослоев и конкреций), в осадках местами образовывались фосфо-

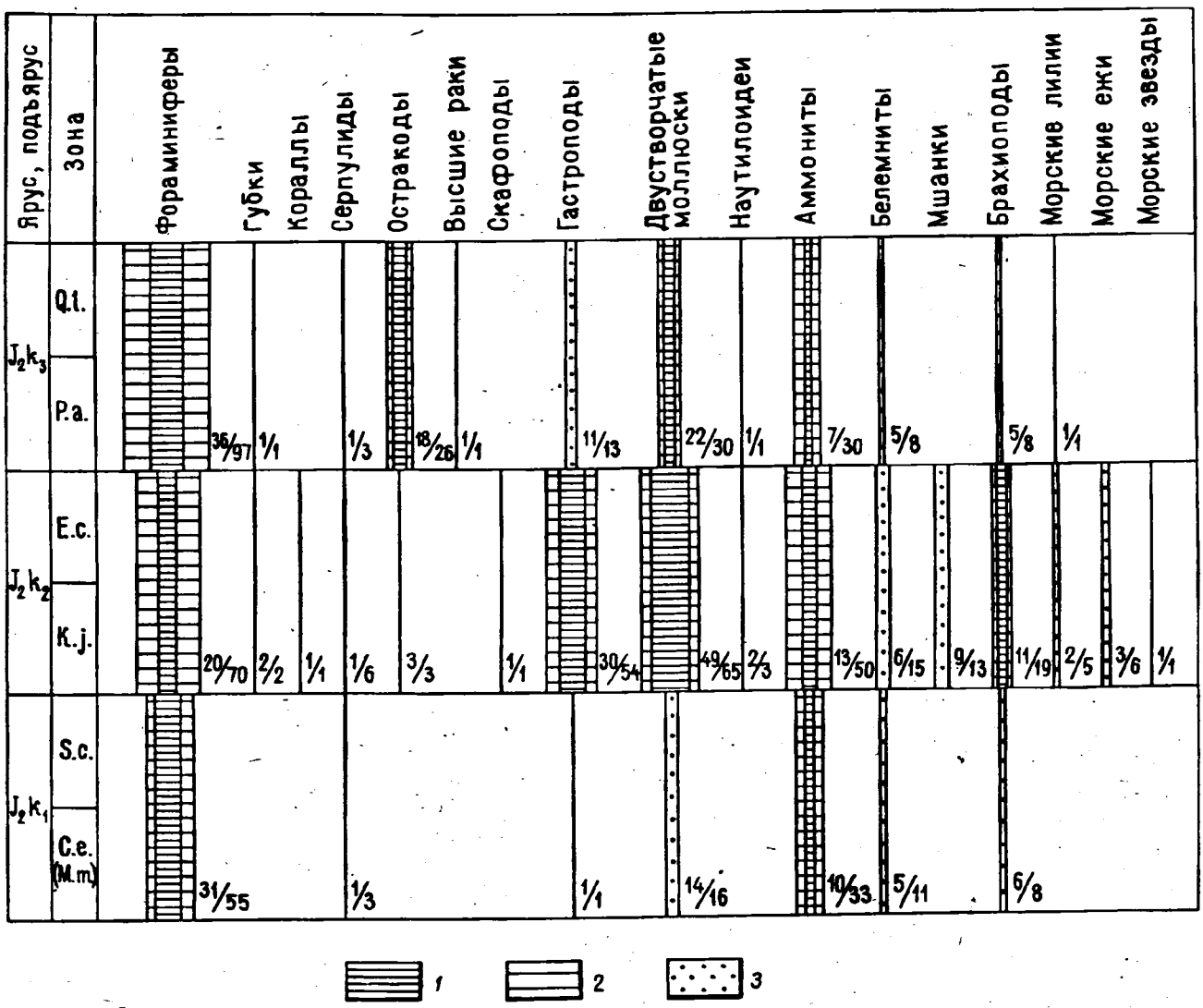

Рис. 1. Таксономическое разнообразие и изменение числа таксонов беспозвоночных организмов в биоте СМ в келловее. Цифрами показано: в числителе — число родов, в знаменателе — видов; зоны: C. e. — Cadoceras elatmae (M. m. — Macrocephalites macrocephalus), S. c. — Sigaloceras calloviensis, K. j. — Kosmoceras jason, E. c. — Erymnoceras coronatum, P. a. — Peltoceras athleta, Q. l. — Quenstedtoceras lamberti. 1 — число родов; 2 — число видов; 3 — одинаковое число родов и видов

ритовые и пиритовые конкреции. Соленость моря была нормальной, что позволяло обитать в нем группам стеногалинных организмов.

Рассматриваемая акватория в келловейском веке располагалась в Бореальном климатическом поясе (Бореально-Атлантическая палеозоогеографическая область). По данным В.А. Вахрамеева [4], Н.А. Ясаманова [20] и др., СМ в келловее находилось в зоне переменно-влажного климата с субтропическим термическим режимом. Температуры келловейского бассейна на территории Московской синеклизы, полученные по изотопам кислорода в рострах белемнитов, равнялись 17,9-18,5°С [20]. В соседнем Польском море температуры колебались в пределах 14,5—20,8°С. В северном направлении они постепенно понижались (в Печорском море достигали 10-14°), а к югу, наоборот, повышались (в Среднем Поволжье они составляли 19-23°С).

