

ПАЛЕОЭКОСИСТЕМНАЯ КОНЦЕПЦИЯ В ГЕОЛОГИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ

В. В. Сапьяник

Сибирский НИИ геологии, геофизики и минерального сырья, Новосибирск, Россия

На конкретных примерах рассмотрены понятия, которые подразумевают последовательность применения палеоэкологического подхода к изучению геологических событий в истории эволюции палеоэкосистем внутриконтинентальных и окраинных бассейнов Сибири, сформировавшихся в юрское время. Глобальные аспекты эволюции древних палеоэкосистем приводят к перераспределению экологических ниш и вымиранию специализированных таксонов либо к их миграции, а также вызывают форсирование эволюционных процессов сохранившихся групп организмов (сукцессионные процессы биоценозов). Тренды экологической эволюции последовательных рядов микробентоса в результате адаптационного потенциала таксона к экогенезу и освоению биотопов (палеоаутэкология) приводят к образованию нового вида, т. е. возникновению новой экосистемы. Палеоэкологические особенности совокупностей экологически толерантных организмов в ландшафтной системе палеобассейна (биофациальный анализ) определяют становление и изменение палеоэкосистем в геологической истории бассейна.

Ключевые слова: Сибирь, палеоэкосистемы, мезозой, фораминиферы, эволюция, экологическая классификация, биофации.

PALEOECOSYSTEM CONCEPT IN GEOLOGICAL RECONSTRUCTIONS

V. V. Sapyanik

Siberian Research Institute of Geology, Geophysics and Mineral Resources, Novosibirsk, Russia

By specific examples, the author considers concepts implying the sequence of applying the paleoecological approach to the study of geological events during the evolution of paleoecosystems of intracontinental and marginal basins of Siberia that had formed in the Jurassic time. Global aspects of evolution of ancient paleoecosystems result in redistribution of ecological niches and extinction of specialised taxons or their migration, and boost evolution of the remained groups of organisms (succession biocenosis). The trends of ecological evolution of subsequent rows of microbenthos due to the adaptational potential of a taxon to ecogenesis and acquisition of biotops (paleoautecology) lead to the development of a new species, thus forming a new ecosystem. The paleoecological features of the assemblages of ecologically tolerant organisms in the relief system of the paleobasin (biofacies analysis) indicate the development and alteration of paleoecosystems in the geological history of the basin.

Keywords: Siberia, paleoecosystems, Mesozoic, foraminifers, evolution, ecological classification, biofacies.

DOI 10.20403/2078-0575-2017-6c-163-179

Научное обоснование значимости палеоэкосистемного подхода в геологических реконструкциях по праву принадлежит В. И. Вернадскому. Согласно его доктрине, современная биосфера – это итог развития биосфер геологического прошлого [5]. Одним из фундаментальных понятий в исследовании современной биосферы является система взаимосвязи биотической и абиотической среды (экосистема) [60], а для реконструкции древних биосфер – палеоэкосистема [17].

Палеоэкосистемная концепция опирается на прочный фундамент научных исследований современной биосферы – **биогеоценологию**. Основоположник этого научного направления В. Н. Сукачев [47] ввел понятие **биогеоценоз** как объект изучения этой науки. Этот термин некоторые авторы используют при описании структуры древних биосфер. Однако по праву приоритета он является объектом **биогеоценологии**. По мнению автора статьи, объектом исследования **палеоэкологии**, с учетом того что она изучает лишь «следы» былого взаимодействия био- и абиотических компонент древней биосферы, является более общий термин – **палеоэкосистема**.

Современное понятие наиболее полно сформулировано В. А. Красиловым: «**Палеоэкосистема** – хроностратиграфические, фациальные и регионально-стратиграфические единицы, образованные перешедшими в ископаемое состояние остатками живого и косного компонентов экосистемы» [17, с. 144]. Уместно подчеркнуть, что основы методики палеоэкологии были разработаны в 1935 г. российским ученым Р. Ф. Геккером. Палеоэкологическому (экостратиграфическому) направлению посвящались заседания Всесоюзного палеонтологического общества (ВПО), серии сборников («Среда и жизнь в геологическом прошлом» и др.), ряд статей и более двух десятков монографий, в которых рассмотрены лексические нюансы терминологии и общая концепция экосистемной теории эволюции, описаны многочисленные разрезы, даны количественные характеристики биоты с описанием отдельных таксонов, составлены палеогеографические карты на основе палеоэкологии биоты [10, 12, 15, 16, 18, 25, 29, 30, 31, 50, 51 и ряд других].

В этих работах палеоэкологические исследования проводятся на основе фактора устойчивости таксономического разнообразия отдельных групп фауны и флоры к внешним показателям окружающей среды. Данные исследования обосновываются анализом количественных характеристик (статистический подход) биотических сообществ: изменения пространственно-временного соотношения количества таксонов [3, 18, 24, 25, 51 и др.]. Иными словами, статистический подход определяет этапность перестроек отдельных групп организмов с неоднородными адаптивными способностями и описывается рядами сукцессий. В то же время без внимания остаются тренды эволюционных преобразований отдельных таксонов: каким образом соотносится направленность эволюции внешней среды с морфолого-конструктивными особенностями видообразования и с эволюцией палеоэкосистем в целом. Основы данных вопросов рассмотрены С. С. Шварцем [50].

В данной ситуации следует согласиться с мнением В. Ф. Левченко, который раздельно рассматривает сукцессионные и эволюционные процессы: «...**сукцессионные процессы не создают ничего нового**, а лишь строят то, что уже было ранее (на том же месте или на другом), в зависимости от условий и набора видовых популяций... Именно поэтому **образование нового вида**, т. е. возникновение новой ниши (сначала реализованной, а потом и фундаментальной), **должно считаться элементарным актом эволюции экосистем**» (выделение наше. – Авт.) [21].

