

УДК 574/578:551.762.3(2925.11/14)

ПОЗДНЕЮРСКИЕ БЕНТОСНЫЕ СООБЩЕСТВА СЕВЕРА СИБИРИ

© 1995 г. В. А. Захаров

Институт геологии СО РАН, 630090 Новосибирск, Университетский пр., 3, Россия

Поступила в редакцию 12.04.94 г., получена после доработки 17.08.94 г.

Приведено описано 4 мелководных донных сообществ, обитавших на мягких грунтах в морском заливе на севере Таймырского полуострова в позднеюрское (средневожское, зональный момент *Maximus*) время. Последовательная смена во времени этих сообществ рассматривается как первичная экологическая сукцессия, связанная с заселением вновь образованных биотопов. Сравнительный анализ развивающихся во времени сообществ показал, что как количественные, так и качественные изменения соответствуют таковым современных экологических сукцессий. Таким образом, палеосукцессии могут служить моделями для исторического прогноза рецентных экологических сукцессий, вызванных как природными катаклизмами, так и антропогенными причинами.

Ключевые слова. Бентосные сообщества, поздняя юра, экологические сукцессии, Таймырский полуостров.

Экологические сукцессии относятся к фундаментальным явлениям природы. Они хорошо изучены для наземных условий как при дефиците влаги – ксерические сукцессии, так и ее избытке – гидрические сукцессии (Риклефс, 1979). Сукцессии в морских условиях менее исследованы. В палеонтологии же этому феномену не уделяется должного внимания. Международные проекты, посвященные эволюции биосферы (МПК 216, 293) были нацелены на исследование, главными образом, кризисных эпизодов в развитии биоты (Walliser, 1986; Kauffmann, Walliser, 1990). Лишь в текущем проекте “Биотические возрождения после событий массовых вымираний (МПК 335)” акценты смещены на анализ сообществ и биот в послекризисное время. Основное содержание работ в этом направлении заключается в изучении сообществ и экосистем не только в рамках эпизода кризиса, но и наблюдении за развитием “уцелевших” сообществ и экосистем, которое должно включать документацию таксономического и морфологического разнообразия, характер и скорости освоения жизненного пространства, динамику основных характеристик сообществ и экосистем. Следует признать, что за десятилетие работы по предшествующему проекту 216 “Глобальные биособытия в истории Земли” (лидер проекта О. Валлизер) упомянутой выше проблеме также уделялось внимание, но в текущем проекте предполагается сместить акцент с вопроса “Что случилось?” на другой – “Каковы последствия?” Цель этого шага – лучше понять пути восстановления экосистем в геологическом прошлом после их разрушений, чтобы принять эффективные меры по ускорению возрождения нарушенных экосистем в течение исторических сроков (D. Erwin, E. Kauffmann; First Circular, August, 1992).

Идея изложенной преамбулы оправдывает, на мой взгляд, постановку одного из направлений в исследовании возрождающихся сообществ и экосистем. Речь пойдет о серии мелководных донных сообществ, освоивших морской залив, образовавшийся на севере полуострова Таймыр в конце юрского периода (рис. 1).

МАТЕРИАЛ

Небольшой залив образовался на севере Таймырской суши во время крупнейшей бореальной трансгрессии на севере Евразии в средневожское время (рис. 1). Здесь, в бассейне р. Ленинградской за короткое время (часть зонального момента *Dorsoplanites maximus*) сформировался разрез терригенных, преимущественно песчаных отложений видимой мощностью до 90 м (рис. 2). Породы зоны *Maximus* залегают непосредственно на аспидно-черных сланцах силура и перекрываются четвертичными отложениями (Басов и др., 1965). Характер осадков и особенности строения разреза позволяют предполагать следующий сценарий эволюции бассейна.

На начальном этапе он представлял собой мелководную, почти изолированную от моря и, возможно, опресненную лагуну (время накопления слоев 1 - 2). Крайняя пестрота и нестабильность грунтов, вызванная активным сносом не сортированных обломков черных сланцев с окружающей суши, затрудняли образование устойчивых поселений беспозвоночных.

