

УДК 551.461.8

МАССОВОЕ ВЫМИРАНИЕ МОРСКОЙ БИОТЫ НА РУБЕЖЕ ОРДОВИКА И СИЛУРА В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

© 2014 г. М. С. Бараш

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

e-mail: barashms@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2013 г.

В конце ордовика произошло первое из пяти великих массовых вымираний фанерозоя (445.6–443 млн л. н.), когда погибло до 86% видов морских организмов. Предпосылками стрессовых условий были быстрое возникновение материкового оледенения Гондваны, обусловленное ее положением в области южного полюса, похолодание, изменение гидродинамики во всей толще океанских вод и соответствующее понижение уровня моря, которое сократило площадь шельфов и мелководных бассейнов – основную экологическую нишу ордовикской морской биоты. Как и при других массовых вымираниях, здесь также имели место вулканизм и импакт-события, а, следовательно, сокращение фотосинтеза и биопродуктивности, разрушение пищевых цепей и аноксия. Уникальную роль сыграло появление и развитие наземных растений и развитие микрофитопланктона, которые в процессе фотосинтеза связывали атмосферную CO_2 , способствовали исчезновению парникового эффекта и переходу глобальной климатической системы от парниковой к ледниковой моде.

DOI: 10.7868/S0030157414050013

В течение фанерозоя (542 млн лет) происходило общее поступательное развитие биоты, которое нарушалось более или менее значительными эпизодами сокращения биоразнообразия. Среди них выделяются катастрофические эпизоды массовой гибели организмов. Эти эпизоды представляют наибольший интерес, т.к. их детальное изучение дает возможность выявить абиотические факторы, которые влияли или могли повлиять на развитие биоты. Дж. Сепковски [26] определяет массовое исчезновение как существенное увеличение количества исчезновений (вымираний), которое претерпел более чем один широко географически распространенный высокий таксон в течение относительно короткого интервала геологического времени. При массовых вымираниях охваченная этим процессом географическая площадь имеет субглобальный масштаб.

Катастрофические вымирания, когда на Земле исчезало более 75% видов в течение геологически коротких интервалов, относят к “великим массовым исчезновениям”. В течение фанерозоя выделено пять великих вымираний: ордовикское, девонское, пермское, триасовое и меловое. Причины массовых вымираний биоты особенно четко выявляются при изучении именно этих событий.

Первое из пяти “великих массовых вымираний” фанерозоя произошло в конце ордовика, в хирнантском веке. Оно началось на рубеже катийского и хирнантского веков ордовика (445.6 млн л. н.) и завершилось на рубеже ордовика и силура около

443 млн л. н. Вымерло более 25% семейств, 49–57% родов, 86% видов организмов [4, 5, 28, 31].

На основе статистического анализа [27] выделено три эволюционные фауны (кембрийская, палеозойская и современная). В ордовике палеозойская фауна, в которой доминировали фильтрующие организмы, стала главным компонентом биоты морских шельфов. По сравнению с кембрием биоразнообразие увеличилось на порядок (рис. 1). Пик биоразнообразия в ордовике совпадает с подъемом уровня моря, который был самым высоким в фанерозое. Шельфы материковых плит, разъединенные океаническими пространствами, отличались эндемичными фаунами.

Однако конец ордовика знаменуется крупнейшим глобальным биотическим кризисом. Эта катастрофа по своему масштабу уступает только великому вымиранию на рубеже перми и триаса. Массовое вымирание в конце ордовика отличается от других, оно не происходило в течение единого интервала, а представляло собой сложную последовательность изменений условий среды и соответствующих колебаний биоразнообразия в интервале не менее одного млн лет. Массовое вымирание произошло в основном за счет палеозойской и кембрийской эволюционных фаун. Оно затронуло все пелагические формы и многие таксоны глубокого шельфа. Вымирание морской биоты происходило в две фазы (рис. 2). Исчезла большая часть конодонтов: в одном из немногих районов, где имеется непрерывный разрез через границу ордовика и силура, на о. Антикости, из

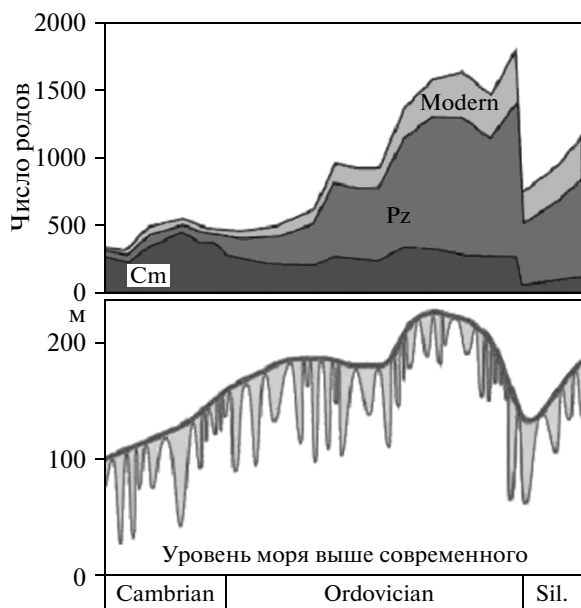


Рис. 1. Корреляция числа родов морских беспозвоночных [35] и глобальных колебаний уровня моря (по [17], с изменениями).