Биота келловейского СМ была представлена всеми основными группами беспозвоночных организмов (БП), характерными для юрского периода.

При подсчете числа видов всех групп БП нами использованы опубликованные данные по центральной части РП, соответствующей Московской синеклизе и Воронежской антеклизе; для фораминифер, кроме того, приведены материалы из более восточных районов (Ульяновско-Саратовский прогиб).

К сожалению, на современном этапе изученности келловейской фауны все данные по таксономическому составу организмов можно было привести лишь для подъярусов (на зональном уровне анализ стратиграфического и географического распространения мог быть дан только для аммонитов, да и то не всегда). При обобщении данных по систематическому составу и географическому распространению

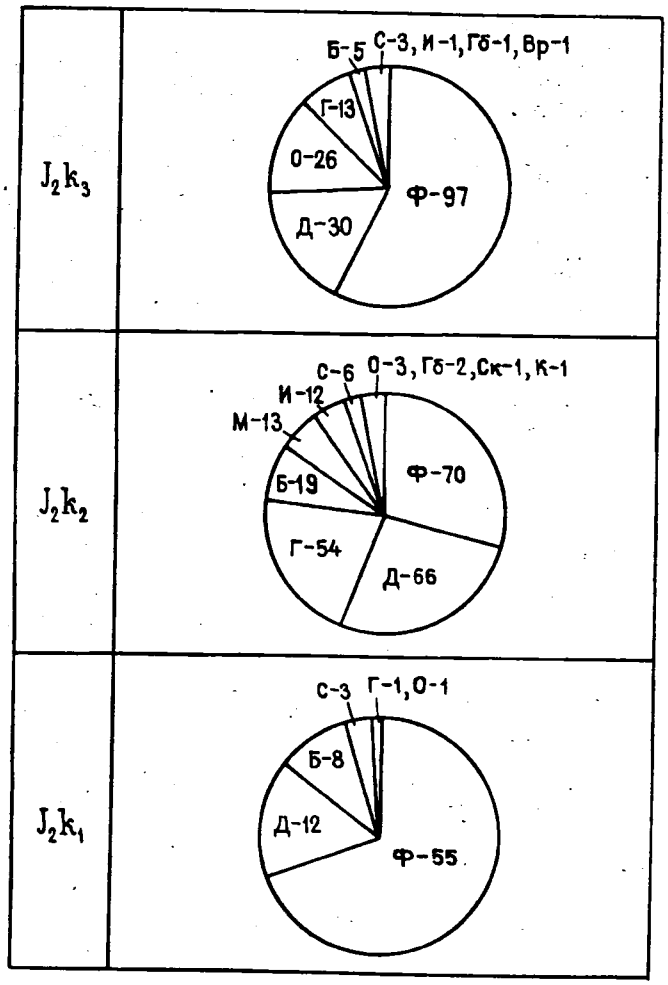

Рис. 2. Структура бентоса в келловее СМ и ее изменение во времени:
Б — брахиоподы, Вр — высшие раки, Г — гастроподы, Гб — губки, Д — двустворчатые моллюски, И — иглокожие, К — кораллы, М — мшанки, О — остракоды, С — серпулиды, Ск — скафоподы, Ф — фораминиферы; 55 — число видов

известных в келловее РП групп БП автором использованы многочисленные литературные источники.

К настоящему времени из келловейских отложений региона описано 214 родов и 500 видов ископаемых БП. Большая их часть принадлежит к 6 доминировавшим в этом море группам. Наибольшее таксономическое разнообразие (ТР) на родовом и видовом уровнях отмечено для фораминифер, двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков и брахиопод (рис. 1). Остальные группы представлены незначительным числом таксонов.

Только фораминиферы, двустворчатые моллюски, аммоноидеи, белемноидеи, брахиоподы и серпулиды встречаются практически равномерно по всему разрезу келловея. Гастроподы, губки, остракоды, наутилоидеи приурочены в основном к отложениям среднего и верхнего подъярусов. Из менее широко распространенных групп БП следует назвать кораллов, мшанок, морских лилий, морских ежей и звезд, немногочисленные остатки которых встречены в разрезах лишь на отдельных уровнях, в основном в среднем келловее. Надо отметить, что наибольшее ТР приходится на средний келловей. Последнее обстоятельство скорее всего обусловлено второй фазой трансгрессии, приведшей к установлению более тесных связей как с южными, так и с западными морями, в результате чего резко усилилась иммиграция в СМ. В структуре биоты СМ начиная с раннего келловея сформировались обычные для морских акваторий экологические и трофические группировки.

Среди первых выделяется бентос, нектон и планктон. Наибольшее ТР имели бентос и нектон. В состав бентоса входили фораминиферы, губки, серпулиды, кораллы, остракоды, лопатоногие, брюхоногие и двустворчатые моллюски, мшанки, брахиоподы и иглокожие (рис.2). Бентосные формы составляют 85% родов и 76% видов от общего числа таксонов БП, известных в келловейских отложениях Московской синеклизы. Нектон был представлен головоногими моллюсками (наутилоидеями, аммоноидеями и белемноидеями) и мелкими позвоночными (вероятно, рыбами, если судить по очень мелким зубам, полученным при отмывке глин из некоторых горизонтов). В состав планктона входили водоросли (перидиниевые, акритархи) и личинки различных БП.

