

УДК 563.12:551.763.3/781

РАЗВИТИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР В ПОСТКРИЗИСНУЮ ЭПОХУ РАННЕГО ПАЛЕОГЕНА

© 1999 г. Э. М. Бугрова

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт
199026 Санкт-Петербург, Средний проспект, 74, Россия

Поступила в редакцию 13.01.97 г., получена после доработки 25.06.97 г.

В статье приводятся сведения об изменении таксономического разнообразия сообществ планктонных и бентосных фораминифер на кризисной границе мела и палеогена. Наиболее обширным было вымирание высокоспециализированной планктонной группы. Восстановление ее разнообразия началось в дни от вновь появившихся форм примитивного строения; прошло несколько фаз, прежде чем определились границы зон. В бентосной группе вымирание во времени проявилось по-разному в зависимости от уровня эволюционного развития групп и от фациальной приуроченности популяций. Массовым было вымирание специализированных форм, обитавших в мелководных зонах шельфа. В группах более глубоководных и генетически более примитивных таксономическое разнообразие сократилось в меньшей степени. Приведены уточнения стратиграфического и географического распространения некоторых родов, а также примеры возникновения на основе предкового ствола новых линий, прогрессивного развития одних групп на фоне угасания других. Отражена роль видов-иммигрантов в формировании региональных сообществ.

Ключевые слова. Фораминиферы, планктон, бентос, мел, палеоцен, вымирание, восстановление, разнообразие.

Рубеж мел/палеоген является одним из общепризнанных кризисных рубежей в развитии фауны. К нему приурочено вымирание многих групп организмов, в том числе планктонных и бентосных фораминифер. Изучение изменения состава фауны на этом рубеже привело некоторых исследователей (Cretaceous..., 1979; Jauhri, 1996 и др.) к выводу о достаточно постепенных явлениях, не столь катастрофичных, как это иногда представляется. Для планктонных фораминифер Туниса, например, даже намечено несколько фаз вымирания (Keller, 1989). Оно начинается в конце позднего мела (29%). На самом рубеже вымирает около 26% планктонных видов и оставшиеся формы исчезают постепенно уже в начале датского века. О постепенном сокращении числа родов и видов планктона в течение маастрихта свидетельствуют исследования в Северной Африке (Blow, 1971), Испании (Smit, 1977) и других регионах.

В литературе отмечалось отсутствие значительных изменений в бентосной группе. Так, по данным Г. Келлер (Keller, 1989), только 9% бентосных фораминифер не переходят этот рубеж. Однако большинство палеонтологов приводят свидетельства более обширного вымирания бентоса. Например, в Польше из 140 позднемаастрихтских (в основном бентосных) видов на этой границе исчезают 60, т.е. 43% (Pozaryska and Witwicka in Cretaceous..., 1979). Данные о резком изменении состава фораминифер на этом рубеже приводит Н.И. Маслакова (1981). Нужно сказать, что иногда разли-

чия количественных оценок появления и исчезновения родовых и надродовых таксонов связаны с разногласиями в принимаемых палеонтологами классификациях фораминифер. О значительном вымирании фауны свидетельствует и материал по Северному Кавказу (Bugrova, 1996). В разрезе низов палеоцена Малого Балхана встречены только единичные маастрихтские формы и т.д.

Как показало сравнение развития планктонных и бентосных фораминифер в пред- и посткризисные эпохи, у них наблюдалась общая последовательность событий: вымирание, фазы выживания и последующего восстановления видового разнообразия. Но глубина воздействия кризисного события на эти экологически различные группы, а затем и скорость достижения ими максимума разнообразия, были разными.

ПЛАНКТОННЫЕ ФОРАМИНИФЕРЫ

Для тепловодного планктона (глоботрунканид, роталипорид и др.) это был, действительно, рубеж массового вымирания (рис. 1), проявившегося, в частности, на территории бывшего СССР (Маслакова, 1981; Морозова, 1960 и др.). В течение позднего мела эти группы развивались по пути биологического прогресса, что выразилось в увеличении числа таксонов, в появлении новых морфотипов, увеличении размеров раковин, усложнении их строения (множественные устья, пластиинки и т.д.) и орнаментации, в высоких

плотностях популяций, в широком расселении и существовании значительного числа видов-космополитов.

В конце мела эти два крупных высокоспециализированных надсемейства – *Globotruncanidea* и *Rotaliporidea*, исчезли, и данный морфотип в группе планктонных фораминифер был утрачен. Можно отметить, что на Северном Кавказе планктон исчез несколько ранее рубежа маастрихта и дания (Bugrova, 1996).