По сути, исследования сукцессионных процессов развивают концепцию **экостратиграфии**. При этом используется утилитарный подход: при корреляции геологических разрезов устанавливается последовательность отдельных таксонов какой-либо группы организмов и их ассоциаций (ориктоценозов) и слои с наиболее близкими ориктоценозами синхронизируются по степени сходства. Используемый при этом филогенетический метод апеллирует к тейльсонам, акмезонам и т. д.

Вместе с тем аналитический подход к **экостратиграфическим** построениям более сложен, он подразумевает исследование истории развития палеобассейнов по биономическим реконструкциям и «осуществляется двумя способами: изучением следов сукцессий сообществ по ориктоценозам в трансгрессивно-регрессивных циклитах конкретных разрезов; изучением одновозрастных территориально разобщенных ориктоценозов на геологическом профиле – от палеоберега к средним частям седиментационных бассейнов». Данная формулировка Б. Н. Шурыгина [51] наиболее четко отображает двойственную вертикальную и латеральную последовательность изучения следов древних палеоэкосистем. Этот постулат включает в себя понятие устойчивости палеоэкосистем к эндогенным факторам, и отображается в эволюционных преобразованиях таксономического раз-

нообразия биоты (от глобальных и субглобальных перестроек биоты до особенностей эволюции отдельных таксонов) в вертикальном плане, а в латеральном плане он содержит такое понятие, как экологическая толерантность отдельных организмов трофической структуры биоты в ландшафтной системе палеобассейна, отображаемой последовательными рядами ориктоценозов отдельных групп организмов [25, 27, 51]. В свете данного постулата понятие **сукцессия** может рассматриваться как процесс усложнения структуры сообщества, приводящий к «равновесию» с абиотическими факторами среды.

Следует отметить, что совокупность ориктоценозов биоты, объединенная относительно однородными экологическими условиями, соотносится с понятием **биофагия** – термином, наиболее корректно отображающим элементарную ячейку ландшафтной палеоэкосистемы [28].

Автор не ставил своей целью детальное рассмотрение проблем сукцессионных рядов и глубокого анализа таксономического разнообразия биоты. Об этом достаточно подробно написано в трудах выдающихся ученых: А. С. Алексеева, В. А. Басова, В. В. Жерихина, В. А. Красилов, К. И. Кузнецовой, В. Ф. Левченко, Л. А. Невесской, Б. Л. Никитенко, А. С. Раутяна, Я. И. Старобогатова, С. С. Шварца, Б. Н. Шурыгина и мн. др. [1, 2, 3, 11, 18, 22, 24, 25, 50, 51].

Совершенно иной путь исследований обусловлен познанием процессов, влияющих на экологическую эволюцию биоты, выраженную в трендах изменчивости морфологии как отдельных таксонов, так и совокупностей экологических морфотипов биоты, а также их адаптивный потенциал к заселению новых экологических ниш в историческом развитии бассейна седиментации [8, 13, 14, 38, 39, 40, 42, 44, 46, 58, 59]. Это направление исследований развивает основную концепцию экологической эволюции С. С. Шварца [50] и подразумевает изучение исторических объектов биосферы в качестве «живой» динамической системы с реконструкцией ее функциональных свойств, которые были сбалансированы направленностью внешнего и внутреннего обмена веществ и энергии, позволяющей сохранять конкретные параметры (стабильность) палеоэкосистемы.

По В. А. Красилову стабильность палеоэкосистемы дискретна во времени. «**Дискретность** палеоэкосистемы во времени может быть первичной, связанной с неравномерным развитием, или же вторичной, обусловленной перерывами, причем оба эти фактора нередко действуют совместно, так как изменение условий, ответственное за перерыв, может вызвать и перестройку экосистемы... Постоянные изменения, флуктуации – необходимое условие существования экосистемы» [17, с. 12]. При этом контролирующим фактором дискретности палеоэкосистем являются глобальные и субглобальные **экостратиграфические** построения.

Рассмотренные понятия подразумевают основные аспекты применения палеоэкологического подхода к изучению геологических событий в юрской истории внутриконтинентальных и окраинных полифациальных бассейнов Сибири, экологические ниши которых заселялись плотными популяциями микробентоса как составной части древней биоты, жившей на границе вода – осадок и, соответственно, имевшей наибольший потенциал автохтонного захоронения [38, 42]. При этом актуальной проблемой современных палеоэкологических исследований становится разработка теоретической и методологической основы глобального, регионального и локального моделирования палеоэкосистем геологического прошлого.

Глобальные, региональные и локальные модели палеоэкосистем

1. *Глобальные и субглобальные* перестройки древних палеоэкосистем связаны с качественной перестройкой всего состава атмосферы Земли, что приводило к кардинальному перераспределению экологических ниш и вызывало «взрыв» эволюционных процессов органического мира. Такие глобальные кризисы планетарного масштаба контролируют региональные перестройки и лежат в основе общей планетарной стратиграфической шкалы.

2. *Региональные* перестройки древних палеоэкосистем приводят к перераспределению экологических ниш и, соответственно, к вымиранию специализированных таксонов либо их миграции, а также активизируют эволюционные процессы и расселение эврибионтных организмов (экостратиграфия). Такие уровни отражают последовательность седиментационных трендов и, выступая в ранге региональных стратиграфических подразделений (реперные горизонты), определяют каркас стратиграфических построений осадочного бассейна [9].

При этом дискретность древних палеоэкосистем наблюдается в трендах экологической эволюции последовательных рядов микробентоса, которые в результате адаптационного потенциала таксона к экогенезу и освоению биотопов (палеоаутэкология) приводят к образованию нового вида, т. е. возникновению новой экосистемы (экологическая эволюция). Отражение трендов экологической эволюции древних таксонов и их совокупностей в современных разрезах играет роль временной шкалы, представленной биостратиграфическими подразделениями как комплексного, так и филогенетического обоснования и является основой временной шкалы стратиграфических схем [42].