По трофическому фактору выделяются продуценты и консументы. Продуцентами являлись фитопланктонные организмы. Органическое вещество растительного происхождения в огромных количествах поступало также в море с близлежащих возвышенностей в виде детрита и миоспор. Среди консументов установлены фильтраторы, грунтоеды, детритофаги, растительноядные, всеядные и хищники. Подсчет количества видов бентосных и нектонных БП с соответствующим типом питания показал, что уже в раннем келловее сформировалась нормальная трофическая пирамида. В развитии биоты в течение века соотношение нектон/бентос или хищники/бентосные организмы сохраняется (рис. 3). Относительно пропорциональные изменения в группах нектона и бентоса во времени, по-видимому, могут указывать на относительную стабильность трофического фактора.

Структура биоты с течением времени несколько изменялась: в начальную фазу трансгрессии в пионерном сообществе преобладали фораминиферы (более 50% по числу видов), многочисленными были также двустворчатые моллюски и аммониты; всего было представлено 8 групп. Из хищников присутствовали только нектонные формы. На втором этапе (расширение трансгрессии в среднем келловее) среди доминантных групп наряду с фораминиферами являлись двустворчатые и брюхоногие моллюски (всего 75% видов), а также аммоноидеи и брахиоподы. В это время появились представители бентосных хищников (морских звезд и ежей, кораллов и гастропод). На третьем этапе (поздний келловей) преобла-

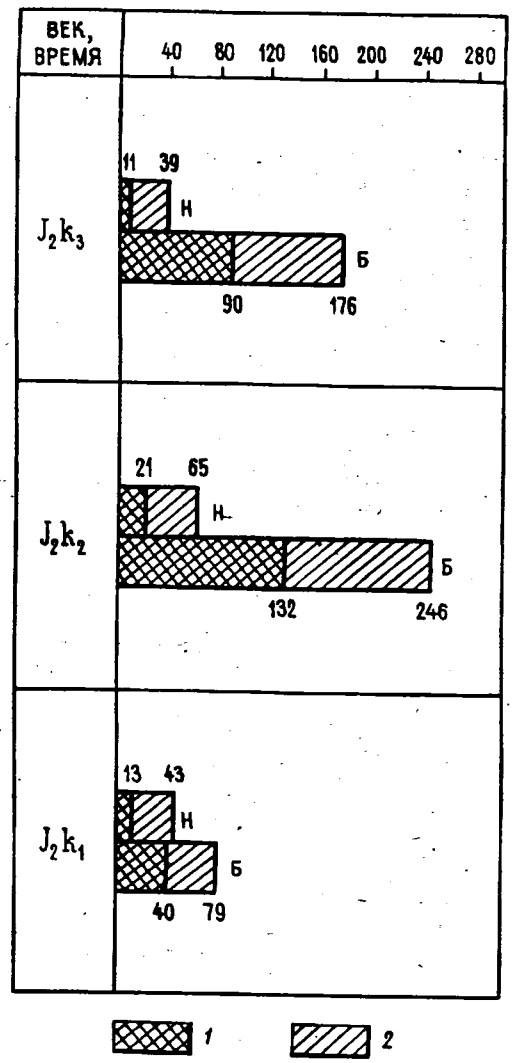

Рис. 3. Изменение числа родов (1) и видов (2) бентосных (Б) и нектонных (Н) беспозвоночных в биоте СМ в келловее

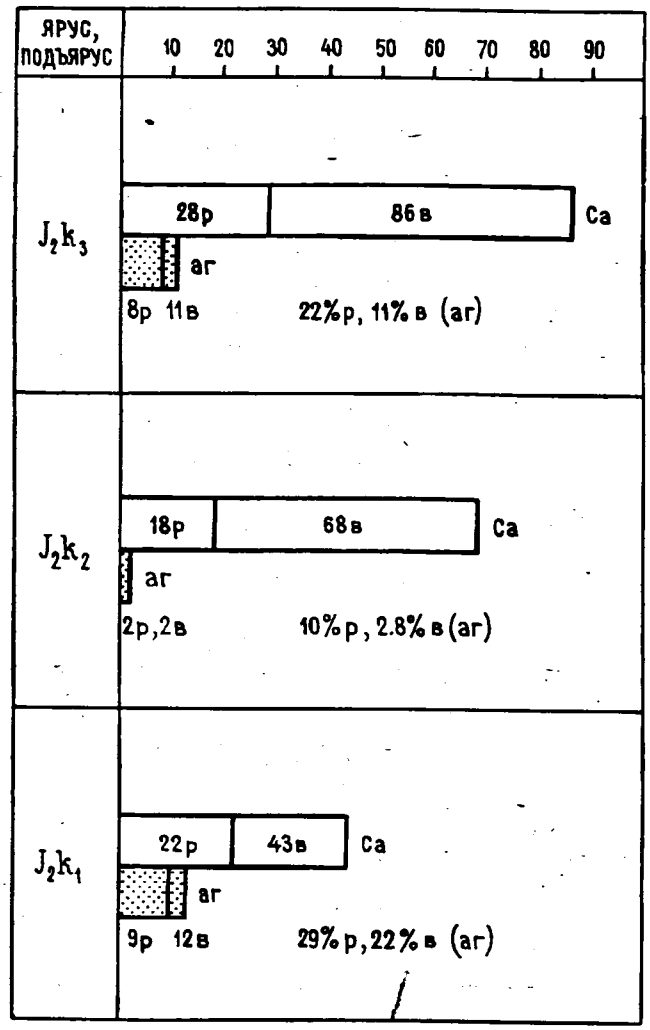

Рис. 4. Изменение числа родов (р) и видов (в) фораминифер в келловее центральных областей РП; аг — агглютинирующие, Са — секреционно-известковые формы