Эволюционные фауны: Cm — кембрийская, Pz — палеозойская, “Modern” — современная.

38 видов вымерли 33 [3]. В разрезах высокоширотных осадков Гондваны конодонты полностью исчезли. Из общей численности около 100 видов конодонтов ордовика только 20 видов отмечено в силуре. В переходной зоне, наряду с вымиранием конодонтов, обнаружено появление новых видов. По данным Армстронга [2], возникшие виды про-

изошли от глубоководных или батимальных, а вымирание затронуло шельфовые таксоны. Вымерло также 80% родов наутилоидов.

Число родов трилобитов уменьшилось с 113 в позднем ордовике до 45 в начале силура. Полагают, что вымерли все трилобиты, у которых личиночные или зрелые формы вели пелагический образ жизни и были широко распространенными [13], а выжили виды с бентическими личиночными стадиями и, соответственно, ограниченными возможностями расселения. В сообществах брахиопод вымерло 150 из 180 родов. Мшанки пострадали в меньшей степени, чем трилобиты и брахиоподы. В Лаврентийском и Балтийском регионах вымерло 44% родов [34]. Двустворчатые моллюски, активно развившиеся в ордовике, особенно в прибрежных сообществах, в условиях кризиса потеряли 24 из 40 родов [16]. Погибло 60–70% родов кораллов. Биотический кризис затронул также планктонные организмы — хитинозоа и акритархов. В результате гибели большинства рифообразующих организмов на несколько миллионов лет почти полностью прекратилось развитие рифовых построек, хотя в целом состав рифообразующих таксонов в силуре сохранился (табулятные кораллы и строматопориды).

Соотношение масштабов и специфики вымираний в двух фазах конца ордовика изучено в разрезах Южного Китая [23]. Во время первой фазы исчезло 59.2% родов и во время второй — 47.4%. Соответственно соотношение гибели родов брахиопод — 56.4 и 43.3%, трилобитов — 72.2 и 33.3%, граптолитов — 61.1 и 50%. Для этих организмов первая фаза была более губительна, чем вторая. С

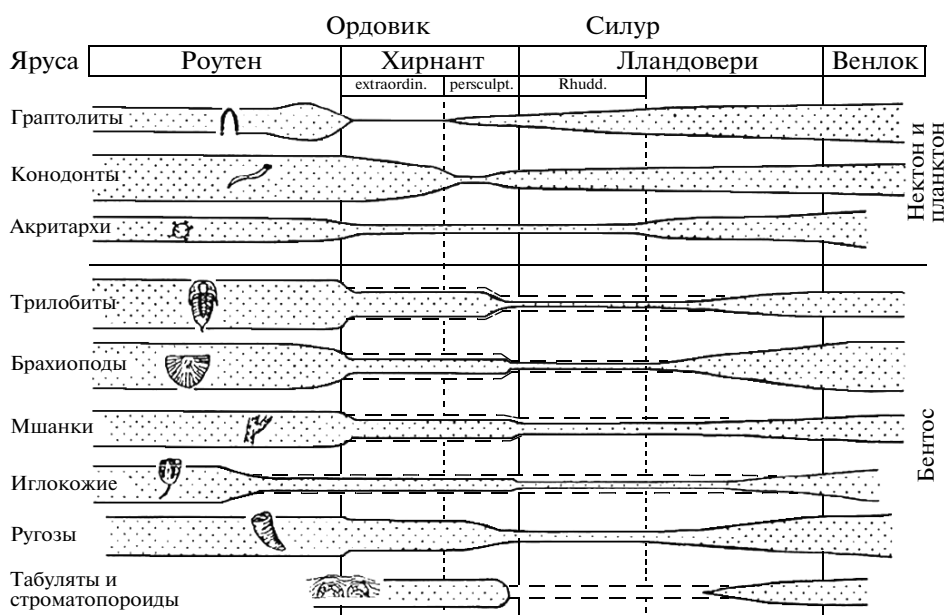


Рис. 2. Изменения разнообразия некоторых таксонов во время позднеордовикского кризиса (по [16], с изменениями).