На втором этапе (период времени отложения слоев 3 - 7) усиливается связь лагуны с морем, что приводит к формированию мелководного и, возможно, еще опресненного залива. Преобладают грубообломочные грунты, но фации более устой-

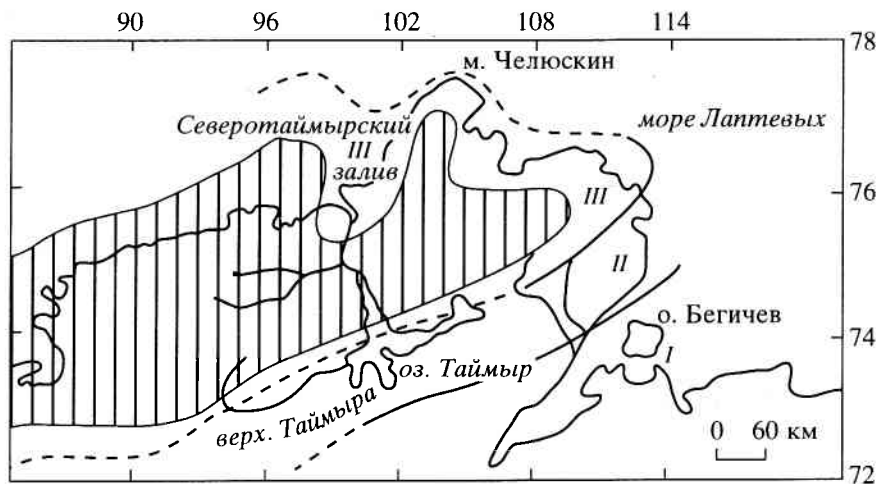


Рис. 1. Палеогеография севера в поздней юре (средневожское время, зональный момент *Dorsoplanites maximus*). Моря: I – глубокое, II – умеренно-глубокое, III – мелководное. Суша заштрихована.

чивы и выдержаны. Об этом свидетельствуют отатки как аллохтонно, так и автохтонно захороненных двусторчатых моллюсков, брахиопод, фораминифер, а также следы жизнедеятельности беспозвоночных.

На третьем этапе (формирование слоев 8 - 19) участок становится краевой мелководной зоной моря и удаляется от берега. Средне- и мелкозернистые, а местами илистые грунты становятся преобладающими. На этих грунтах селятся многочисленные донные сообщества, в которых доминируют то устрицы, то арктотисы, то крупные пектиниды.

В наиболее позднее время (слои 16 - 20) разнообразие достигает максимума – десятки видов двустворок, брахиопод, гастропод, червей, среди микробентоса много фораминифер, есть остракоды. Семипелагические (найлены раковины аммонитов и ростры белемнитов) были редкими животными даже на поздней стадии формирования залива.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Термин “сукцессия” в морской гидробиологии используется для описания последовательности заселения гидробионтами вновь образованных биотопов, например, поверхностей излившихся под воду лав (Ошурков, Иванюшина, 1991). В палеоэкологии наземных растений смену сообществ во времени предложено называть палеосукцессией (Красилов, 1972). В вопросах терминологии автор придерживается позиции тех палеонтологов, которые используют аппарат понятий и терминов неонтологов без особых оговорок, соглашаясь с очевидной разницей в объеме и качестве информации о рецентных и ископаемых таксонах и их объединениях.

Настоящая статья посвящается анализу смены морских донных сообществ во времени. Эти сообщества были реконструированы по установленной последовательности автохтонных элементов танатоценозов в разрезе зоны *Maximus* волжского яруса (верхняя юра) (Захаров, 1981, стр. 173 - 177). При реконструкции сообществ использован весь комплекс литолого-тафономических наблюдений (Fagerstrom, 1964; Захаров, 1975, 1988).

Функциональной единицей сообщества является жизненная форма. Она объединяет таксоны со сходным образом жизни. Среди мезозойских двустворок жизненной форме соответствует таксон родового ранга.