дающими группами по-прежнему остаются фораминиферы (более 50% от общего числа видов), двустворчатые моллюски и аммоноидеи; многочисленными в это время стали также остракоды, ранее не игравшие существенной роли в биоте. Число групп возросло до 14. На рубеже среднего и позднего келловея ТР биоты уменьшилось незначительно (12 групп вместо 14). Не перешли в поздний келловей морские ежи, мшанки, скафоподы, кораллы, но зато появилась новая группа — высшие раки. Правда, здесь речь идет, как правило, о единичных представителях.

Ниже остановимся на экологической и зоогеографической характеристиках главных групп организмов, определявших облик биоты келловейского моря.

Фораминиферы. Из всех групп фауны они имеют наибольшее ТР: 53 рода и 171 вид [9]. По систематическому составу фауна фораминифер келловея РП относится к нодозариидово-эпистомининовому типу. Она рассматривается как теплолюбивая, является преимущественно субтропической, а отчасти умеренно теплолюбивой [2, 3].

В развитии группы намечаются два этапа: в первый (раннекелловейский) этап в фауне фораминифер значительную часть (29% родов, 22% видов) составляли агглютинирующие формы (рис. 1, 4), преимущественно литуолиды. Большой процент их содержания в осадках скорее всего свидетельствует о том, что они явились пионерными формами, заселившими свободное дно очень мелководного морского бассейна в первую фазу трансгрессии. Надо отметить, что в позднебатском опресненном бассейне, занимавшем огромные территории РП, из фораминифер повсеместно существовал только один агглютинирующий вид *Ammodiscus baticus* Dain (при полном отсутствии секреционно-известковых форм). Этот вид не установлен в келловейских отложениях. Таким образом, как агглютинирующие, так и секреционные фораминиферы в раннекелловейском море являлись иммигрантами (аллохтонными элементами).

Сравнение с видовыми комплексами фораминифер из келловея центральных областей РП и соседних регионов (Польша, Крым и Кавказ) показало, что широкий обмен видами между указанными регионами происходил начиная с раннего келловея. Для этого времени установлено 5 общих видов с Кавказским бассейном (*Lenticulina sculpta* (Mjatl), *L. tatariensis* (Mjatl.), *Planularia foliacea* (Schw.), *Recurvoides ventosus* (Chab.), *Ceratolamarckina tjeplovkaensis* (Dain.)); 2 — с Крымским (*Globulina oolithica* (Terq.), *Epistomina callovica* Kapt.) и 3 — с Польским морем (*Dentalina bruckmanni* Mjatl., *Discorbis tjeplovkaensis* Dain., *Geinitzinita crassata* Gerke). Последние три формы в южных бассейнах в нижнем келловее пока не обнаружены. Можно предположить, что они обитали как в СМ, так и в Польском море, между которыми уже в раннем келловее установилось сообщение.

На втором этапе (средний и поздний келловей) произошло резкое сокращение агглютинирующих форм (рис. 4). Наоборот, в течение этапа отмечается постепенный рост ТР секреционно-известковых фораминифер: от 68 в среднем до 86 видов в позднем келловее. Из них численно преобладали лентикулиниды в среднем и вагинулиниды в позднем келловее [2]. Рост ТР фауны происходил за счет иммигрантов из соседних акваторий; постоянно появлялись и неоэндемичные виды.

В среднем келловее общих форм с Кавказским бассейном было уже 11, из них 3 вида (*Lenticulina cultratiformis, L. tumida, L. mira*) установлены на Кавказе и в нижнем келловее, что наводит на мысль о их миграции на север в СМ в среднем келловее. На основании находок видов *Nodosaria plicatilis* Wisn. и *Epistomina mosquensis* Uhl. в позднебатских и нижнекелловейских отложениях Польши и их отсутствии в южных регионах можно предположить, что они мигрировали в СМ через западный пролив. В позднекелловейское время обмен видами фораминифер между соседними бассейнами был таким же интенсивным, как и в среднем келловее (общих форм с РП установлено в Польше 10, на Кавказе 7, в Крыму 3). Общими видами для этих трех регионов являются *Epistomina elschankaensis* Mjatl., *Pseudolamarckina rjasanensis* (Uhl.). Пять видов (*Lenticulina ruesti* (Wisn.), *Frondicularia supracalloviensis* Wisn., *F. glandolinoides Wisn., Astacolus erucaeformis* (Wisn.), *Planularia deeckei* (Wisn.) являются общими для РП и Польши (они неизвестны в южных регионах).