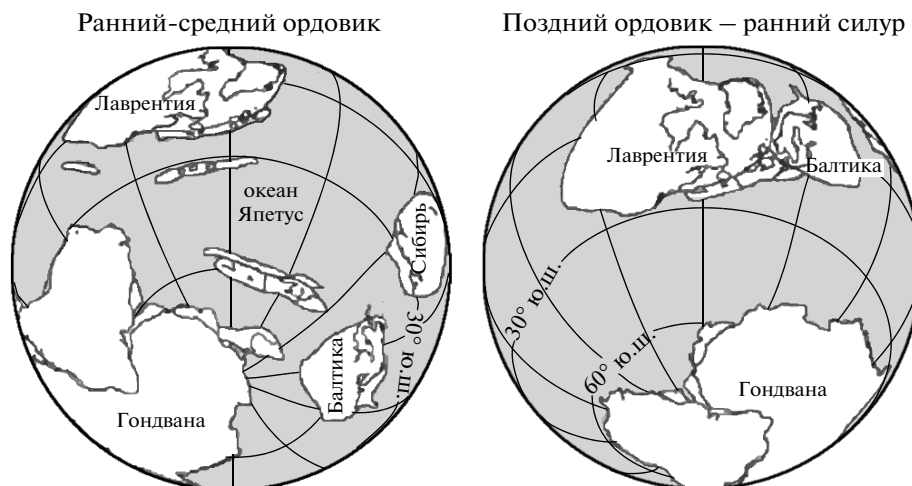


Рис. 3. Перемещения литосферных плит в ордовике: Гондвана занимает область вокруг Южного полюса, океан Япетус исчезает благодаря сближению континентов Лаврентия и Балтика к концу ордовика (по [20], сокращено).

другой стороны, скорость вымирания ругозных кораллов в двух фазах составляет соответственно 37.5 и 60%, возможно благодаря потеплению, аноксии и смене субстрата во время второй фазы. У границы ордовика и силура произошла существенная смена комплексов граптолитов, но смена сообществ брахиопод и трилобитов произошла на 2–3 млн. лет позже. После ордовикского события массового исчезновения фильтрующие организмы (брахиоподы, трилобиты, кораллы, мшанки и иглокожие) почти исчезли в глубоководных районах.

Итак, массовое вымирание в конце ордовика происходило в течение двух фаз, разделенных чрезвычайно сильным, но относительно коротким оледенением. Это вымирание было тяжелым кризисом для бентосных форм (лучше сохранились рифовые таксоны), но еще более катастрофическим для пелагических (фитопланктона, граптолитов и трилобитов с пелагическими стадиями жизненного цикла).

Каковы были факторы массового вымирания в ордовике? Общие палеогеографические условия вымирания возникли в результате движения Гондваны в область Южного полюса, что создало условия для глобального похолодания и материкового оледенения в Южном полушарии.

При раздвижении материковых плит в течение ордовика образовались обширные площади молодой коры и уровень моря достиг высшего уровня в фанерозое, возможно более чем на 200 м выше современного [17]. После интервала парникового климата, который был характерен для этого периода, в конце ордовика наступило похолодание, которое, как полагают многие исследователи, наряду с понижением уровня океана, привело к массовой гибели (рис. 3). В районах, бывших в позднем ор-

довике частями Гондваны (северная Африка, области в южной Европе и Южной Америке), имеются геологические доказательства оледенения — диамиктовые отложения, “валунные мостовые”. Гондвана была покрыта ледниковым щитом, и ледниково-морские отложения проникали до 45° ю.ш. В большинстве районов последний век ордовика, хирнантский, содержит стратиграфический перерыв. Возможно, он объясняется размывом отложений при усилении придонных течений в связи с образованием холодных вод у приполярных окраин Гондваны. Во время образования Гондванского ледникового щита уровень моря понизился, по разным оценкам, на 40–100 м.

По изотопной палеотермометрии температуры в тропическом океане в конце ордовика оцениваются в 32–37°C, за исключением кратковременного похолодания на ~5°C. В это же время объем материкового оледенения достиг или превысил позднеплейстоценовый ледниковый максимум, произошла крупная пертурбация углеродного цикла, и имело место массовое вымирание [12]. Согласно ряду исследований [24 и др.], глобальное похолодание в конце ордовика не было внезапным. Температуры и уровень моря понижались с середины позднего ордовика, что сопровождалось сокращением биоразнообразия намного раньше хирнантского оледенения, которое было лишь финальной стадией похолодания [15, 29] (рис. 4).

Если принять, что оледенение приполярной Гондваны возникло при обстоятельствах, подобных обстоятельствам кайнозойского материкового оледенения Антарктиды (положение материковой массы у Южного полюса, возникновение Циркумантарктического течения и др.), то важной причиной кризиса является горизонтальное движение литосферных плит.

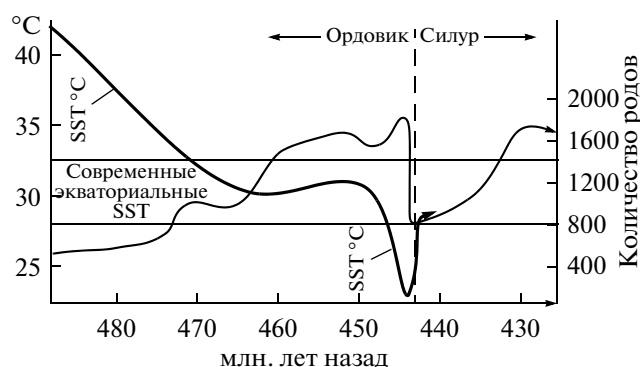


Рис. 4. Изменения температуры поверхности океана (Sea Surface Temperature – SST) и биоразнообразия (по [15], с изменениями).