3. *Локальные* перестройки выражаются в палеоэкологических особенностях совокупностей экологически толерантных организмов, в ландшафтной системе палеобассейна (биофациальный анализ), которые отображают становление и изменение палеоэкосистем в геологической истории бассейна (палеогеография). Данный постулат играет двоякую

роль: а) исследование палеоэкологии организмов в бассейне седиментации позволяет обосновать фациальные реконструкции; б) установленная совокупность таксонов одной палеоэкосистемы формирует представление о временном комплексе организмов, выступающем в ранге характерного комплекса определенной биостратиграфической зоны либо ее части.

Глобальные аспекты эволюции древних палеоэкосистем

Глобальным и региональным перестройкам биосферы в истории Земли посвящены многочисленные публикации, в которых большей частью рассматриваются взаимосвязи абиотических факторов с кризисным состоянием (массовые вымирания) биоты. В то же время кризисная ситуация обуславливает обширное развитие свободных экологических ниш, впоследствии занимаемых массовыми поселениями экологически толерантных групп фауны и флоры, которые создают хорошо узнаваемые в геологическом разрезе уровни с многочисленными находками палеонтологических окаменелостей [4, 46]. Такие уровни, выступая в ранге региональных стратиграфических подразделений (реперные горизонты), определяют каркас стратиграфических построений [9]. Кризисы планетарного масштаба контролируют региональные перестройки и лежат в основе общей планетарной стратиграфической шкалы.

В определении масштабности биосферных событий принципиальным является вопрос о том, насколько внешние причины (космическая периодичность, тектонические процессы, климатические флуктуации и т. д.) соотносились с основными этапами развития биоты в геологическом прошлом. В настоящее время по этому вопросу сложились по крайней мере три разные позиции:

1. События космического характера оказывают воздействие на периодичность тектонических движений, изменения уровня океана, климатические флуктуации и, соответственно, вызывают периодические изменения в биоте и в целом в биосфере.

2. Биота как саморазвивающаяся и саморегулирующаяся система лишь отвечает защитными реакциями на все внешние воздействия.

3. Промежуточный вариант, наиболее адекватный в понимании автора: мы не можем не признавать зависимость периодичности геологических процессов Земли от космических явлений и не можем отрицать наличия внутренних процессов саморазвития и саморегулирования биоты и в целом биосферы [7, 54, 57, 58]. От этого напрямую зависели климатические флуктуации, тектогенез, трансгрессии, регрессии, эвстатика и другие явления, которые определяли направленность эволюции органического мира и оказывали определенное воздействие на основные параметры экосистем: биологическое разнообразие, ареал распространения,

продуктивность и накопление первичного органического вещества, либо охватывавшие всю биосферу Земли, либо затрагивавшие отдельные участки геодинамических систем, определяя тем самым ранг события.

В истории Земли насчитывается несколько десятков глобальных перестроек [49]. Самые существенные из них – это дофанерозойские события, охватывающие 7/8 истории нашей планеты. В архее и протерозое установлено 10 важнейших биотических событий:

I) 3100 млн лет – возникновение жизни на Земле, появление прокариот;

II) 2600 млн лет – зарождение мелких сфероморфных акритарх;

III) 2200 млн лет – резкое увеличение количества простейших микрофоссилий и образование строматолитовых биогермов;

IV) 2000 млн лет – появление первых эвкариот и низших грибов;

V) 1600 млн лет – зарождение и развитие бен-тосных колониальных форм микрофоссилий, сопоставимых с цианофитами;

VI) 1400–1350 млн лет – развитие синезеленых водорослей;

VII) 1150–1000 млн лет – появление бурых водорослей;

VIII) 850 млн лет – бурный расцвет водорослей;

IX) 650 млн лет – обеднение комплекса органических микрофоссилий;

X) 590 млн лет – послевендское вымирание – одно из самых ярких эпох в истории биосферы Земли.

Во время последнего события произошла качественная перестройка всего состава атмосферы: появление фотосинтезирующих организмов обусловило смену углеродной атмосферы Земли на кислородную и в конечном итоге – к образованию озонового слоя, защитившего живые существа от ультрафиолетового излучения Солнца. Данное обстоятельство привело к экспансии биоты на территории морского мелководья, а впоследствии – к обширному ее распространению на континентах. Освоение новых экологических ниш вызвало «взрыв» эволюционных процессов органического мира, до конца палеозойской эры возникли почти все основные ветви растений и животных. Высокие темпы эволюции растений содействовали прогрессивному нарастанию концентрации кислорода в атмосфере и образованию почвенной оболочки планеты (конец карбона), что привело к сложному биологическому обмену веществ вне гидросферы, ставшему одним из важных факторов разрушения и седиментации горных пород: окислительный седиментогенез континентальных ландшафтов (рифей – силур) сменился окислительно-восстановительным. Последующие фанерозойские рубежи перестроек биоты отмечены в атмосфере Земли, близкой к современной, и насчитывают пять глобальных событий [7, 19, 57, 58] (табл. 1).

Указанные перестройки биоты фиксируются по массовым вымираниям, которые не были внезапными. Даже самые крупные вымирания в фанерозое (позднепермское и позднемеловое) не были катастрофическими, а происходили постепенно, неравномерно и выборочно [19 и др.]. В морях прошлого первыми из биоты вымирали теплолюбивые организмы. На восстановление биоразнообразия палеоценозов требовалось длительное время, иногда до 1–2 эпох (см. табл. 1).

В целом планетарная эволюция органического мира и все преобразования неорганической материи нашей планеты происходили и происходят под влиянием космических причин и связанных с ними эндогенных процессов внутри Земли. От этого напрямую зависят климат, тектогенез, эвстатика и другие абиотические факторы, которые определяют ход биособытий и в целом эволюцию органического мира. Отдавать предпочтение одному или двум абиотическим признакам при реконструкции погребенных фаций не совсем правомерно, так как на формирование обстановки и в целом экосистемы влияло суммарное действие факторов [7, 58].