Двустворчатые моллюски. По числу таксонов они занимают второе (после фораминифер) место в изученной фауне келловея центральных районов РП. Отсюда известны 49 родов и 74 вида двустворок [8]. Подавляющее большинство указанных таксонов определено с территории Московской синеклизы. Из келловея Поволжья описано лишь 5 родов и 8 видов, из которых все роды и 7 видов являются общими для обоих районов. В структуре бентоса двустворчатые моллюски наряду с фораминиферами в течение всего келловея играли доминирующую роль, составляя вместе от 55 до 83% таксонов (рис. 1, 2).

В развитии группы в течение келловея в СМ намечаются три этапа. На первом (раннекелловейском) этапе двустворчатые моллюски, являясь иммигрантами, были представлены 16 видами, относящимися к 14 родам. Значительная часть этих видов имела широкое распространение в раннекелловейских западноевропейских и тетических морях (например, *Meleagrinella echinata* (Smith.), *Posidonia buchi* (Roem.), *Pleuromya uniformis* (Sow.) и др.). Отдельные виды в то время являлись космополитами, обитавшими как в северных, так и в южных морях (*Entolium demissum*); появились и эндемичные формы.

К сожалению, двустворчатые моллюски из недавно открытых морских отложений верхнего бата в районе с. Просек (Киселев, Гуляев, устное сообщение) пока не изучены, но не исключена возможность, что из установленных в них представителей 5 родов (*Pinna, Oxytoma, Posidonia, Protocardia, Grammatodon*) некоторые могут оказаться общими с раннекелловейскими. Так как морской режим в этом районе установился в позднебатское время и на границе с ранним келловеем он не прерывался, можно ожидать здесь частично унаследованный характер фауны двустворчатых моллюсков.

В связи с расширением трансгрессии и вследствие этого с освоением свободного экологического пространства двустворчатые моллюски на рассматриваемой территории на втором (среднекелловейском) этапе испытали мощную вспышку ТР как на родовом, так и на видовом уровнях. Из среднего келловея Московской синеклизы известно 49 родов и 65 видов. Это было обусловлено расширением западного, Припятского пролива и установлением более тесных связей как с южными, так и с северными морями.

Большинство форм, проникших сюда в среднем келловее, являются широко распространенными в Западной Европе и на Кавказе (*Camptonectes lens* (Sow.), *Oxytoma expansa* (Phil.), *Chlamys fibrosus* (Sow.), *Gryphaea dilatata* (Sow.), *Nuculoma calliope* (d'Orb.) и др.). Лишь несколько видов являются общими с арктическими морями, в первую очередь *Entolium demissum* (Phil.) и *Oxytoma expansa* (Phil.) [11]. Основные миграционные потоки шли через западный и южный проливы. Происходило также возникновение неоэндемиков (из среднего келловея Московской синеклизы их определено 20 видов, т.е. около 1/3 от известных в это время видов).

На третьем (позднекелловейском) этапе произошло резкое сокращение числа таксонов: до 22 родов против 49 и 30 видов против 65. Причина падения ТР двустворок в позднем келловее пока неясна. В это время продолжали существовать в основном те

виды, которые обитали в море уже в среднекелловейское время. Таких видов насчитывается 28 из 30. Из них 8 являются эндемиками и 2 неоэндемиками. Надо еще отметить, что в СМ в келловейском веке не возникло ни одного эндемичного рода двустворок.

Брюхоногие моллюски. По числу таксонов (30 родов и 54 вида) данная группа занимает третье место среди донных БП СМ (рис. 1). Значительную роль в структуре бентоса они начинают играть лишь со среднего келловея [5, 6, 8] (рис. 2). Если не считать единственной находки одного вида в нижнем келловее, то можно сделать вывод о внезапном появлении гастропод в среднекелловейском море и громадной скорости достижения ими высокого ТР за короткое время. И вновь это явление может быть связано с раскрытием проливов, главным образом западного. Нельзя исключить из сферы обсуждения в данном случае и тафономический фактор — растворение арагонитовых раковин на стадии фоссилизации.

В развитии гастропод отмечены два этапа. Среднекелловейский этап характеризуется наивысшей степенью ТР (30 родов, 54 вида). В среднем келловее Московской синеклизы установлены 24 неоэндемичных вида. В биоте по числу видов гастроподы составляли 21%. На втором этапе (поздний келловей) произошло падение их ТР примерно в 3 раза на уровне родов и в 4 раза на уровне видов. В это время в группе гастропод (так же как и у двустворчатых моллюсков) продолжали существовать только те виды, которые обитали в среднекелловейском море.

Брахиоподы. По сравнению с рассмотренными ранее бентосными группами брахиоподы в биоте СМ играли менее значительную роль. ТР их довольно низкое (12 родов, 20 видов), но они интересны тем, что после проникновения в СМ в раннем келловее, развивались в нем в течение всего века [5, 8, 14]. Как и в некоторых других группах, в развитии брахиопод намечаются три этапа (рис. 1).