Колебания соотношения стабильных изотопов кислорода и углерода в это время показывают резкие экологические изменения [9] – развитие бескислородных условий и изъятие из морских вод легкого изотопа кислорода при образовании Гондванского ледникового покрова. Сопутствующая оледенению регрессия должна была привести к резкому сокращению мелководных прибрежных экологических ниш. Согласно изотопно-углеродным данным значительно сократилась биопродуктивность. Двухфазность позднеордовикского вымирания, как предполагается, связана сначала с внезапным оледенением Гондваны, а затем с его быстрым исчезновением.

Первый пульс вымирания имел место у границы катийского и хирнантского веков и был близок к интервалу быстрого роста ледникового щита на Гондване. С началом оледенения у берегов приполярной Гондваны начали формироваться холодные, обогащенные кислородом воды, которые погружались и распространялись по дну океана, подобно современной Антарктической придонной водной массе. Обогащение кислородом придонных вод должно было быть стрессом для организмов, приспособившихся к малоокислородным, но богатым питательными веществами условиям (граптолиты, трилобиты, брахиоподы и др.). Вторая фаза позднеордовикского вымирания была более значительной и в большей степени затронула биоту среднего и внешнего шельфа [16]. Авторы предполагают следующую последовательность:

1) докризисная фаза (роутейский век): бескислородные глубоководные условия и соответствующий бентос, накопление черных сланцев, развитие граптолитов в верхнем горизонте бескислородной зоны, продуктивные поверхностные воды с пелагическими трилобитами, образование карбонатных платформ;

2) первая фаза вымирания (начало хирнантского века, 445.6 млн. л. н.): начало оледенения Гондваны, вентиляция океана холодными и обо-

гащенными кислородом придонными водами, почти полное исчезновение граптолитов, похолодание достигает тропиков, регрессия, карст карбонатных шельфовых платформ, сокращение площади мелководной среды обитания;

3) вторая фаза вымирания (конец хирнантского века, 443.7 млн. л. н.): потепление, дегляциация, восстановление бескислородных глубоководных условий, трансгрессия, широкое распространение области накопления черных сланцев вплоть до внешнего шельфа, развитие граптолитов.

Изотопно-углеродная кривая отражает основные изменения условий среды. Соответствие между хеостратиграфией и биостратиграфией в разрезах в Эстонии и Латвии и Неваде [8] подтверждает, что изотопно-углеродный профиль имеет хроностратиграфическое значение. Полученная по $\delta^{13}\text{C}$ хроностратиграфическая шкала использована для высоко-разрешающей межрегиональной корреляции и определения последовательности биотических изменений в зависимости от изменений условий среды (рис. 5).

В позднем ордовике произошла глобальная пертурбация углеродного цикла. В хирнанте была одна из наиболее крупных короткопериодных экскурсий $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ фанерозоя – до 8‰ [25].

Соотношение изотопов стронция в морской воде определяется интенсивностью субаэрально-выветривания континентальной коры, при котором в океан поступает больше радиогенного стронция, или поступлением менее радиогенного стронция из молодых базальтов. Ордовик характеризуется крупным падением соотношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (с ~ 0.7090 до ~ 0.7079), что объясняется сокращением скорости тектонического поднятия при ослаблении горообразовательных процессов в Африке [21, 32], соответственным сокращением скорости наземной эрозии и возросшей подводной гидротермальной активностью. Возрастание $p\text{CO}_2$ в атмосфере вследствие редукции силикатного выветривания в конечном счете вело к потеплению и дегляциации [37].

Экспедиция изотопно-кислородного профиля в этих разрезах начинается на том же уровне, на котором начинается изотопно-углеродная экскурсия, а также происходят фациальные изменения, которые маркируют начало гляцио-эвстатического понижения уровня моря. Увеличение $\delta^{18}\text{O}$ было следствием как увеличения объема ледникового щита Гондваны, так и постепенного падения температуры. Последовавший затем подъем уровня моря и падение $\delta^{18}\text{O}$ отражают окончание оледенения.