Одновременно со специализированными формами в конце маастрихта существовали роды с примитивным строением скелета. Это род *Globigerinella* с мелкой гладкостенной раковиной, который сохранился и в палеогеновое время, и роды семейства *Heterohelicidae*, имеющие также мелкие гладкостенные или слабо шиповатые раковины, трех- или двухрядные, с шаровидными камерами. Из 12 родов этого семейства, обитавших на территории бывшего СССР (Введение..., 1981), на данном рубеже вымерло 6 родов с наиболее сложно устроенной раковиной. Вскоре исчезли еще 3 рода, а единственный появившийся в дании род не смог адаптироваться. Два рода, сохранившийся данный морфотип, еще некоторое время существовали в палеоцене, но видового их разнообразия уже не наблюдалось, ареалы видов были разрозненными, а находки в популяциях редкими.

Таким образом, на границе мела и палеогена состав планктонных фораминифер обновился почти полностью. Появился новый отряд *Globigerinida*, представляющий иной морфологический тип раковины. Первые редкие их представители отмечены в конце маастрихта. В дальнейшем они исчезают (время апланктонной зоны), а затем начинается прогрессивное их развитие.

В самом начале дания внезапно появляется и расцветает довольно разнообразная фауна зоны *Parvularugoglobigerina eugubina*. Это виды с тонко- и гладкостенной многокамерной раковиной карликовых размеров (0.1–0.2 мм) со всеми признаками уже взрослых особей. Фаза их появления и развития очень короткая и фиксируется не повсеместно. Они появились в бассейнах зоны альпийской складчатости: установлены в Центральных Апеннинах, в Сирии, в Западном Копетдаге. Можно говорить о ее присутствии и на Малом Балхане (Туркмения). Здесь в маломощном прослой выше отложений с маастрихтской фауной и ниже уровня с фауной дания встречены редкие раковинки планктона, и иные фораминиферы практически отсутствуют. В Центральном Предкавказье (р. Кубань) очень мелкие раковины планктонных видов встречены в брекчированных обломках известняка в основании датского яруса.

В следующую фазу развития планктона появляются гладкостенные эглобигерини (Морозова, 1960; Маслакова, 1981; Bang, Smit in Creta-



Рис. 1. Изменение родового разнообразия планктонных фораминифер на рубежах палеоцена (по Loeblich, Tappan, 1988, fig. 22).

1 – роды появившиеся, 2 – роды существовавшие.

сею..., 1979). Это виды, описанные В.Г. Морозовой: *Eoglobigerina trifolia*, *E. tetragona*, *E. pentagona*, *E. taurica*, *E. hemisphaera* и др. Состав этой группы по сравнению с разнообразной и специализированной фауной конца мела очень беден (около 10 видов). Они еще не имеют ни морфологического, ни видового разнообразия, но практически "мгновенно" расселяются в обоих полушариях (Cretaceous..., 1979 и более поздние публикации по данным глубоководного бурения). Далее в течение датского века часть из них исчезает, однако к этой группе добавляется новая – глобигерини с мелкоячеистой раковиной, что, вероятно, было более прогрессивным признаком, позволившим вытеснить гладкостенных эглобигерин. Возникают новые морфотипы. Появляются гладкостенные глобороталоидные раковины рода *Planorotalites*: глобоконузы с высокотрохоидной раковиной, тонкошиповатой стенкой, имеющие дополнительные устья: примитивные мелкие шиповатые *Acarinina*, представленные небольшим числом видов и в дальнейшем дающие вспышки видеообразования. Первой из них в палеоцене является массовое распространение крупных многокамерных форм с открытым пупком – типа *Acarinina inconstans* Subb. (вид-индекс одноименной зоны), *A. praecursoria* Molog. и др. В это же время появляются и виды рода *Globorotalia* с еще достаточно мелкой компактной раковиной. К середине палеоцена планктонные фораминиферы становятся крупнее, быстро увеличивается видовое разнообразие не только глобигеринид, но и других родов. Начался новый, кайнозойский этап прогрессивного развития планктона. Степень изученности развития планктона дает возможность достаточно точно коррелировать стратиграфическое положение границы мела и палеогена на обширных территориях, а рубежи событий в его развитии служат границами зональной шкалы по планкtonу.