Следовательно, независимо от ранга события, любое внешнее **катастрофическое** воздействие на биоту (изменения климата, тектоническая активность, импактные процессы) выступало в качестве **разрушительного фактора** и приводило к прерыванию биотической сукцессии. Катастрофа лишь разрушала, ничего не создавая. **Новообразование** главным образом обязано чувствительности биоты к внешним факторам и в полной мере зависит от **устойчивости биосистем и их природных эволюционных качеств**, которые определяют либо полное разрушение биотического сообщества (ортогенез), либо его перерождение в новое качество (филогенез), либо возврат к сбалансированному состоянию, сохранившемуся в природной памяти биотической системы (рекапитуляция).

Региональные этапы эволюции мезозойских палеоэкосистем Сибири

Сибирский регион является наиболее благоприятным объектом в Северном полушарии, а точнее в Бореальной области, для изучения следов биотических и абиотических событий – дискретности палеоэкосистем. В мезозойских депрессиях Сибирской платформы установлены все ярусы и почти все зоны, известные в бореальном мезозое, а также все известные на шельфах биономические зоны. При этом основой синхронизации биотических и абиотических событий являются зональная стратиграфия и корреляция, разработанная на изменчивости сообществ морской биоты [25, 27, 32, 44, 51, 54].

Анализируя такие биотические показатели, как динамика таксономического разнообразия различных экологических групп, этолого-трофическая структура сообществ, нивелировка, дифференциация

Таблица 1

Глобальные перестройки биоты Земли в фанерозое

Время	Биотическое событие	Причина
Конец венда (590 млн лет)	Смена бесскелетных беспозвоночных на скелетные. Водоросли со стелющимся стеблем вытесняются водорослями с прямым стеблем, синезеленые водоросли – красными	Резонанс Луна – Земля – Солнце вслед за крупнейшим <i>оледенением</i> примерно 640 млн лет назад. На поздний венд приходится окончание <i>позднебайкальского галактического года</i>
Граница ордовика и силура (438 млн лет)	Темпы вымирания достигали 19,3 семейства за 1 млн лет, в основном среди граптолитов, конодонтов, брахиопод и трилобитов	<i>Оледенение</i> , по масштабам сравнимое с четвертичным. Импактная гипотеза: в Китае на границе ордовика и силура отмечено наличие аномалии иридия
Конец девона (367 млн лет)	Число семейств уменьшилось на 11–14 %. Вымирали фораминиферы, кораллы, стромапораты, трилобиты, тентакулиты. Исчезли древнейшие рыбо-стракодермы	Резкое <i>похолодание</i> , которое сопровождалось покровным оледенением, гляциоэвстатикой и наличием аноксидных обстановок. Импактная гипотеза: падение болида в южном полушарии
Граница перми и триаса (250 млн лет)	Самое яркое в фанерозойской истории. Вымерло 96 % видов, около 70 % родов и 55 % семейств. Окончательно исчезли трилобиты, вымерли многие рептилии. Существенно обновилась флора	Окончание герцинского – начало <i>киммерийского галактического года</i> . В начале триаса начинается раскол Пангеи и раскрытие Северной Атлантики с образованием рифтов. В конце перми – начале триаса значительные изменения геомагнитного поля, вспышка инверсий
Граница триаса и юры (205 млн лет)	Массовое вымирание видов морских беспозвоночных, исчезновение цератитов, появление настоящих аммонитов и т. д. Вымерло 80 % семейств древних рептилий. Темпы вымирания составили 10,8 % за 1 млн лет	Чаще объясняется <i>климатическими</i> причинами, в региональном масштабе – обширной регрессией в конце триаса. Иногда причину видят в импакте
Граница мела и палеогена (65 млн лет)	Исчезло 50–60 % родов. Вымерли аммониты, рудисты, иноцерамы, морские рептилии, динозавры (порядка 30 родов), летающие рептилии и зубастые птицы, среди растений – беннетиты, нильсоннии, чекановские и др.	Этот рубеж совпадает с <i>окончанием киммерийского – началом альпийского галактического года</i> . Популярна импактная гипотеза: в пограничных слоях между мелом и палеогеном зафиксированы следы иридиевых аномалий

ция и кризисное состояние биоты, инвазии и проходы отдельных таксонов и ряд других биотических факторов, можно оценить ранг события, наметить рубежи перестройки биоты и установить основные факторы среды их обитания [8, 27, 46 и др.]. В частности, на примере эволюции сибирских *Trochammina* можно наблюдать, что последовательно сменяющие друг друга отдельные таксоны на фоне трансгрессивно-регрессивного цикла седиментации палеобассейна показывают определенность тренда их специализации в формообразовании новых таксонов. При этом динамика преобразования популяций бентосных эврибионтов (*Trochammina*), проходившая методом анаболии при прогрессивной адаптации к периодически меняющимся внешним условиям, была обусловлена постоянством обмена генами в условиях широкой географической экспансии ареала и имела единую филолинию. Этот процесс сопровождался образованием определенных адаптивных форм путем принципиальной реорганизации отношений экотипов к абиотическим факторам среды [38, 59].

В таком виде анализа важно установить причинно-следственную связь и выяснить, какие абиотические факторы оказывали определяющую роль в перестройке биоты. Особую важность для данных исследований приобретает глубокий анализ био-

разнообразия фауны и флоры в истории формирования конкретных бассейнов седиментации. Так, например, на северо-западе Азии имеются лишь единичные разрезы рэтского и геттангского ярусов, в которых можно проследить характер изменения биоты на триасово-юрском рубеже [20]. В отличие от разрезов северо-востока Азиатского континента эти разрезы менее полные, однако они в достаточной мере представлены комплексами ископаемых организмов, что позволяет проанализировать процесс вымирания, преемственности и возрождения некоторых групп органического мира на границе триасового и юрского периодов.

В позднем триасе сохранялся теплый семигумидный климат со среднегодовыми температурами порядка +20 °C [48], близкие климатические условия сохранялись и в раннеюрскую эпоху. В рэтском веке на территории Сибири были широко развиты мелководно-прибрежные и континентальные фауны. Морские сообщества практически нацело состояли из двустворчатых моллюсков и в меньшей мере – фораминифер. Установлено, что триасово-юрский кризис биоты в глобальном масштабе не был катастрофическим, перестройка сообществ происходила постепенно и вымирание на границе триаса и юры не было столь внезапным. На триасово-юрском рубеже вымерли только конодонты.