Раннекелловейский этап характеризуется появлением в СМ 7 западноевропейских видов, известных в нижнем келловее Германии, Франции, Польши, Швейцарии и Англии (*Ivanoviella alemanica* (Roll.), *I. arcuata* (Roll.), *Ptyctothyris subcanaliculatus* (Opp.), *Zeilleria lagenalis* (Schloth.), *Cardinirhynchia zieteni* (d'Orb.) и др.). Их миграция с запада происходила через Припятский пролив в конце раннего келловея. Отсутствие четырех из упомянутых видов в нижнем келловее Крымско-Кавказского бассейна свидетельствует в пользу данной точки зрения, высказанной В.П. Макридиным [14]. В Крыму известен лишь один широко распространенный в Западной Европе вид — *Ptyctothyris subcanaliculatus* (Opp.) [13]. Из 8 видов, указанных из нижнего келловея Московской синеклизы, 3 (*Ivanoviella alemanica* (Roll.), *I. arcuata* (Roll.), *Ptyctothyris subcanaliculatus* (Opp.)) установлены также в одновозрастных отложениях Польши, причем первый из них известен здесь уже в верхнем бате. В раннекелловейское время в СМ возник только один неоэндемичный вид.

На втором (среднекелловейском) этапе развития брахиопод в связи с расширением трансгрессии их ТР увеличилось примерно в 2 раза (11 родов, 19 видов). Продолжали существовать 5 раннекелловейских видов. К ним присоединились представители западноевропейских родов *Thecidella, Acanthorhynchia, Turmanella, Dictyothyris, Cheirothyropsis, Aulacothyris.* В новых условиях обитания они дали новые формы (в этих родах возникло 6 новых видов). С установлением более широких связей между акваториями происходила активная миграция западных форм через Припятский пролив в СМ, а через него — в Крымско-Кавказский бассейн. Общими формами с Польским (или Польско-Литовским) морем являются *Ivanoviella alemanica* (Roll.), *Praecyclothyris badensis* (Opp.), *Ptyctothyris subcanaliculatus* (Opp.), *Zeilleria polilanica* (Krenk.), с Крымско-Кавказским морем — *Thurmanella thurmanni* (Voltz.), *Ivanoviella arcuata* (Roll.), *Ptyctothyris subcanaliculatus* (Opp.), *Dictyothyris gzheliensis* (Geras.).

На третьем (позднекелловейском) этапе в развитии брахиопод имели место существенные изменения: 1) резко упало ТР — общее число родов сократилось почти в 3 раза (до 4 против 11) и видов — почти в 4 раза (до 5 против 19); 2) в бассейне продолжали существовать представители тех же родов, которые обитали в среднекелловейское время (*Thurmanella, Gardinirhynchia, Ivanoviella, Praecyclothyris*); 3) почти все роды (за исключением *Ivanoviella*) в своем составе имеют по одному виду; каждый из 4 видов является эврибионтным и широко распространенным в Бореальной области; 4) резко сократилось до одного (*Thurmanella thurmanni* (Voltz.)) число общих видов с Польским и до двух (*Th. thurmanni* (Voltz.), *Ivanoviella arcuata* (Roll.)) с Крымско-Кавказским бассейнами; 5) прекратилось возникновение новых форм. Все это говорит о кризисной ситуации в развитии группы. Причина таких существенных изменений пока остается неясной.

Аммониты. Они по ТР составляли основную часть нектона. По общему числу родов (22) аммониты уступают только трем группам бентоса: фораминиферам, двустворчатым и брюхоногим моллюскам, а по числу видов (93) — только фораминиферам. Биогеографическая структура фауны аммонитов очень сложная, так как в ее составе начиная с раннего келловея четко определяются иммигранты с запада, юга и севера, а также неоэндемичные виды [15].

В развитии аммонитов намечается три этапа (рис. 1). В раннекелловейский этап происходит заселение акватории СМ аллохтонными элементами, как

северными, так и южными. Несмотря на то что в северном заливе позднебатского моря обитали представители родов *Cadoceras* и *Kepplerites* (6 видов по определению Киселева и Гуляева, устное сообщение), ни один из видов не перешел в келловей. В нижнем келловее Московской синеклизы известно 10 родов и 33 вида [8]. Из них 26 видов считаются бореальными, широко распространенными в Бореально-Атлантической области; лишь один вид (*Macrocephalites macrocephalus* Schloth.) является южным (он встречен также в нижнем келловее Кавказа; в этом регионе из данного интервала известно еще 9 видов макроцефалитов, из них 6 распространены в Тетической области, в том числе в Индии [19]). Три вида являются общими с Польшей (*Proplanulites subcuneatus* (Teis.), *Kepplerites gowerianus* (Sow.), *Sigaloceras calloviense* (Sow.)) и отсутствуют в южных регионах, поэтому можно предположить, что они проникли в СМ через Припятский пролив. В раннем келловее возникло около 10 неоэндемичных видов.

На втором этапе (средний келловей) число таксонов увеличилось до 13 родов и 50 видов, в основном за счет южных мигрантов — представителей некоторых тетических родов: *Binatisphinctes* (8), *Indosphinctes* (4), *Erymnoceras, Hecticoceras, Peltoceras, Orionoides, Choffatia* (от 1 до 3 видов). Это обстоятельство обусловлено расширением морской трансгрессии. Продолжает развиваться автохтонная бореальная группа аммонитов (представители родов *Kosmoceras, Cadoceras, Pseudocadoceras* — всего 18 видов). В это время появляется более 10 видов-неоэндемиков. Если приток южных форм в СМ в среднем келловее был очень активным, то северные элементы, наоборот, на юг проникали редко (установлен только один общий для РП и Кавказа вид — *Kosmoceras pronial* (Teis.)). Обращает на себя внимание незначительный обмен видами между СМ и Польским морем (всего 2 общих вида — *Kosmoceras castor* (Rein.) и *K. jenzeni* (Teis.)), несмотря на установление в среднем келловее более широких и постоянных связей между этими акваториями через Припятский пролив [22]. Не исключено, что общих форм станет больше в случае сравнительного изучения одним специалистом среднекелловейских аммонитов из двух соседних регионов.