Количественная оценка разных родов в ориктоценозах осуществлялась по ранее разработанной нами методике (Опорный разрез, 1969; Захаров, 1981). Она позволяет дать приближенную числовую характеристику частоты встречаемости по 7-бальной шкале: 100 (изобилие) – находки многих сотен экземпляров; 30 (очень много) – многие десятки; 9 (много) – первые десятки; 5 – (очень часто) – находки 11 - 15 экземпляров; 3 (часто) – (6 - 10); 2 (редко) – (3 - 5); 1 (очень редко) – (1 - 2). Баллы -100; 30; 9; 5; 3; 2; 1 – показывают условную долю каждой категории в ориктоценозе, поэтому они были названы показателями частоты встречаемости. Баллы использованы для построения гистограмм и для расчета процентов в циркуграммах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Пионерное сообщество. Стадия первопоселенцев. Наиболее характерное для первого этапа донное сообщество реконструировано по ориктоценозу слоя 4 (рис. 3а). В его состав входили три рода сессильных фильтраторов

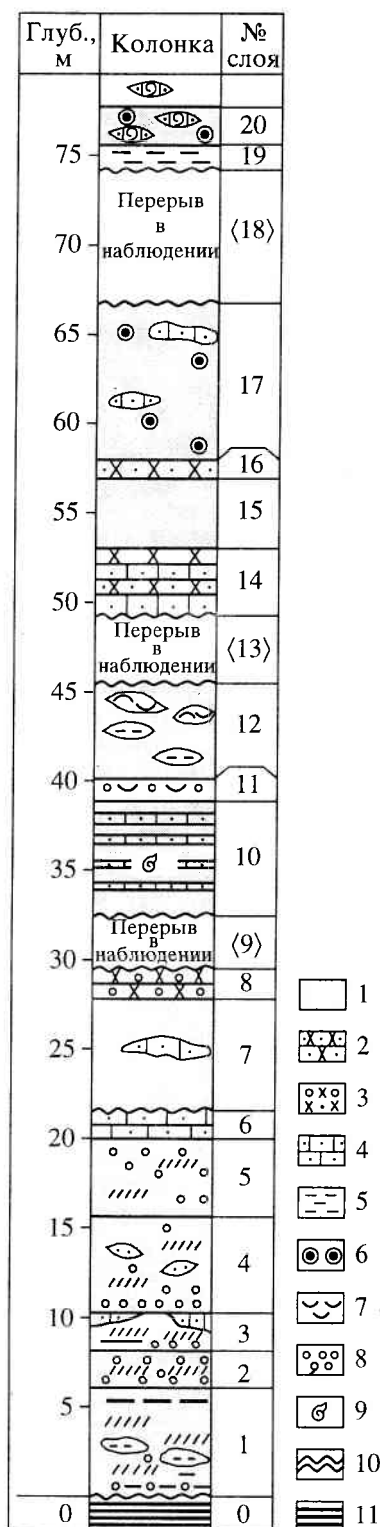


Рис. 2. Сводная стратиграфическая колонка зоны *Dorsoplanites maximus* (средневожский подъярус) на севере Таймыра: 1 – пески; 2 – песчаники; 3 – гравелистые песчаники; 4 – песчаные известняки; 5 – алевролиты; 6 – конкреции песчаников; 7 – ракушники, преимущественно из устриц; 8 – галька; 9 – находки аммонитов; 10 – перерывы в наблюдениях; 11 – черные сланцы силура. Номера слоев из работы Месежника (1984) с добавлениями автора.

высокого уровня (устрица, бухия, теребратулида) и один род вагильных фильтраторов низкого уровня (астарте). Низкое таксономическое разнообразие, хорошая выровненность, отсутствие ярко выраженного доминирования при низкой популяционной плотности каждого таксона, слабая структурированность по уровням и способам питания (68% – ФА, 32% – ФБ), резкое преобладание форм с мелкими раковинами, отсутствие свидетельств симбиотических связей и заметной роли детрита в пищевых цепях – все это характеризует пионерное сообщество. Составляющие сообщество таксоны были адаптированы, главным образом, к неустойчивым факторам среды: подвижным грунтам, менявшейся солености, изменчивой гидродинамике и, вероятно, преобладанию слабо прозрачных вод.