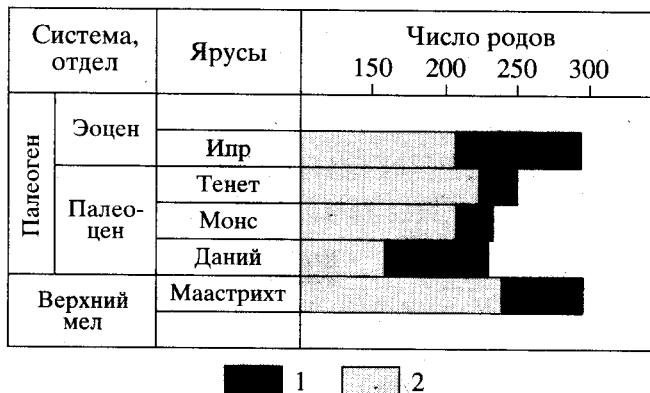


Рис. 2. Изменение родового разнообразия бентосных фораминифер на рубежах палеоцена (по Loeblich, Tappan, 1988, fig. 10).

1 – роды появившиеся, 2 – роды существовавшие.

В начале посткризисного этапа развития популяции планктона хотя и многочисленны, но разрозненные, вследствие чего ареалы видов оконтуриваются с трудом. Вероятно, темпы эволюционных преобразований в посткризисную эпоху были очень высокими, с одновременным изменением признаков во многих популяциях. Поэтому определить центры появления новых таксонов затруднительно. Однако представляется, что возможной “колоны” глобигеринид могла быть Альпийско-Кавказская область океана Тетис. В течение короткого времени, отвечающего зонам P1a и P1b (примерно за 1.5 млн. лет), планктон расселился субглобально. В бассейнах тропического и субтропического поясов видообразование происходило высокими темпами, так что на основании этапности развития планктонной группы выделяются 4–5 зон. В меридиональном направлении снижались и таксономическое, и морфологическое разнообразие планктона, поскольку в более холодноводных бассейнах могли адаптироваться не все виды-иммигранты.

БЕНТОСНЫЕ ФОРАМИНИФЕРЫ

События на границе мела и палеогена отразились и на истории бентосных фораминифер. По данным американских исследователей (Loeblich, Tappan, 1988), исчезло 22 семейства бентосных фораминифер и в датский век появилось 20 новых (рис. 2). Среди исчезнувших семейств было 25% агглютинирующих, в основном специализированных; морфотип некоторых из них был впоследствии утрачен. Наиболее разнообразны и многочисленны были представители отряда Rotaliida. Состав этого отряда также сократился со 101 рода в маастрихте до 89 в даний, но его развитие продолжается и поныне.

Бентос по-разному реагировал на кризисные события, что зависело не только от уровня эволюционного развития группы, но и от приуроченности фауны к определенным фациальным условиям. Одни группы угасали медленно, у других происходило быстрое и полное вымирание. В наибольшей степени оно коснулось высокоспециализированных групп, обитавших в мелководных (вероятно, до 50 м) зонах карбонатного осадконакопления шельфовых морей океана Тетис (Бугрова, 1993, 1994). Сказанное можно проиллюстрировать примером развития отрядов Orbitoidida и Nummulitida.

Появившись в сантоне Альпийско-Гималайской палеобиогеографической подобласти (Григорян, 1986), орбитоидиды в начале кампана переселились в западное полушарие. В маастрихте наблюдается их максимальное таксономическое и морфологическое разнообразие, когда они были богато представлены в обоих полушариях не только общими родами, но и видами. В восточном полушарии в кампанине началось и их постепенное вымирание. Вначале исчезли 2 рода и 6 видов, а в конце маастрихта – 7 родов и 35 их видов. Рубеж мела и палеогена оказался критическим для этой экологически специализированной группы.

В начале палеоцена начался новый этап развития отряда с появления рода Discocyclina. Раковина его первого представителя имеет мелкие размеры и примитивное строение. Он обнаружен в низах датского яруса Северного Кавказа (Бугрова, 1984) и, по данным С.М. Григорян и Н.И. Мревлишвили, присутствует в более высоких горизонтах нижнего палеоцена Закавказья. К середине палеоцена дискоциклины представлены уже несколькими видами на территории от Испании до Сирии, а также на Американском континенте. Таким образом, после вымирания на рубеже мел/палеоген специализированных родов начался новый этап развития отряда, закончившийся в эоцене.