Третий (позднекелловейский) этап в развитии аммонитовой фауны в СМ характеризуется уменьшением степени ТР на уровне родов примерно в 2 раза. Число их уменьшилось до 7 (против 13) за счет исчезновения представителей как южных (*Indosphinctes, Erymnoceras, Choffatia, Orionoides* и др.), так и некоторых бореальных родов. Сократилось и число видов — до 30 (против 50). В это время основное развитие получили иммигрировавшие в СМ виды бореального рода *Quenstedtoceras* (11 видов), а также произошло увеличение ТР рода *Peltoceras* (5 видов). Продолжали развиваться бореальные *Kosmoceras* и *Pseudocadoceras* (всего 7 видов). Появилось более 5 видов-неоэндемиков.

Несмотря на широкие связи СМ с Польским и Кавказским бассейнами, общих видов среди аммонитов в позднем келловее удивительно мало: всего 2 (*Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), *Hecticoceras pseudopunctatum* (Lah.)) с Кавказом [19] и 3 (*Q. lamberti* (Sow.), *Q. flexicostatum* (Phil.), *Peltoceras athletoides* (Lah.)) с Польшей [21]. Возможно, это обстоятельство связано с разной степенью изученности келловейских аммонитов в сравниваемых регионах.

Белемниты. ТР келловейских белемнитов относительно низкое: известно всего 6 родов и 22 вида [10, 18]. Развитие их в течение века проходило равномерно (рис. 1). Комплекс родов является полностью бореальным (*Cylindroteuthis, Pachyteuthis, Lagonibelus, Acroteuthis, Spanioteuthis*). Большинство их установлено в батском веке Арктической области (север Сибири, Арктические острова, север Западной Европы). В келловее они были также широко распространены в этой области, но в связи с раннекелловейской трансгрессией проникли южнее, в СМ, где нашли свободное экологическое пространство и стали развиваться в данном море постоянно. Обмен видами между западным (Польша) и южным (Кавказ) бассейнами в течение всего келловея не происходил. Если по отношению к южным, тетическим регионам это могло быть обусловлено температурным эффектом, то причина отсутствия общих видов с Польшей остается пока неясной. В Польше известно большое число белемнитов: в нижнем — 7 родов и 9 видов, среднем — 3 и 5, в верхнем — 3 и 8 соответственно [23], но только один род *Hibolites* является общим. В Польше пока не установлены представители родов *Cylindroteuthis, Pachyteuthis, Lagonibelus, Acroteuthis и Spanioteuthis.* Из верхнего келловея региона указан лишь один общий с РП вид (*Hibolites hastatus* Bl.), но в Польше он приводится из нижнего и среднего келловея. В отличие от РП, в Польше в комплексе присутствуют тетические элементы (виды родов *Duvalia, Pseudobelus, Belemnopsis, Conodicoelites*), полностью отсутствующие в бореальной фауне белемнитов РП и Арктической области.

Остальные группы организмов (губки, кораллы, черви, высшие раки, скафоподы, наутилоидеи, мшанки, иглокожие) в настоящее время не могут быть полно охарактеризованы в экологическом и палеобиогеографическом аспектах из-за их малой представительности. Обращает на себя внимание тот факт, что почти все из них имеют наибольшее ТР в среднем келловее, что согласуется с общей закономерностью, установленной для основных вышерассмотренных групп бентоса и нектона (рис. 1). Что касается остракод, то они, по-видимому, являлись узкофациальными организмами: не могли хорошо развиваться в очень мелководных условиях в раннем и среднем келловее и, наоборот, стали многочисленными в более тонких осадках,

отлагавшихся в бассейне в течение максимальной позднекелловейской фазы трансгрессии. В позднем келловее одни группы (кораллы, скафоподы, мшанки, морские ежи) полностью исчезают, а другие из-за малочисленности перестают играть существенную роль в биоте.

Выводы

1. Впервые для РП проведено обобщение данных по ТР и динамике основных групп организмов, известных из келловейских отложений региона.

2. Выявлены этапность изменения ТР этих групп и общий тренд развития биоты в келловейском морском бассейне, занимавшем центральные районы РП. Все проникшие в СМ во время раннекелловейской трансгрессии представители бентосных, нектонных и планктонных групп организмов являются аллохтонными элементами (иммигрантами). Сформировавшаяся в СМ в течение раннего келловея биота в последующее время развивалась автохтонно. К автохтонным стволам практически во всех группах постоянно добавлялись аллохтонные формы из соседних акваторий.