2. Развивающееся сообщество. Промежуточная стадия. Данное сообщество было реконструировано по ориктоценозу слоя 7 (рис. 3б). Оно насчитывает 10 таксонов, являющихся фильтраторами, притом 3 рода двустворок (астрате, плевромия и арктика) относятся к фильтраторам низкого уровня, остальные – к фильтраторам высокого уровня (устрица, бухия, теребратулида – уралоринхия, стримодиолус, изогномон, маклерия, борейокситома). Несмотря на возросшее таксономическое разнообразие, появление крупнораковинных (маклерия и изогномон) и некоторое усложнение структуры по сравнению с пионерным сообществом (например, значительное ослабление выровненности и возрастание числа уровней питания), в развивающемся сообществе явно видны элементы ранней стадии сукцессии. Так, резко усилилась роль тех групп (астарты, устрицы), которые первыми заняли биотопы. Именно они образуют ядро развивающегося сообщества. Сохранили позиции два других пионерных таксона: бухия и уралоринхия. Вновь появившиеся вагильные ФА (плевромия и арктика) становятся характерными для развивающегося сообщества, в то время как новые ФБ (преимущественно сессильные) еще не играют заметной роли, хотя и осваивают новые экологические ниши (по уровням питания, грунтам, возможно, солености вод).

Следующее по времени сообщество можно рассматривать как палеобиоценоз лишь с большими оговорками, так как оно реконструировано по ракушнякам слоя 10 (рис. 3в). Поскольку в ориктоценозе преобладают аллохтонные элементы, то нет гарантии, что все показанные на графике виды обитали совместно, в особенности те из них, которые отнесены к категории редко встречающихся.

Тем не менее, по ряду признаков – дальнейший рост таксономического разнообразия, усиление структурирования по уровням питания (путем захвата промежуточных уровней среди ФБ)