Главные фазы вымирания среди других морских организмов (цефалопод и брахиопод) имели место незадолго до конца триасового периода. Исчезновение ряда таксонов было постепенным и в разных группах носило выборочный характер. В значительных количествах вымерли наутилоидеи: к концу терминального триаса исчезли один отряд и три надсемейства, и только Nautilaceae перешли триасово-юрский рубеж. В конце норийского века резко сократилось биоразнообразие аммоноидей, вымерли два надсемейства, а в конце рэта полностью исчезли цератиты [56]. В ассоциациях брахиопод к концу позднего триаса прекратили существование последние представители основного палеозойского отряда Strophomenida. В конце позднего триаса вымерло большинство палеозойских групп, и лишь надсемейства Spiriferinacea и Koninckinacea продолжили существование в раннем лейасе, но уже на значительно сокращенных ареалах. На рубеже триаса и юры перестройка ассоциаций брахиопод была такой же значительной, как и на границе палеозоя и мезозоя, явлений катастрофического характера в изменении систематического состава брахиопод не отмечается [6].

На границе триаса и юры вымерли практически все виды двустворок. Изменения родового состава были вариабельны. Так, в Тетической области произошло резкое обновление двустворчатых на родовом уровне [56], а в бореальных регионах отмечается абсолютная преемственность: вымерло пять таксонов, появились два, остальные принадлежат к транзитным формам. На триасово-юрском рубеже исчезло около 55 родов (35% от общего числа известных в триасе) и ряд семейств фораминифер. Большие потери понесли миллиолиды, инволютиниды и роталииды [3]. На суше переход от триаса к юре в палеоценозах был постепенным. Так, сообщества наземных и водных амфибий и рептилий подверглись существенной перестройке еще в карнийское время: исчезли лабиринтодонты и появилась группа архозавров – динозавры, птерозавры и крокодилы, а фитозавры и етозавры продолжали жить до самого конца триасового периода [55 и др.].

Наземная растительность не претерпела столь резких изменений в отличие от многих групп животного мира. В ассоциациях флоры выявлено большое сходство поздне триасовых и раннеюрских форм. Перестройка сообществ происходила на фоне значительного сокращения бассейнов с морским режимом осадконакопления в рэтском веке и постепенного возрастания площадей морской седиментации в начале геттанга. Таким образом, на триасово-юрском рубеже перестройка сообществ не была катастрофической, а носила постепенный и выборочный характер. Основная причина вымирания биоты связывается с регрессией в конце терминального триаса и, возможно, с существованием аноксидных условий, возникших в результате обширной геттангской трансгрессии [20, 54].

Из перестроек межрегионального, точнее, бореального ранга весьма примечательны раннеоленекская, раннетоарская и волжская. Эти события имеют много общего и связаны с формированием доманикоидных фаций [7, 57]. В биотическом отношении они характеризуются нивелировкой систематического состава (правда, разной продолжительности), инвазией ряда таксонов из акваторий низких широт [25, 51]. Для этих событий в этологотрофической структуре сообществ типично резкое господство хищных беспозвоночных, что свидетельствует о значительной биомассе продуцентов [12]. Во время раннеоленекского события формировались битуминозные известняки (чекановская свита), раннетоарского – битуминозные глины (тогурская, китербютская и сунтарская свиты), волжского – кремнисто-битуминозные (баженовская свита) в близких климатических условиях (в семиаридном климате со среднегодовыми температурами от +21–24 в раннем тоаре до +23–27 °С в раннем оленеке) и максимальных бореальных трансгрессиях в триасовом и юрском периодах. Раннеоленекское событие и в целом увеличение биомассы произошло после активной вулканической деятельности, тогда как раннетоарской и волжской перестройкам вулканизм не предшествовал. Пожалуй, в этом их единственное различие [7, 57].

С общих позиций структурные преобразования палеоэкосистем могут быть объяснены либо глобальными перестройками биосферы Земли, либо внутренними тектоноседиментационными процессами определенной геодинамической системы [38, 42, 44, 46, 58, 59]. Именно такая совокупность глобальных и региональных факторов наиболее четко выражена в динамике развития внутри- и эпиконтинентальных мегабассейнов Сибири, где установлена последовательная связь в трансформации обстановок седиментации и родового состава биоты (рис. 1).

От начала становления и на протяжении всего мезозойского времени трансгрессивно-регрессивная последовательность седиментогенеза [9] обуславливала закономерность путей миграции, таксономического разнообразия и популяционной плотности организмов, заселявших обширную Западно-Сибирскую акваторию, что выражено в периодичности синхронных перестроек палеоэкосистем. Наиболее ярким примером данной концепции является поведение такой пионерной бентосной фауны, как аммодискусы. Географическое распространение и временная приуроченность плотных популяций представителей рода *Ammodiscus* показывает, что их появление и расселение связаны с трансгрессивными фазами седиментогенеза и соответствуют переломным моментам в развитии морской биоты [46]. В общих чертах колебания уровня сибирских палеоморей совпадают с общей направленностью эволюции биоты, что и определяет этапность в развитии и расселении отдельных групп. Об этом сви-



Рис. 1. Обстановки седиментации и состояние биоты юры и раннего мела Сибири (по В. П. Девятову, В. В. Сапьянику, 2015) с уточнениями [7, 58]

детельствует геологическая одновременность падения уровня морей (сокращение площади акваторий) и кризисного состояния – повышения уровня морей и, соответственно, нивелировка при дальнейшей дифференциации морской биоты [27].