В конце маастрихта одновременно с существованием орбитоидид появляются и первые примитивныеnummulites, находимые в тех же фациальных зонах, например, на Мангышлаке (Ашурев и др., 1987), в Таджикистане (Ашурев, Крейденков, 1973), в Северном Афганистане (Геология..., 1980), в Армении (Григорян, 1986). В датский век достаточно редкие еще nummulites отмечены в Крыму (Ашурев, Немков, 1991), в Пакистане (Kureshy in Cretaceous..., 1979). Возможно, эта часть Тетической области и были центром зарождения новой группы, которая заняла освободившуюся от меловых орбитоидид экологическую нишу. К середине палеоцена nummulites адаптировались, но ареал их 3–5 видов был еще невелик: Закавказье (Григорян, 1986; Мревлишвили, 1984), Северный Кавказ (Бугрова, 1984), восток Средней Азии (Ашурев, Немков, 1978; Бу-

грова, 1991). Однако в конце палеоцена их все еще не очень разнообразные сообщества уже заселяют юг Европы, Северную и Центральную (Мали, Нигерия) Африку, Ближний Восток, Закавказье, юг и восток Средней Азии, Индию, Индонезию. Максимального видового разнообразия (120 видов 4 основных родов) они достигают в среднем эоцене и затем постепенно угасают.

Такое же быстрое развитие и угасание наблюдается и в другой специализированной группе фораминифер – в отряде Rotaliida. Так, в кампане в Карибском регионе появляется первый вид рода *Lockhartia*. В начале палеоцена он мигрирует в восточное полушарие (вероятно, через Транссахарское море, судя по находкам его в Мали В.А. Крашенинниковым, В. Берггреном) и там широко расселяется в обрамлении океана Тетис (Butterlin, Foucard, 1989). Расселение *Lockhartia* и других теплолюбивых родов (*Kathina*, *Smoutina*, *Sakesaria*, *Daviesina*, *Ranikothalia*, *Miscellanea*), также как орбитоидид и нуммулитов, подчинялось климатической зональности. Они заселяли тропическую и субтропическую области от Карибского региона до Афганистана, Пакистана и Индии. В более северных регионах *Lockhartia* известны лишь из мелких, но еще достаточно тепловодных бассейнов Средней Азии, где они обитали совместно с нуммулитами и милиолидами (Бугрова, 1966, 1991), и Западной Европы (Hofker, 1966). Заняв в тропических морях экологическую нишу вымерших орбитоидид, перечисленные роды роталиид быстро адаптировались, прогрессивно развивались и так же быстро угасли.

Обитатели несколько больших глубин шельфа (до 200 м) и агглютинирующие группы примитивного строения претерпели меньшие изменения, хотя и здесь наблюдалось прерывание филогенетических линий, до того прогрессивно развивавшихся.

В некоторых случаях можно говорить о постепенном вымирании бентоса в последнюю фазу перед кризисными событиями. Так, на Северном Кавказе ассоциации фораминифер маастрихта содержали не менее 100 видов, но к концу этого времени разнообразие фауны сократилось до 20–25 видов. Причем численно преобладали несколько видов родов *Cibicidoides*, *Stensioeina*, *Ostangularia*-opportunistic species (по терминологии E. Kauffman, D. Erwin (1995), принятой в настоящей статье). В то же время раковины других видов встречены в небольших количествах (Bugrova, 1996).

Часть меловых форм (survivors) пережила кризисные события и продолжала существовать в начале палеоцена на значительной территории, составляя иногда немалую долю ассоциаций. Например, *Plectina convergens* (Keller), *Bolivinoides delicatulus* (Jones), *Verneuilina kelleri* Moroz., *Sten-*

sioeins caucasica (Subb.), *S. whitei* (Moroz.), *Gavelinella umbilicata* (Brotz.), *Marssonella oxycona* (Reuss), *Ataxophragmoides variabilis* (Orb.) и др. Но в дальнейшем новых линий развития они не дали.

Некоторые роды при сохранении морфотипа утратили видовое разнообразие, и хотя какое-то время в их развитии наблюдаются адаптивные тенденции, в дальнейшем они постепенно вымирают. Так, одностороннее развитие признаков без дивергенции наблюдается в родах *Coleites* (палеоценовый *C. reticulosus* (Plumm.) и *C. unicus* Bugr. из нижнего эоцена Крыма), *Pyramidina* (датский вид *P. curvisuturata* (Brotz.) и зеландский *P. crassa* Brotz.), *Karterria* (*K. fallax* Rzehak из верхов мела – палеоцена и *K. grata* Burg. из нижнего эоцена востока средней Азии). Вновь появившиеся виды или эндемичны, или их ареалы невелики и разрознены.