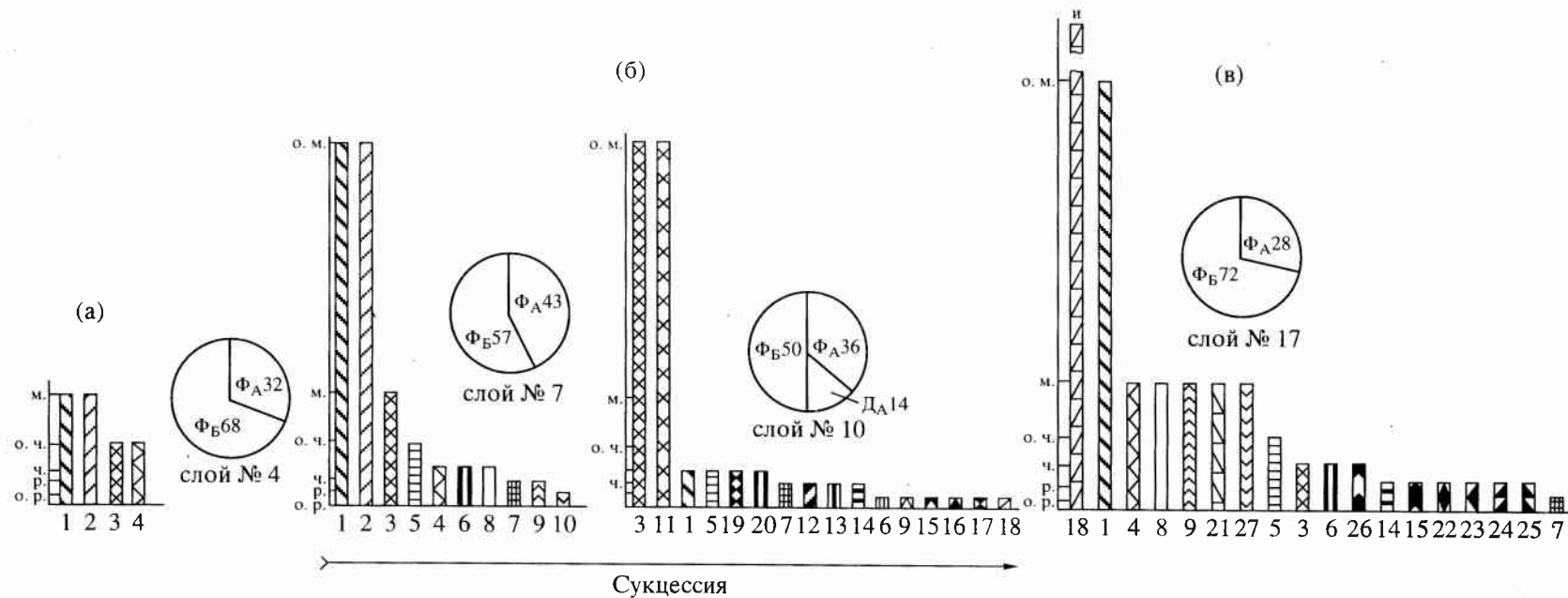


Рис. 3. Сукцессия донных сообществ в позднеюрском мелководном заливе на севере Таймыра.

Условные обозначения (столбчатые графики): о. р. – очень редко (1), р. – редко (2), ч. – часто (3), о. ч. – очень часто (5), м. – много (9), о. м. – очень много (10), и. – изобилие (100).

Все специально не оговоренные таксоны относятся к двустворчатым моллюскам:

1 – астарте, 2 – устрица, 3 – бухия, 4 – уралоринхия (брахиопода), 5 – плевромия, 6 – стримодиолус, 7 – изогномон, 8 – арктика, 9 – маклерния, 10 – борейокситома, 11 – лопатиния, 12 – 13 – хламисы, 14 – лимиды (лимея и псевдолимея), 15 – агилерелла, 16 – гониомия, 17 – окситома, 18 – арктотис, 19 – (?) гастропода (колпачковидная), 20 – хадлестонелла (гастропода) 21 – энтолиум, 22 – модиолус, 23 – косметодон, 24 – 25 – два рода ринхонеллид (брахиоподы).

В циркуграммах: Φ_A – фильтраторы низкого уровня, Φ_B – фильтраторы высокого уровня, $Д_A$ – собиратели низкого уровня; цифры – отражают долю конкретной группировки в сообществе (в %).

и способам питания (появление фитофагов-гастропод: колпачковидных и хадлестонелл) – описываемое донное сообщество можно рассматривать как промежуточное между предшествующим и зрелым сообществом мягких мелкопесчаных грунтов, которое рассматривается ниже.

3. Зрелая стадия. Сообщество реконструировано по ориктоценозу слоя 17. В составе сообщества насчитывается около 20 таксонов родового ранга (рис. 3г). Хотя по типу пищи все беспозвоночные отнесены к детритофагам, а по способу питания – к фильтраторам, можно с определенностью утверждать, что многочисленные и разнообразные брахиоподы (замковые и беззамковые), как и пескожилы, имели разный пищевой рацион и, конечно, отличные от двустворок способы улавливания пищи.

Таким образом, налицо значительное структурирование донного сообщества как по типу пищи, так и по способам ее захвата. Монопольное доминирование в сообществе принадлежало арктотисам – двустворкам с умеренно крупной раковиной (в ранних сообществах доминировали мелкораквинные астарте, а среди характерных таксонов часто встречались крупнораквинные маклернии, энтолиумы, стримодиолусы). Обращает на себя внимание тот факт, что, в отличие от предшествующих сообществ, среди питателей как низкого, так и высокого уровня преобладают вагиальные таксоны: астарте, арктика, маклерния, энтолиум, червь (?) – пескожил. Очень слабая выровненность также характеризует зрелость сообщества. Косвенным свидетельством возросшего давления К-отбора на стадии формирования этого сообщества является снижение роли бухий, которые, как показало изучение многих сотен позднеюрских и раннемеловых донных сообществ, обычно доминируют при ведущей роли Г-отбора или в маргинальных фациях при ярко выраженной аномалии какого-либо из факторов среды (Захаров, 1981).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Описанные выше 4 донных сообщества беспозвоночных, сменявшие друг друга в течение сравнительно короткого (по геологическим меркам) времени, можно рассматривать как первичную экологическую сукцессию, развитие которой характеризуется, по крайней мере, тремя параметрами, которыми описываются развитие современных экосистем (Одум, 1975, с. 324).