Таким образом, в строении терригенной толщи мезозоя внутриконтинентальных и окраинных палеобассейнов Сибири значительную роль играют мелководные и прибрежно-морские образования юры и неокома, охарактеризованные различными типами ископаемой фауны. При этом наибольший потенциал автохтонного захоронения имеют фораминиферы, как группа организмов, обитающих на границе вода – осадок и образующих относительно плотные популяции в различных типах морской среды (болота, эстуарии, прибрежные лагуны и др.). Данная группа фауны является хорошим индикатором обстановок седиментации и может успешно использоваться для корреляции литостратиграфических подразделений, поскольку биономические связи ассоциаций фораминифер уверенно прослеживаются на территориях Западно-Сибирской плиты, Сибирской платформы, Северного Кавказа, Русской равнины, Баренцевоморской шельфовой плиты. Для них разработаны достаточно детальные схемы по различным группам ископаемых организмов [29, 53]. Поэтому анализ онтогенеза отдельных таксонов в филогенетических рядах эволюционной последовательности юрских фораминифер – один из показателей динамического развития палеоэкосистемы, а отражение трендов экологической эволюции древних таксонов и их совокупностей в современных разрезах играет роль временной шкалы и представляет биостратиграфические подразделения как комплексного, так и филогенетического обособления.

В связи с изложенным рассмотрим некоторые аспекты экологической эволюции бентосных фораминифер.

Анализ распределения всего комплекса юрских фораминифер в изученных полифациальных разрезах Сибири выявил, что в толще юрских образований непрерывно представлены последовательные ряды четко различающихся и, несомненно, родственных между собой отдельных представителей родов *Ammodiscus*, *Trochammina* и *Lenticulina*. Иные же формы в своей последовательности обнаруживают хиатусы – временные интервалы, неблагоприятные для расселения экологически толерантных форм. В то же время наибольшие темпы эволюции, связанные с эвстатическими колебаниями палеобассейнов, наблюдаются у эврибионтных трохаммин и стеногалинных лентикюлин [38, 41, 43, 44, 59]. Такую закономерность общего развития динамических систем хорошо объясняет основной тезис С.С. Шварца [50], обосновавшего изучение эволюционных проблем с учетом экологических закономерностей. Он отмечает, что динамика преобразования популяций обусловлена постоянством

обмена генами и не требует разделения ее ареала на полностью либо частично изолированные микропопуляции. Данная концепция развивается в работах А.В. Каньгина по экологической эволюции остракод: «...возникновение новых экоморфотипов и вспышки видообразования связаны с возникновением новых экологических ниш и, стало быть, новых экологических связей, что, в свою очередь, определяется структурно-функциональными перестройками экосистем» [13].

Такую направленность динамической системы хорошо отображают эволюционные преобразования отдельных представителей родов *Trochammina* и *Lenticulina*. В результате монографического описания [41, 43] установлено, что форма камерки у многокамерных фораминифер является не только прекрасным отличительным признаком видовой диагностики, но и хорошим объектом для изучения онтогенеза (рис. 2).

В частности, у девяти видов трохаммин наблюдается рекапитуляция в формообразовании ранних камер (рис. 3). В их развитии, проходившем путем надставки на конечных стадиях онтогенеза, т. е. по способу анаболии, проявились тенденции к измене-

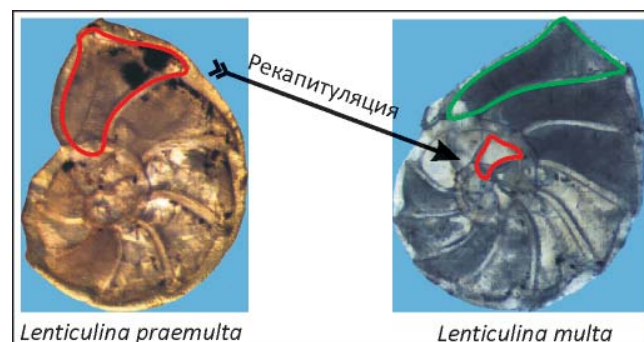


Рис. 2. Пример рекапитуляции в формообразовании ранних камер тоарских лентикюлин

нию изгиба радиальных швов, соотношения длины и ширины камер и, как результат, изменялась уплощенность раковины.

У лентикюлин, так же как и у трохаммин, филогенетическое развитие идет путем надставки на конечных стадиях онтогенеза, на ранних же стадиях каждая особь содержит информацию о морфологии ее взрослых предков (см. рис. 2). При этом у лентикюлин изменяются относительная вздутость камер, их высота и количество.

В данном случае установлена моновидовая последовательность таксонов единой филолинии, в отличие от географического процесса видообразования, при котором должно идти неизбежное увеличение числа видов. Особенность данного процесса наиболее характерна для эврибионтных трохаммин, на примере которых наблюдается прямая корреляция трансгрессивной направленности седиментогенеза с формообразованием конических раковин и наоборот – регрессивный цикл обуславливает распространение уплощенных форм (см. рис. 3).

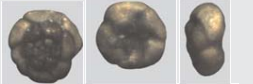
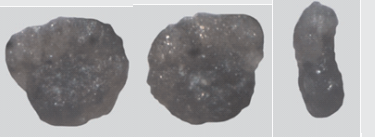
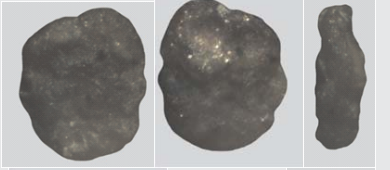
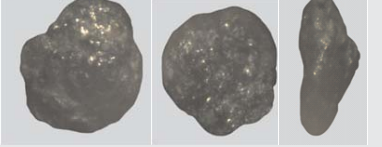
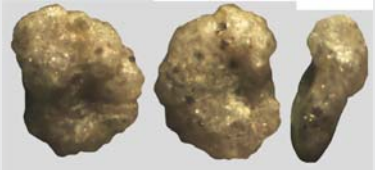
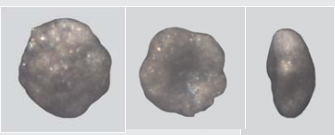
Общая стратиграфическая шкала				Региональные биостратиграфические подразделения		
Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Зона	Ф-зоны филогенетического обоснования	
ЮРСКАЯ	Средний	Байосский	Нижний	Stephanoceras humriesianum		
				Otoites sauzei		
				Witchella laeviuscula		
				Hyperlioceras discites		
		Ааленский	Верх.	Graphoceras concavum		
				Ludwigia murchisonae		
				Leioceras opalinum		
		Верхний		Dumortiera levesquei		
				Grammoceras toarcense		
				Haugia variabilis		
	Нижний	Тоарский		Hildoceras bifrons		
				Harpoceras falcifer		
				Dactylioceras tenuicostatum		
		Плинсбахский	Верхний	Pleuroceras spinatum		
				Amaltheus margaritatus		
				Amaltheus stockesi		
		Нижний		Prodactylioceras davoei		
				Tragophiloceras ibex		
				Uptonia jamesoni		
	Синемюрский	Верхний		Echioceras raricostatum		
				Oxynotoceras oxynotum		
				Asteroceras obtusum		
		Нижн.		C. turneri		
				A. semicostatum		
	Геттангский			A. bucklandi		
				Schlothemia angulata		
				Alsatites liasicus		
				Psiloceras planorbis		