3. Намечены определенные зоогеографические связи между СМ и соседними акваториями. На всех этапах келловейской трансгрессии на окраинных участках РП существовали проливы, через которые в СМ постоянно проникали мигранты: из Арктического бассейна через Печорское море; из западноевропейских морей через Припятский пролив; из южных, тетических бассейнов через Прикаспийское и Днепровско-Донецкое моря, а также происходил взаимный обмен фаунами.

4. На палеонтологическом материале подтверждена точка зрения некоторых исследователей [1; 7, рис. 20; 14; 16, рис. 41] о заложении западного пролива, соединившего СМ и Польско-Германский бассейн, уже в раннем келловее. Наличием такого пролива и объясняется большое сходство фаун БП в этих регионах, обусловленное очень коротким путем миграций и взаимного обмена видами непосредственно между СМ и Польским морем. Об этом следует еще раз сказать здесь, так как отдельными геологами [17, 20] было высказано другое мнение — об установлении связей СМ с западными бассейнами лишь в среднем келловее.

5. Развитие келловейской биоты СМ может явиться сравнительной моделью при реконструкциях палеоэкосистем, сформировавшихся из аллохтонных элементов в морских бассейнах в условиях расширяющейся трансгрессии, сменившей регрессивный этап развития региона.

Работа выполнялась в рамках программы "Университеты России" (проект "Геоэволюция", тема "Динамическая палеобиогеография морских экосистем").

ЛИТЕРАТУРА

1. *Архангельский А.Д.* Геологическое строение СССР. Западная часть. Вып. 1, 2. М., 1934.

2. *Басов В.А.* О некоторых особенностях географического распространения фораминифер в юрском периоде // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск, 1974. С. 63—77.

3. *Басов В.А.* Палеоэкологические и палеобиогеографические построения // Практ. руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Фораминиферы мезозоя. Л., 1991. С. 210—224.

4. *Вахрамеев В.А.* Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М., 1964.

5. *Герасимов П.А.* Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Ч. 2 М., 1955.

6. *Герасимов П.А.* Гастроподы юрских и пограничных нижнемеловых отложений Европейской России. М., 1992.

7. *Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Найдин Д.П.* и др. Юрские и меловые отложения Русской платформы // Оч. региональной геологии СССР. Вып. 5. М., 1962.

8. *Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д.* и др. Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М., 1996.

9. *Григялис А.А., Пяткова Д.М., Старцева Г.Н.* и др. Биостратиграфия мезозойских отложений СССР по фораминиферам. Юрская система. Верхний отдел. Европейская часть СССР // Практ. руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Фораминиферы мезозоя. Л., 1991. С. 64—76.

10. *Густомесов В.А.* Бореальные позднеюрские белемниты (Cylindroteuthinae) Русской платформы // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1964. Вып. 107. С. 91—216.

11. *Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Биогеография, фации и стратиграфия средней юры Советской Арктики. Новосибирск, 1978. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. Вып. 352).

12. *Иванова А.Н.* Двустворчатые, брюхоногие и белемниты юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья // Стратиграфия и фауна юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Л., 1959. С. 267—461.

13. *Камышан В.П., Бабанова Л.И.* Среднеюрские и позднеюрские брахиоподы Северо-Западного Кавказа и Горного Крыма. Харьков, 1973. 175 с.

14. *Макридин Б.П.* Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М., 1964. 395 с.

15. *Меледина С.В.* Особенности дифференциации бореальных аммонитов в келловее // Мезозой Советской Арктики. Новосибирск, 1983. С. 38—61.

16. *Ронов А.Б.* История осадконакопления и колебательных движений европейской части СССР // Тр. геофиз. ин-та АН СССР. № 3 (130). М.; Л., 1949.

17. *Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т.* Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время. Л., 1967.

18. *Сакс В.Н., Нальняева Т.И.* Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды Pachyteuthis и Acroteuthis. М.; Л., 1966.

19. *Химшиашвили Н.Г.* Верхнеюрская фауна Грузии (Cephalopoda и Lamellibranchiata). Тбилиси, 1957.

20. *Ясаманов Н.А.* Ландшафтно-климатические условия юры, мела и палеогена Юга СССР. М., 1978.

21. *Malinowska L., Dembowska J., Kutek J.* et al. Rzad Ammonitida. Jura Górna // Budowa geol. Polski. T. III. Atlas skamienialosci przewodnich i charakterycznych. Cz. 2b. Mezozoik. Jura. Warszawa, 1980. P. 436—494.

22. *Kopic J., Dayczak-Calikowska K., Myczynski R.A.* Rzad Ammonitida. Jura Środkowa // Ibid. P. 174—217.

23. *Pugaczewska H., Kopik J.* Rzad Belemnitida. Jura Środkowa // Ibid. P. 217—226.

Московский государственный университет

Поступила в редакцию 01.03.97

BIOTA OF CALLOVIAN SEA ON RUSSIAN PLATFORM

B.T. Yanin

For the first time the generalization of data on the taxonomic diversity and dynamics of development of main invertebrate animal groups known in Callovian of Russian Platform are examined. The stages of biota development in the Callovian Mid-Russian Sea are revealed. The zoogeographic relations between this sea and adjacent aquatories beginning with Early Callovian are outlined. The Callovian biota of the Mid-Russian Sea can be considered as comparative model for reconstructions of paleoecosystems that consist only from allochtonous components in conditions of transgression expansion after regressive episode in region evolution.