Общий анализ бентической фауны в Балтийском регионе показывает, что первая фаза исчезновения организмов коррелируется с резким началом изотопной экскурсии в начале хирнанта, но вымирания продолжаются и позже. Вымира-

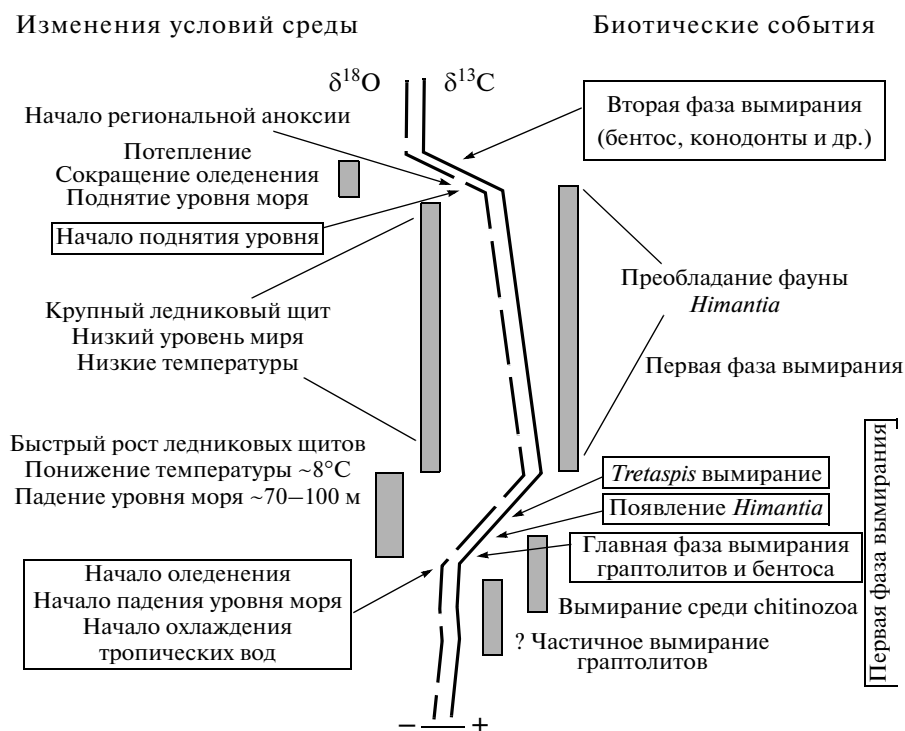


Рис. 5. Обобщенная схема, показывающая последовательность изменений среды и биотических событий в конце ордовика в регионах Балтики и Невады (по [8], с изменениями).

ния второй фазы также соответствуют интервалу изменения условий среды.

Обилие органического вещества, колебания $\delta^{13}C_{org}$ и $\delta^{34}S_{sulf}$ в разрезах рубежа ордовика и силура в Южном Китае также показали крупные климатические колебания, изменения уровня моря и многократное возникновение аноксии в водной толще, которые могли быть непосредственной причиной биотического кризиса [36]. Вероятно, токсичные воды поднимались к поверхности, что вызвало массовую гибель граптолитов, брахиопод и трилобитов. Массовое исчезновение конодонтов имело место в начале дегляциации [7].

Перед хирнантским оледенением было средне-ашгиллское глобальное потепление, что доказывается смещением низкоширотной бентической фауны трилобитов и брахиопод в высокие широты и повышением эндемизма на низких широтах [14]. Эпизоды потепления (поднятия уровня) и похолодания — роста оледенения (понижения уровня) чередовались несколько раз, что последовательно сокращало биоразнообразие.

Результаты моделирования с учетом материковых льдов и общей циркуляции показывают, что рост и сокращение ледниковых щитов в позднем ордовике сильно зависели от колебаний атмосферной pCO_2 и изменений параметров инсоляции с частотой 30–40 тыс. лет [18]. Седиментологический анализ гляциально-морских отложений

в Африке дает возможность предположить, что две фазы полного развития ледникового щита на материковом шельфе представляют полный цикл оледенения, с началом которого связано начало массового вымирания. Во время отступления ледяного покрова с шельфа началась вторая фаза позднеордовикского массового вымирания. Предполагается, что рост ледникового покрова контролировали колебания эксцентриситета (периодичность 0.1 млн. л.). Два цикла полного оледенения продолжались 0.2 млн. л. Следовательно, минимальная продолжительность первого вымирания была около 0.3 млн. л. [33].

Похолоданию могло способствовать появление и активное развитие первых наземных растений, которые изымали из почвы большое количество кальция, магния, фосфора и железа. В результате удаления ионов кальция и магния образовывались новые минералы, в частности, карбонаты, которые связывали атмосферный углекислый газ. В свою очередь, попадание в моря фосфора и железа спровоцировало бурное развитие живых организмов, в частности микрофитопланктона — акритархов, которые также стали забирать углекислый газ из атмосферы. В результате в углеродном цикле планеты произошли значительные изменения, что привело, в конце концов, к снижению содержания углекислого газа в атмосфере (рис. 6). Как следствие, снизилась

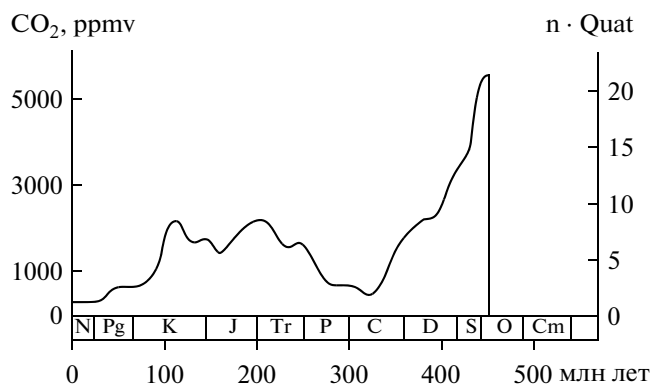


Рис. 6. Концентрация двуокси углерода в атмосфере в фанерозое, осреднение по 30 млн. лет (по [22], с изменениями).