Рис. 3. Филогенетическая схема раннеюрских *Trochammina*



Так, в своем развитии при периодическом трансгрессивно-регрессивном состоянии эпиконтинентальных палеобассейнов Сибири популяции вида *Trochammina zvetkovi*, имея коническую плотносвернутую раковину, во время наступления регрессивного цикла проявляли тенденцию к изменению уплощенности раковин и некоторому выпрямлению радиальных швов. В результате происходило формообразование популяций сильно уплощенных, более многокамерных особей с несколько сильнее расширяющимися оборотами спирали, при этом образовавшийся новый вид – *T. sublapidosa* – в ранних оборотах сохраняет округло-трапецевидную форму камер дорзальной стороны, которые характеризуют поздние обороты геттангской *T. zvetkovi*. При наступлении трансгрессивного цикла происходит обратная реакция: возвращение к предыдущему состоянию данной динамической системы, т. е. осуществляется формообразование популяций высококонических плотно свернутых *T. nusatata*. Но приобретение таких очень высококонических форм для трохаммин, по всей вероятности, было еще преждевременным и по своей сути являлось только продуктом одностороннего изменения в условиях одностороннего отбора, т. е. инадаптации. Это успешно выразилось в возврате к уплощенной форме раковины. Высококонический морфотип обуславливал перекалфикацию динамической системы к существованию в более стенобионтных условиях, а поскольку генетические связи хорошо преадаптированных уплощенных морфотипов не прерывались, то высококонические формы трохаммин периодически заменялись более простой и универсальной для возможных адаптаций уплощенной формой раковин.

Аналогичная модель эволюционного развития наблюдается и на примере более толерантной к палеоэкологическим обстановкам группы таксонов рода *Ammodiscus*. Географическое распространение и временная приуроченность плотных популяций представителей этого таксона в юре и неокоме Сибири связываются с трансгрессивно-регрессивной последовательностью седиментации Арктического бассейна, а размерность раковин аммодискусов зависит от абиотического фактора среды их обитания. Так, из сопоставления стратиграфического положения аммодискусовых слоев, содержащих различные по размеру скелеты раковин, с температурной кривой видно, что формы с крупными раковинами обитали в условиях относительно низких положительных температур, а с мелкими – относительно высоких [46].

Таким образом, последовательность эволюционных трендов юрских трохаммин, лентикулин и аммодискусов доказывает устойчивость данных разноплановых биосистем, которые имели возможность возврата к сбалансированному состоянию, сохранившемуся в природной памяти определенной биотической системы.

Локальные аспекты реконструкции юрских палеоэкосистем Сибири по фораминиферам

Рассмотрим основные параметры формирования палеоэкосистем в юрских бассейнах седиментации на рубеже суши и моря (литораль – сублитораль) с палеоглубинами не более 200 м.

Экосистемы обособляются на участке палеорельефа с конкретным морфологическим строением, переход к иному морфологическому телу обозначает смену экосистем.

Каждой экосистеме свойственен характерный литологический состав горных пород и определенный комплекс палеонтологических остатков.

Геоморфологические особенности палеорельефа контролируют седиментогенез и разнообразие биоценозов.

Направленность (прямолинейная либо дискретная) седиментогенеза определяет пестроту биотопов и, соответственно, состав и ареалы расселения биоты, что служит основанием для дифференциации либо группировки экосистем.

Процесс новообразования или деструкции экологических ниш на общем фоне развития бассейна седиментации определяет роль экосистемных взаимодействий отдельных таксонов с внешней средой и, в свою очередь, сказывается на скорости и направлении эволюции популяции как экологически толерантных, так и эврибионтных таксонов [38, 44, 46, 59].

Таким образом, тесная связь между биотическими и абиотическими компонентами природы позволяет, с одной стороны, изучать взаимное влияние параметров окружающей среды на формирование и распространение биоценозов, а с другой – использовать биотический фактор в качестве индикатора окружающей среды.

«Биофациальная чувствительность» фораминифер дает обширный материал для достаточно корректных палеогеографических выводов [26]. Однако фораминиферы юры в палеоэкологическом отношении практически не изучены, несмотря на то что они часто имеют решающее значение при корреляции разрезов в составлении стратиграфических схем, особенно для закрытых территорий.

На современном этапе исследований однозначно установлено, что расселение фораминифер в краевых морях и океанах контролируется физико-химическими условиями среды обитания, из которых наиболее важны глубина, температура, соленость, газовый режим и динамика придонных вод [34–37, 45 и др.].