В некоторых случаях роды, достигшие достаточно высокой степени специализации и таксономического разнообразия, вымирают в конце маастрихта, но в боковых ветвях их развития преобразования могут продолжаться. Примером является род *Pseudogavelinella Voloshina*. В меловое время он был представлен видами "Anomalina" *daina* (Mjatl.), *A. infrasantonica* Balakhm., *A. costulata* Marie, *A. clementiana* (Orb.), *A. pseudoexcalata* Kalinin (Василенко, 1954). В кампане появляется вид *P. usakensis* (Vass.) с высокой центральной частью спиральной стороны. Такое строение является уже признаком рода *Pilleussella* J. Nikitina. Этот морфологический тип существовал в течение маастрихта (*P. saueuxi* (Lappar.) с подвидами *saueuxi* и *mangyschlakensis*) и сохранился в палеоцене (рис. 3). После кризисного события он проявился у видов *Pilleussella caucasica* (Moroz.) – датский ярус, *P. velascoensis* (Cushm.) и *P. pilleus* (Vass.) – даний-зеландий. Первые два вида являются представителями относительно глубоководных ассоциаций (Северный Кавказ, Копетдаг), в то время как *P. pilleus* встречается в мелководных фациях шельфа, обычно в карбонатных и карбонатно-терригенных фациях (Мангышлак, платформенная часть западной Туркмении).

Некоторые виды, появившиеся незадолго до кризисных событий и занимавшие подчиненное положение в сообществах, после кризиса становятся родоначальниками новых линий прогрессивного развития (progenitor taxa). К ним можно отнести виды родов *Falsoplanulina* и *Brotzenella*.

Предковый вид *Falsoplanulina ekblomi* (Brotz.) известен с маастрихта. В палеоцене от него начинаются две линии развития, в одной из которых в конце раннего эоцена обособляется короткоживущий специализированный вид *F. balakhmatovae* (Burg.). В другой линии с появлением ряда переходных форм развитие продолжается в течение всего эоцена (рис. 4).

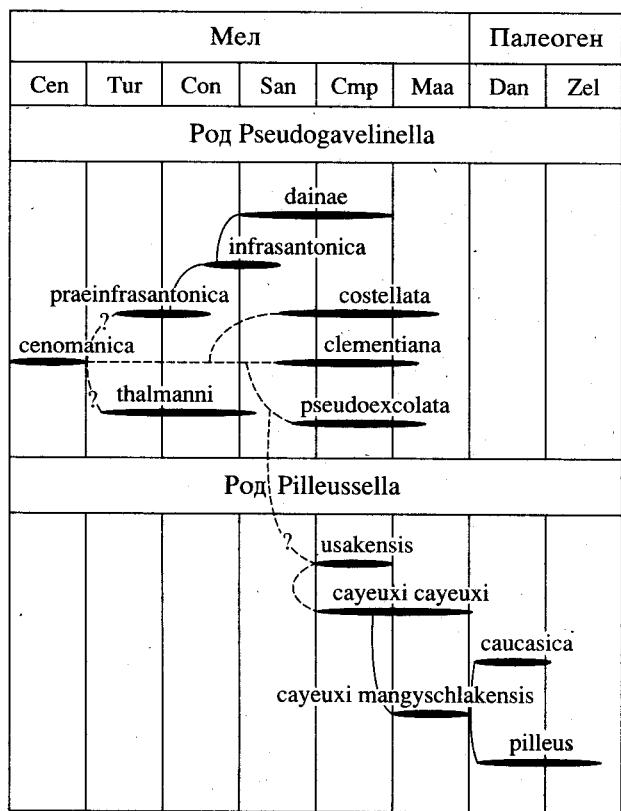


Рис. 3. Схема предполагаемых генетических связей видов родов *Pseudogavelinella* и *Pilleussella*.

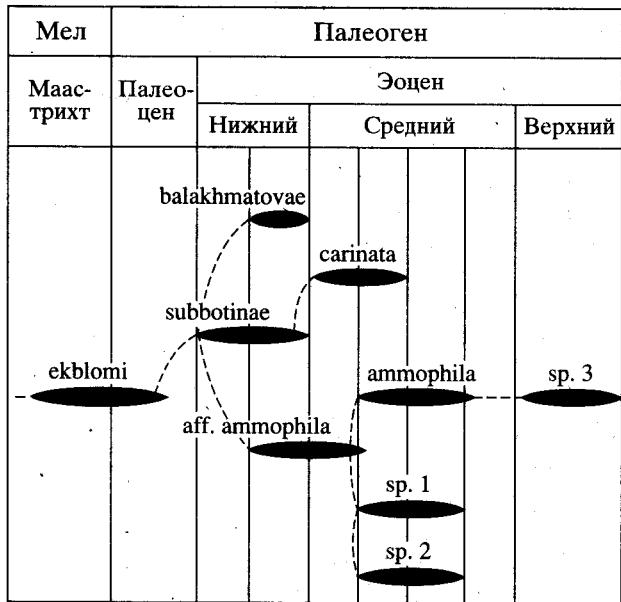


Рис. 4. Схема предполагаемых генетических связей видов рода *Falsoplanoolina*.