Шкала справа – кратное превышение концентраций над средним четвертичным уровнем.

температура и последовательно наступило несколько ледниковых периодов [19].

Как видно из рис. 6, концентрация CO_2 в атмосфере начала резко падать, начиная с позднего ордовика, и позже в течение фанерозоя никогда не поднималась до раннепалеозойских значений. Как следствие, характерный для ордовика парниковый

климат сменился ледниковым, последовательно наступило несколько ледниковых периодов.

На массовое вымирание конца ордовика могла повлиять вулканическая деятельность. В раннем ордовике континенты Лаврентия, Сибирский и Балтика были независимыми, но Балтика начала движение к Лаврентии (рис 2). В течение этого периода южные континенты были объединены в континент Гондвана. Основным горообразовательным процессом была Таконская орогения, начавшаяся еще в кембрии. Океан Япетус был поглощен субдукцией, сформировав террейны [20]. В начале позднего ордовика 460–450 млн. л. н. вулканы вдоль зоны субдукции окраины океана Япетус и на островных дугах выбрасывали в атмосферу гигантские количества вулканического пепла и большие объемы CO_2 , вызывая парниковый эффект.

Распространенные в Южном Китае, Северной и Южной Америке и Европе бентонитовые глины содержат минералы, характерные для кислых вулканических пеплов, и являются продуктом их диагенетического метаморфизма в морских условиях. Эти слои пепла обычно имеют мощность менее 20 см, но в некоторых случаях достигают 1–2 м и более, и прослеживаются на площадях в млн. кв. км. Источниками извержений были вулканические дуги и зоны субдукции вдоль восточного края Лаврентийского щита. Эти извержения были, вероятно, крупнейшими в течение фанерозоя [6] и должны были оказать сильное влияние на атмосферу и биосферу.

Изотопно-кислородное отношение в апатите конодонтов показало повышение $\delta^{18}\text{O}$ на 1.5‰ непосредственно над мощным пепловым слоем, что отражает внезапное, но краткое оледенение перед главным хирнантским оледенением, подтверждая, что это крупное вулканическое событие повлияло на позднеордовикский климат [10]. К концу позднего ордовика эмиссия вулканогенных компонентов прекратилась. Гондвана к этому времени достигла или приблизилась к полюсу и большей частью была охвачена оледенением.

В позднем ордовике отмечено несколько импакт-событий. В Эстонии обнаружен метеоритный кратер Кьярдла (Kuurdla) диаметром 7 км, с возрастом ~455 млн. л. н. Севернее, в Швеции, исследован кратер Локне (Lockne) диаметром 7.5–13.5 км и близким возрастом 455 млн. л. н. Кратер Рок-Эльм (Rock Elm Disturbance) расположен в штате Висконсин (США), его диаметр 6 км, диаметр метеорита оценивается в 170 м. Возраст определен в интервале 455–430 млн. л. н., т.е. от среднего ордовика до раннего силура, и включает время массовой гибели. В северной Канаде располагается метеоритный кратер Пайлот (Pilot) диаметром 6 км и возрастом 445 ± 2 млн. л. [11]. О-ва Слейт-Айлендс (Slate Islands) в штате Онтарио в Канаде представляют собой центральное поднятие им-



Рис. 7. Последовательность причин вымирания морской биоты в конце ордовика.

пакт-кратера диаметром 32 км [30]. Возрастная оценка около 450 млн. л. н. (Однако, по другим определениям, импакт-событие имело место в протерозое или раннем палеозое.) Эти относительно небольшие импакт-события не могли вызвать глобальное ухудшение экологической среды, и влияние астероидных ударов на великое ордовикское вымирание пока не имеет прочных обоснований.