Развитие экосистем – упорядоченный процесс, связанный с изменением во времени видовой структуры и протекающих в сообществе превращений. Он определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем.

Почти все указанные особенности процесса наблюдаются в серии 4 донных сообществ бенто-

са средневожского морского залива на Северном Таймыре: отмечается направленный рост таксономического разнообразия – от 4 таксонов пионерного сообщества (I) до 18 таксонов зрелого (IV), ослабевают выровненность, усиливается структурированность и одновременно сужается специализация по нишам – растет число уровней питания, разнообразятся способы захвата пищи, идет специализация по типу пищи, усложняются пищевые цепи – увеличивается роль крупнораквинных беспозвоночных, все более значительную роль в пищевых цепях играет детрит, появляются симбиотики, усиливается роль К-отбора.

2. Сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, т.е. сукцессия контролируется сообществом, несмотря на то, что физическая среда определяет характер сукцессии, скорость изменения и часто устанавливает пределы, до которых может пойти развитие.

Это положение наиболее уязвимо для доказательства сукцессии морских донных сообществ и, на первый взгляд, даже непреодолимо. Начнем обсуждение со второй половины постулата о роли физической среды. Проследив эволюцию морского залива на севере Таймыра во времени, можно видеть, как направленно изменяются главные характеристики среды обитания морских организмов: стабилизируется субстрат – подвижные жесткие разнозернистые грунты по мере разработки и выравнивания профиля равновесия дна постепенно переходят в устойчивые мягкие мелкозернистые и илстые. Высокоэнергетические обстановки смещаются в прибрежную зону, придонная гидродинамика становится спокойной, соленость воды постепенно приближается к нормально морской, растет ее прозрачность.

Но только ли трансгрессия изменяет факторы среды обитания в отмеченных направлениях? Отнюдь! Многочисленные вагиальные двустворки, гастроподы, черви и, вероятно, членистоногие (не говоря уже о микроорганизмах, так и не обнаруженных, но наверняка присутствовавших водорослях) оказывали активное (и очень эффективное) воздействие на характер грунта, многократно “перелопачивая” его и пропуская через желудки. Непрерывно фильтруя воду, они ее и осветляли. Выделяя в воду метаболиты, они обогащали ее разнообразными продуктами, стимулировавшими садку и развитие как личинок, так и взрослых особей разных организмов. Их экскременты, будучи захороненными, поддерживали развитие микробиоты и бактериальных сообществ. Таким образом, даже в море организмы оказывали, как оказывают и ныне, значительное влияние на среду обитания.

3. Кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится макси-

мальная биомасса (или высокое содержание информации) и максимальное количество симбиотических связей между организмами.