В роде *Brotzenella* (Бугрова, 1983; Bugrova, 1996) уже на ранних этапах возрождения наблюдается дивергенция, выразившаяся в появлении от сохранившегося вида *B. praeacuta* (Vass.) подви-

дов *praeacuta*, *elongata*, *subspiraerica*. В дальнейшем наблюдается прогрессивное развитие, повторяющее развитие этого рода в мелу: от мелких уплощенных форм к более крупным, с большим числом камер в наружном обороте; в период расцвета (средний эоцен) значительно видовое разнообразие рода, обширны ареалы популяций высокой плотности его видов. Интересно отметить внезапное появление и исчезновение в разрезах Северного Кавказа и Малого Балхана (Туркмения) в зоне *Globorotalia angulata* крупных раковин *Brotzenella aff. monterelensis* (Marie) (иногда упоминаемых в литературе под названием "taylorensis" и внешне сходных с другим меловым видом *B. dayi* (White), имеющим меньшее число камер). Их морфологические признаки близки к таковым сенонского вида, и даже использование биометрических методов не дало надежного их разделения (Бугрова, 1978). Вероятно, этот вид можно рассматривать как "lazarus taxon", имеющий некоторые новые признаки.

Многочисленные и разнообразные представители отряда *Nodosariida* не претерпели существенных изменений на кризисном рубеже. Характерные для конца мела роды продолжают развиваться и в палеоцене; изменения произошли в основном на видовом уровне. Однако в этой группе наблюдаются адаптивные поиски комбинаций старых морфотипов. В середине палеоэоцена (зоны *Globorotalia angulata* и *G. conicotruncata*) на Северном Кавказе, Малом Балхане и Западном Копетдаге появляется и быстро исчезает очень своеобразный род. Раковины трех генераций его единственного вида обладают признаками родов *Lenticulina* (форма В), *Planularia* (A1), *Palmula* (A2), и, кроме того, все имеют характерное сложное строение устья, напоминающее устье у *Cribrolenticulina*. При этом лентикулиновидные раковины генерации В, которая рассматривается как генетически более консервативная (Фурсенко, 1978), преобладают в популяциях всех местонахождений. Редкие раковины генерации A2 (уклоняющиеся формы) встречены лишь на Западном Копетдаге. Можно полагать, это была слепая ветвь развития рода *Lenticulina*.

Прогрессивным в развитии лентикулиниин оказалось появление как закрепившегося признака спирально-плоскостного навивания (Бугрова, 1985) у рода *Turkmeniella* (nom. correct. pro *Turkmenella* Bugrova, 1985). В палеоцене началось широкое расселение его видов: *T. darwazaensis* (Balakhm.) (датский ярус Западной и Центральной Туркмении), *T. klagshamnensis* (Brotz.) и *T. bzurae* (Pozaryska) (палеоцен Южной Швеции, Польши, Восточно-Европейской платформы, Прикаспийской низменности); последний вид встречается в Западной Туркмении, а также в Египте (Speijer, 1994, pl. IX, fig. 4). Расцвет рода приходится на средний эоцен.

Центры появления новых таксонов планктона и бентоса обычно трудно установить. Для всех видов требуется какое-то время на их миграцию. Для планктонных фораминифер оно было незначительным, и в течение палеоцена планктонная группа расселилась субглобально, пройдя в своем развитии несколько этапов. Хотя при расселении бентоса встречается больше препятствий (как географических, так и экологических), но и он быстро распространился в течение палеоцена благодаря своей плавучести в ювенильной стадии, поверхностным океаническим течениям (Berggren, Aubert, 1975, fig. 1) и иному, чем сейчас, расположению шельфовых зон (Barron and al., 1981). Так что виды-иммигранты играли значительную роль в формировании региональных посткризисных ассоциаций.

Примером является распространение в обоих полушариях к северу и югу от экватора палеоценовой "Тетической карбонатной фауны" (по Berggren, 1974), палеоценовой фауны типов "Midway" и "Velasco" (Berggren, Aubert, 1975, fig. 1; Speijer, 1994; Petters, 1979; Morkhoven et al., 1986 и др.).