Обзор имеющейся информации показывает, что условия массового вымирания на рубеже ордовика и силура существенно отличались от условий остальных четырех великих массовых вымираний фанерозоя, хотя все основные факторы, приведшие в других случаях к массовым исчезновениям, здесь также имели место (колебания уровня моря и климата, импакт-события и вулканизм, которые должны были вызывать выброс в атмосферу вредных газов, пеплов, аэрозолей, а, следовательно, парниковый эффект, затемнение атмосферы, сокращение фотосинтеза и биопродуктивности, разрушение пищевых цепей и аноксия). Оно не было внезапным и происходило в течение нескольких этапов. Предпосылками стрессовых условий были быстрое возникновение материкового оледенения Гондваны, обусловленное ее положением в области южного полюса, похолодание, изменение гидродинамики во всей толще океанских вод и соответствующее понижение уровня моря, которое сократило площадь шельфов — основную экологическую нишу ордовикской морской биоты (рис. 7). Уникальную роль сыграло появление наземных растений и развитие микрофитопланктона, которые связывали атмосферную CO₂ и способствовали исчезновению парникового эффекта и переходу глобальной климатической системы от парниковой к ледниковой моде. Очень существенным, а, может быть, и основным фактором были мощнейшие в фанерозое и продолжительные вулканические извержения в зонах субдукции и на островных дугах океана Япетус при смыкании Лаврентийской и Балтийской плит. Эти извержения могли вызвать всю последующую цепь событий.

В этом случае из двух главных звеньев цепи причин, характерных для остальных великих массовых вымираний морских организмов (вулканизма и импакт-событий) [1], для вымирания в конце ордовика обоснован только вулканизм, крупные импакт-события пока не обнаружены. Непосредственными же причинами сокращения биоразнообразия являются, вероятно, многократные колебания уровня моря и площади шельфа — основного биотопа ордовикской фауны, а также изменения гидродинамики и аноксия.

Работа выполнена в рамках программы № 28 Президиума РАН “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Bapau M.C.* Причины и первопричины массовых вымираний биоты в фанерозое // Докл. РАН. 2012. Т. 445. № 4. С. 424–427.
2. *Armstrong H.A.* Biotic recovery after mass extinction: the role of climate and ocean-state in the post-glacial (Late Ordovician-Early Silurian) recovery of the conodonts // Biotic recovery from mass extinction. Geol. Soc. Spec. Publ. 1996. V. 102. P. 105–117.
3. *Barnes C.R., Bergström S.M.* Conodont biostratigraphy of the Uppermost Ordovician and lowermost Silurian // Bull. British Mus. Nat. Hist. (Geology). 1988. V. 43. P. 325–343.
4. *Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S. et al.* Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? // Nature. 2011. V. 471. P. 51–57.
5. *Benton M.J.* Diversification and extinction in the history of life // Science. 1995. V. 268. P. 52–58.
6. *Bergström S.M., Huff W.D., Saltzman M.R. et al.* The greatest volcanic ash falls in the Phanerozoic: Trans-Atlantic relations of the Ordovician Millbrig and Kinnekulle K-bentonites // The Sedimentary Record. 2004. V. 2. № 4. P. 4–8.
7. *Berry W.B.N., Quinby-Hunt M.S., Wilde P.* Impact of Late Ordovician Glaciation-Deglaciation on Marine Life // Effects of Past Global Change on Life. Studies in Geophysics. Washington, D.C. National Academy Press, 1995. P. 34–46.
8. *Brenchley P.J., Carden G.A., Hints L. et al.* High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: Constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation // GSA Bulletin. 2003. V. 115. № 1. P. 89–104.
9. *Brenchley P.J., Marshall J.D., Carden G.A.F. et al.* Bathymetric and isotopic evidence for a short-lived Late Ordovician glaciation in a greenhouse period // Geology. 1994. V. 22. P. 295–298.
10. *Buggisch W., Joachimski M.M., Lehnert O. et al.* Did intense volcanism trigger the first Late Ordovician icehouse? // Geology. 2010. V. 38. № 4. P. 327–330.
11. Earth Impact Database. University of New Brunswick. Retrieved 2011-09-18. <http://www.passc.net/EarthImpactDatabase/index.html>
12. *Finnegan S., Bergmann K., Eiler J.M. et al.* The magnitude and duration of late Ordovician — early Silurian glaciation // Science. 2011. V. 331. № 6019. P. 903–906.
13. *Fortey R.A.* There are extinctions and extinctions: examples from the lower Paleozoic // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1989. V. B325. P. 327–355.
14. *Fortey R.A., Cocks L.R.M.* Late Ordovician global warming—The Boda event // Geology. 2005. V. 33. № 5. P. 405–408. doi: 10.1130/G21180.1.
15. *Gutmann E.* Climate and evolution in times past // Ars Technica. 2008. DOI: 10.1126/science.1155814.
16. *Hallam A., Wignall P.B.* Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford Univ. Press. 1997. 320 p.
17. *Haq B.U., Schutter S.R.* A chronology of Paleozoic sea-level changes // Science. 2008. V. 322. P. 64–68.
18. *Herrmann A.D., Patzkowsky M.E., Pollard D.* Obliquity forcing with 8–12 times preindustrial levels of atmo-