Очевидно, что невозможно обсчитать поток энергии и баланс вещества для ископаемых сообществ. Однако можно обсуждать некоторые стороны биотических взаимоотношений между организмами в палеобиоценозах, в том числе и симбиотические связи. Сотни примеров симбиотических взаимоотношений между беспозвоночными для геологического прошлого описано в мировой литературе, и число публикаций на эту тему не сокращается (Захаров, 1988). Наиболее достоверно устанавливаются компенсальные связи. Следы жизнедеятельности губок-комменсалов и прикрепившиеся раковины беззамковых брахиопод (*Discinisca*) зафиксированы в зрелом сообществе на крупных раковинах маклерний (*Mclearnia braeviauris*). Тем не менее, даже наиболее "продвинутое" сообщество IV нельзя отнести к климаксовой стадии сукцессии, поскольку нет доказательств таких признаков всеобщего гомеостаза как мутуализм, хищничество, да и свидетельства комменсализма не бесспорны. Косвенным подтверждением сказанного является структура, еще не достигшая состояния наиболее близкого к климаксовому сообществу, которым, по нашему мнению, является сообщество этого же времени, заселявшее Хатангское море в Центральном Таймыре и реконструированное по разрезу на р. Дябака-Тари, зона *Maximus*. Это сообщество насчитывает более 30 родов беспозвоночных с доминированием крупнораковинных двустворок маклерний (*Mc. braeviaris*) и субдоминированием устриц (*Praeexogyra praeanabarensis*) и очень крупных изогномон (*Isognomon volaticum*) (Захаров, 1966, с. 138). Таким образом, сообщество IV может рассматриваться лишь как стадия, предшествующая климаксовой.

ВЫВОДЫ

Описанная серия из 4 донных сообществ, последовательно сменявших одно другое в небольшом морском заливе в течение зонального момента *Maximus* (средневожское время, поздняя юра) на севере Таймыра, рассматривается как первичная экологическая сукцессия, связанная с заселением вновь образованных биотопов либо в условиях трансгрессирующего моря, либо постепенно нивелирующей окружающей залив Таймырской суши после быстротечной ингрессии моря.

Термин "сукцессия" адаптирован нами к сообществам геологического прошлого в той же мере, как и ассимилированные в палеонтологии другие небиологические термины: популяция, вид, сообщество (=биоценоз). Это означает лишь

то, что вывод о процессе как о палеосукцессии основывается только на тех характеристиках экологической сукцессии, которые могут быть реконструированы по следам, сохранившимся в геологической летописи.

Реконструированная серия из 4 морских донных сообществ и анализ развития их во времени показал, что как количественные, так и качественные их изменения соответствуют таковыми современных экологических сукцессий. Таким образом, палеосукцессии могут служить моделями для прогноза геоисторической судьбы рецентных экологических сукцессий, вызванных как естественными (природными) катаклизмами, так и антропогенными причинами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Басов В.А., Захаров В.А., Месежников М.С., Юдовный Е.Г. К стратиграфии юрских отложений бассейна р. Ленинградской (Северный Таймыр) // Стратиграфия и палеонтология мезозойских отложений Сибири. М.: Наука, 1965. С. 61 - 66.
- Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (отряд *Anisomyaria*). М.: Наука, 1966. 189 с.
- Захаров В.А. Понятие популяции в палеонтологии морских беспозвоночных // Биология моря. 1975. № 3. С. 3 - 12.
- Захаров В.А. Бухиды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М.: Наука, 1981. 270 с.
- Захаров В.А. Палеоэкологические исследования // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра, 1988. С. 369 - 400.
- Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972. 212 с.
- Месежников М.С. Кимерджижский и волжский ярусы севера СССР. Л.: Недра, 1984. 166 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Опорный разрез верхнеюрских отложений бассейна р. Хеты (Хатангская впадина). Л.: Наука, 1969. 207 с.
- Ошурков В.В., Иванюшина Е.А. Сукцессия сообществ бентоса на лавах вулкана Алайд (Курильские острова) // Биология моря. 1991. № 4. С. 36 - 45.
- Риклефс П. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Fagerstrom J.A. Fossil communities in palaeoecology, their recognition and significance // Bull. Geol. Soc. Amer. 1964. V. 75. № 12. P. 1197 - 1216.
- Kauffman E.G., Walliser O.H. (eds.). Extinction events in Earth history. Lecture notes in Earth Sciences. Proc. of the Project 216: "Global Biological Events in Earth History." Springer-Verlag. 1990. 432 p.
- Walliser O.H. (Ed.) Global Bio-Events. A critical approach. Lecture notes in Earth Sciences. Proc. of the First Int. Meeting of the IGCP Project 216: "Global Biological Events in Earth History". Springer-Verlag, 1986. 442 p.

Рецензент И.А. Басов