Из Карибского региона (где она была впервые описана) фауна двух последних типов распространялась на обширной территории, вероятно, благодаря переносу экваториальными течениями и течением Гольфстрим, которое направлялось в северную Атлантику, к берегам Европы и, как можно судить по новым находкам фауны, достигало юго-восточного побережья Карского моря. В составе фауны этих двух типов насчитывается не один десяток видов-космополитов, число которых может оказаться еще большим при едином понимании и наименовании видов.

Тетическая (или средиземноморская) фауна, правда, несколько обедненная, встречена в Крыму по р. Кача Е.К. Шуцкой, в скважинах Бахчисарайского района М.В. Ярцевой и на Тарханкутском п-ве (данные автора по коллекционным материалам В.Г. Морозовой), на востоке Средней Азии и в Северном Афганистане.

Многие виды мидвейского шельфового комплекса (глубин 50–200 м) на территории бывшего СССР распространены в регионах, относимых к разным палеобиогеографическим районам: на Восточно-Европейской равнине, Скифской плине, Предкавказье, западе Средней Азии, в Прикаспийской впадине, Мангышлаке, Тургайском прогибе. Виды более глубоководного (глубже 200 м) комплекса фораминифер типа "Velasco" известны из палеоцена Северного Кавказа и Западной Туркмении.

Климатическая зональность сказалась на родовом составе бентоса, что особенно заметно при сравнении ассоциаций из разрезов Мали, Нигерии, Южной Скандинавии, Польши, Восточно-Европейской равнины, юга и севера Западной

Сибири. От тропической зоны к полюсам сокращается таксономическое и морфологическое разнообразие, повышается роль таксонов более примитивного строения. Сказались и местные условия на количественных соотношениях видов разных родов, экологических типах фауны, числе эндемичных форм.

Таким образом, на основании рассмотрения динамики таксономического и частично морфологического разнообразия фораминифер можно сказать, что на рубеже мела–палеогена происходило быстрое вымирание фауны, которое для отдельных таксономических групп оказалось катастрофическим. Это коснулось в основном планктонных фораминифер, обитателей приповерхностных вод, среди которых преобладали таксоны высокого эволюционного уровня развития. На основе единичных переживших видов более примитивного строения появились новые группы и новые морфотипы.

Среди бентоса события на этом рубеже также привели к исчезновению некоторых, в основном специализированных таксонов – обитателей мелководья. Из переживших форм часть какое-то время продолжала существовать без особых морфологических изменений и затем вымерла. В других группах начались адаптивные морфологические преобразования. Достаточно быстро прогрессивное развитие фораминифер в разных ветвях уже к середине палеоцена привело к восстановлению видового разнообразия этой фауны.

Автор благодарна Т.Н. Корень, привлекшей мое внимание к проблеме выживания фауны на кризисных рубежах.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 64810).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ашуроев А.А., Крейденков Г.П. О находке раннепалеоценовых и позднемеловых нуммулитов в Юго-Западном Таджикистане // Докл. АН СССР. 1973. Т. 210. № 6. С. 1401–1404.

Ашуроев А.А., Найдин Д.П., Немков Г.И. Нуммулиты и орбитоиды верхнего маастрихта Мангышлака // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295. № 5. С. 1184–1187.

Ашуроев А.А., Немков Г.И. Палеоценовые нуммулиты Таджикской депрессии, их палеоэкология и стратиграфическое распространение. Душанбе: Ифрон, 1978. 170 с.

Ашуроев А.А., Немков Г.И. Первые находки нуммулитов в датских отложениях Крыма // Докл. АН СССР. 1991. Т. 316. № 2. С. 464–467.

Бугрова Э.М. Нахodka рода *Lockhartia* в палеоцене СССР // Палеонтол. журн. 1966. № 2. С. 122–125.

Бугрова Э.М. Использование многомерного анализа при изучении некоторых роталоидных фораминифер // Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 32–41.

Бугрова Э.М. Изменчивость и формообразование палеогеновых фораминифер // Вопросы микропалеонтол. 1983. Вып. 26. С. 53–62.

Бугрова Э.М. Нуммулиты в палеогеновом разрезе р. Кубань (Северный Кавказ) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 2. С. 376–378.

Бугрова Э.М. Новые спирально-плоскостные нодозарииды // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 42–51.

Бугрова Э.М. Нуммулиты и дискоциклины палеогена востока Средней Азии // Извест. АН СССР. Сер. геол. 1991. № 1. С. 58–70.

Бугрова Э.М. Расселение позднемеловых и палеогеновых крупных фораминифер в окраинных морях океана Тетис. Тез. 39 сессии ВПО. 1993. С. 20–22.

Бугрова Э.М. Развитие и расселение фауны в посткризисную эпоху (фораминиферы раннего палеогена). Тез. 40 сессии ВПО. Л., 1994. С. 5–7.