- spheric $p\text{CO}_2$ during the Late Ordovician glaciation // *Geology*. 2003. V. 31. № 6. P. 485–488.
19. *Lenton T.M., Crouch M., Johnson M. et al.* First plants cooled the Ordovician // *Nature Geoscience*. 2012. V. 5. P. 86–89. doi:10.1038/ngeo1390/
 20. *Mac Niocaill C., van der Pluijm B.A., Van der Voo R.* Ordovician paleogeography and the evolution of the Iapetus ocean // *Geology*. 1997. V. 25. P. 159–162.
 21. *Qing H., Barnes C.R., Buhl D., Veizer J.* The strontium isotopic composition of Ordovician and Silurian brachiopods and conodonts: relationships to geological events and implications for coeval seawater // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 1998. V. 62. P. 1721–1733.
 22. *Rohde R.A.* Phanerozoic Carbon dioxide (Global Warming Art project). 2006. http://en.wikipedia.org/wiki/Carbon_dioxide_in_Earth's_atmosphere.
 23. *Rong J., Chen X., Zhou Z., Chen J.* Response of major organism groups to global environmental perturbations through the Ordovician-Silurian transition in south China // *The 33 Intern Geol. Congr. Oslo, 2008. August 6–14. Abstracts*. HPF-13.
 24. *Saltzman M.R., Young S.Y.* Long-lived glaciation in the Late Ordovician? Isotopic and sequence-stratigraphic evidence from western Laurentia // *Geology*. 2005. V. 33. P. 109–112.
 25. *Schmitz B., Bergström S.M.* Chemostratigraphy in the Swedish Upper Ordovician: regional significance of the Hirnantian $\delta^{13}\text{C}$ excursion (HICE) in the Boda Limestone of the Siljan region // *GFF*. 2007. V. 129. P. 133–140. DOI:10.1080/11035890701292133.
 26. *Sepkoski J.J., Jr.* Phanerozoic overview of mass extinctions // *Patterns and processes in the history of life*. Berlin: Springer-Verlag, 1986. P. 277–295.
 27. *Sepkoski J.J., Jr.* A model of onshore–offshore change in faunal diversity // *Paleobiology*. 1991. V. 17. P. 58–77.
 28. *Sepkoski J.J., Jr.* Competition in macroevolution: the double wedge revisited // *Evolutionary Paleobiology* / Eds. Jablonski D. et al. Chicago, IL: Univ. of Chicago Press, 1996. P. 211–255.
 29. *Servais T., Lehnert O., Li J. et al.* The Ordovician Biodiversification: revolution in the oceanic trophic chain // *Lethaia*. 2008. V. 41. P. 99–109.
 30. *Sharpton V.L., Dressler B.O., Herrick R.R. et al.* New constraints on the Slate Islands impact structure, Ontario, Canada // *Geology*. 1996. V. 24. P. 851–854.
 31. *Sheehan P.M.* The Late Ordovician mass extinction // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2001. V. 29. P. 331–364.
 32. *Shields G.A., Carden G.A., Veizer J. et al.* Sr, C, and O isotope geochemistry of Ordovician brachiopods: a major isotopic event around the Middle-Late Ordovician transition // *Geochim. et Cosmochim. Acta*. 2003. V. 67. P. 2005–2025.
 33. *Sutcliffe O.E., Dowdeswell J.A., Whittington R.J. et al.* Calibrating the Late Ordovician glaciation and mass extinction by the eccentricity cycles of Earth's orbit // *Geology*. 2000. V. 28. P. 967–970.
 34. *Tuckey M.E., Anstey R.L.* Late Ordovician extinction of bryozoans // *Lethaia*. 1992. V. 25. P. 111–117.
 35. *Webby B.D., Paris F., Droser M.L. et al.* The Great Ordovician Biodiversification Event. New York: Columbia University Press, 2004. 484 p.
 36. *Yan D., Chen D., Wang Q. et al.* Carbon and sulfur isotopic anomalies across the Ordovician–Silurian boundary on the Yangtze Platform, South China // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2009. V. 274. P. 32–39.
 37. *Young S.A., Saltzman M.R., Ausich W.I. et al.* Did changes in atmospheric CO_2 coincide with latest Ordovician glacial-interglacial cycles? // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2010. V. 296. P. 376–388.

Mass Extinction of Marine Biota at the Boundary of the Late Ordovician and Silurian in Response to Changes in Environmental Conditions

M. S. Barash

At the end of the Ordovician (445.6–443 Ma) the first of five Phanerozoic great mass extinctions occurred, when up to 86% of the species of marine invertebrates died off. Prerequisites for stress conditions were the rapid emergence of continental glaciation of Gondwana caused by its position in the South Pole, cooling, changes in hydrodynamics throughout the entire thickness of the oceans and the corresponding decrease in the sea level, which has reduced the shelf – the main ecological niche of the Ordovician marine biota. As with other mass extinctions, there also were volcanism and impact events, and, therefore, reducing photosynthesis and biological productivity, disruption of food chains and anoxia. The unique role played by the emergence and development of land plants and the development of microphytoplankton that during photosynthesis fixed atmospheric CO_2 , promoted the disappearance of greenhouse effect and transition of global climate system from the greenhouse to the icehouse mode.