Василенко В.П. Аномалиниды. Л.: Госоптехиздат, 1954. 282 с.

Введение в изучение фораминифер. Л.: Недра, 1981. 211 с.

Геология и полезные ископаемые Афганистана. Кн. I. М.: Недра, 1980. 535 с.

Григорян С.М. Нуммулиты и орбитиды Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1986. 216 с.

Маслакова Н.И. Подкласс Foraminifera // Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981. С. 4–26.

Морозова В.Г. Зональная стратиграфия датско-монтских отложений СССР и граница мела с палеогеном // Междунар. геолог. конгресс, XXI сессия. Докл. сов. геол. Пробл. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 83–100.

Мревлишвили Н.И. О времени появления первых нуммулитов в средиземноморской провинции и сопредельных регионах // Тр. Тбилиси. гос. ун-та. Географ. и геол. 1984. Т. 231. № 5. С. 15–25.

Фурсенко А.В. Введение в изучение фораминифер. Новосибирск: Наука, 1978. 242 с.

Barron E.J., Harrison C.G.A., Sloan J.L., Hay W.W. Paleogeography, 180 million years ago to the present // Eclogae geol. helv. 1981. V. 74. P. 443–470.

Berggren W.A. Paleocene benthonic foraminiferal biostratigraphy, biogeography, and paleoecology of Libia and Mali // Micropaleontol. 1974. V. 20. № 4. P. 449–464.

Berggren W.A., Aubert J. Paleocene benthonic foraminiferal biostratigraphy, paleobiogeography and paleoecology of Atlantic-Tethyan regions: Midway-type fauna // Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 1975. V. 18. № 2. P. 73–192.

Blow W. Deep Sea Drilling Project. Leg 6. Foraminifera from selected samples // Init. Rep. DSDP. 1971. V. 6. Wash. P. 1013–1026.

Bugrova E. Recovery of North Caucasus foraminiferal assemblages after the pre-Danian extinctions // Biotic Recovery from Mass Extinction Events. Geol. Soc. Spec. Publ. N102. 1996. P. 337–342.

Betterlin J., Foucarde E. Extension stratigraphique et distribution géographique du Lockhartia Davies, 1932 (Foraminifère, Rotaliidae) // Rev. Micropaleontol. 1989. V. 31. № 4. P. 225–242.

Cretaceous-Tertiary Boundary Events. Symposium. II. Proceedings. University of Copenhagen. 1979. P. 5–250.

Hofker J. Maastrichtian, Danian and Paleocene Foraminifera // Palaeontographica. 1966. Suppl. 10. 376 p.

Jauhri A.K. Recovery of the larger benthic foraminifera after the terminal Cretaceous Event in the South Shillong region, NE India // The Role of Impact Processes in the Geological and Biological Evolution of Planet Earth. Abstracts. Ljubljana, 1996. P. 38.

Kauffman E.G., Erwin D.H. Surviving mass extinctions // Geotimes. 1995. V. 40. № 3. P. 14–17.

Keller G. Extended period of extinctions across the Cretaceous/Tertiary boundary in planktonic foraminifera of continental-shelf sections: Implications for impact and volcanism theories // Bull. Geol. Soc. Amer. 1989. V. 101. № 11. P. 1408–1419.

Loeblich A., Tappan H. Foraminiferal evolution, diversification, and extinction // J. Paleont. 1988. V. 62. № 5. P. 695–714.

Morkhoven T.P.C.M., Berggren W., Edwards A.S. Cenozoic cosmopolitan deep-water benthic Foraminifera // Bull. Centr. Rech. Explor.-Product. Elf-Aquitaine. 1986. Mem. 11. P. 5–421.

Petters S.W. Nigerian Paleocene Benthonic Foraminiferal Biostratigraphy, Paleogeology and Paleobiogeography // Marine Micropaleontol. 1979. V. 4. № 1. P. 85–89.

Smit J. Discovery of a planktonic foraminiferal association between the Abathomphalus mayaroensis zone and the "Globigerina" eugubina zone at the Cretaceous-Tertiary boundary in the Barranco del Gredero (Caravaca, SE Spain): a preliminary report I, II // Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. 1977. V. 80. № 4. P. 280–301.

Speijer R.P. The differential effect of the P/E boundary event on extinction and survivorship in shallow to deep water Egyptian benthic foraminiferal assemblages. Utrecht: Facult. Aardwetenschappen, Universit. Utrecht. 1994. № 124. P. 121–168.

Рецензенты Л.А. Невесская, А.Ю. Розанов