Предприняты попытки обобщения закономерностей и качественного распределения древних фораминифер в основных типах фаций позднеюрских и неокомских морей Западной Сибири [26]. Рассмотрены комплексы раннеюрских фораминифер и их связь с биомическими условиями в морях

Западной Якутии [33]. Проанализированы условия обитания келловейских комплексов фораминифер севера Средней Сибири [23]. Достаточно обширные данные по палеоэкологии позднеюрских и меловых фораминифер Западной Сибири приведены в работах тюменских микропалеонтологов [52]. Рассмотрены абиотические причины одновременного широкого географического распространения аммодискусов в юрских и раннемеловых морях Сибири [46]. Проанализированы данные о приуроченности бентосных фораминифер к физико-химическим факторам в тоар-ааленских морях Сибири [8].

Под контролем данных «образа жизни» современного и ископаемого бентоса [12, 13, 25, 34–37, 51, 52 и др.] проведен анализ распределения отдельных таксонов юрских фораминифер в многочисленных разнофациальных разрезах естественных обнажений и скважин Западной и Восточной Сибири [8]. В результате выполнена экологическая классификация рассматриваемой группы организмов (табл. 2) [15].

На основе указанной классификации с учетом особенностей седиментогенеза палеобасейнов [25, 39, 40, 42, 44, 54, 58], а также построений по другим группам бентосных организмов [26, 27, 51, 52, 54] в раннеюрских эпиконтинентальных морях Сибири установлены следы девяти фациальных обстановок с характерными только для них конкретными группировками экоморф фораминифер – типы биофаций, которые последовательно сменяют друг друга от палеоберега к центральным частям седиментационных бассейнов (рис. 4).

Лагуны, авандельты, заливы

Авандельты. Расчетная глубина до 20 м. Грунт илистый, реже песчаный. Соленость вод значительно ниже нормально-морской. Придонные воды с большим перепадом температуры. Аэрация хорошая. Геохимическая обстановка в придонном слое осадка преимущественно окислительная. Массовые моновидовые скопления толстостенных реофильных *Ammodiscus* ex gr. *pseudoinfimus*. Двустворчатые моллюски представлены мелководными реофилами *Tancredia*, *Myophoria*, часто образующими прослои и линзы ракушняка. Пелагические организмы не установлены. В типовых разрезах часто присутствие косых серий с детритом по плоскостям напластования, линзы песчаников и конгломератов, крупномерные обломки обугленной древесины, хорошо окатанная уплощенная галька и редкие валуны.

Солоновато-водные лагуны. Расчетная глубина до 20 м. Грунт глинистый. Соленость вод ниже нормально-морской. Придонные воды относительно теплые. Аэрация плохая, возможно сероводородное заражение. Геохимическая обстановка в придонном слое осадка преимущественно восстановительная. Массовые моновидовые скопления тонкостенных реофобных *Ammodiscus* ex gr. *glutaceus*, часто с пиритизированными раковинами. Двустворчатые моллюски представлены любителями

слабой гидродинамики *Dacryomya* и ракушняковыми прослойками мелководных *Tancredia*. Пелагические организмы не установлены. В типовых разрезах наблюдается тонкая горизонтальная слоистость пород с намывами обильного растительного детрита по плоскостям напластования.

Верхняя сублитораль

Прибрежное мелководье с неустойчивой соленостью. Расчетная глубина 0–20 м. Грунт песчаный, илисто-песчаный. Соленость вод близка к нормально-морской. Придонные воды с большим перепадом температур. Аэрация хорошая. Геохимическая обстановка в верхнем слое осадка преимущественно окислительная. Фораминиферы толстостенные, преимущественно секреторные (до 67%): доминанты – оксифильные *Saccammina* ex gr. *ampullacea*, субдоминанты – реофильные *Ammodiscus* ex gr. *pseudoinfimus* и *Marginulinopsis* либо *Pseudonodosaria*, сопутствуют им мелководные реофилы – *Ammobaculites* ex gr. *alaskensis*. Двустворчатые моллюски представлены мелководными реофилами *Harpax* ex gr. *laevigatus* либо *Tancredia*, сопутствуют им эврибатные реофилы *Meleagrinella* либо мелководные реофилы *Myophoria*. Редко встречаются разрозненные позвонки ихтиозавров. В типовых разрезах наблюдается грубая субгоризонтальная слоистость песчано-алевритовых пород со следами ряби, линзами конгломератов, крупномерными обломками обугленной древесины, хорошо окатанной округлой галькой.

Прибрежное мелководье с нормально-морской соленостью. Расчетная глубина 20 м. Грунт илисто-песчаный, илистый. Придонные воды с большим перепадом температур. Аэрация хорошая. Геохимическая обстановка в верхнем слое осадка от окислительной до нейтральной. Фораминиферы толстостенные преимущественно агглютинирующие (до 100%): доминанты – реофильные *Ammodiscus* ex gr. *pseudoinfimus* и эврибионтные *Trochammia*, субдоминанты – реофильные *Glomospira* ex gr. *gordialis*, сопутствуют им оксифильные *Saccammina* ex gr. *ampullacea* и *Ammobaculites* либо *Verneuiliinoides* и любители слабой гидродинамики *Lenticulina*. Двустворчатые моллюски представлены мелководными реофилами *Harpax* ex gr. *laevigatus* и *Tancredia* либо оксифильными *Pseudomytiloides*, иногда – реофильными *Meleagrinella*; типовые разрезы – чередованием песчано-алевритовых разностей с рассеянной хорошо окатанной овальной галькой, редкими валунами, линзами и прослоями конгломератов и редкими линзочками углефицированных глин.

Мелководье относительно удаленное от берега. Расчетная глубина около 20 м. Грунт илистый, илисто-глинистый. Придонные воды теплые. Аэрация хорошая. Соленость вод нормально-морская. Геохимическая обстановка в придонном слое

Таблица 2

Экологическая классификация раннеюрских фораминифер Сибири

Экологическая группировка	Морфотипы																			
	Этологические			Эдафические			Кислородные			Гидродинамические			Термальные			Солевые		Батиметрические		
	Прикрепляющиеся	Свободнолежащие	Ползающие	Илистые	Илисто-глинистые	Глинистые	Оксифильные	Оксифобные	Эвриоксибионт	Реофильные	Слабая гидродинамика	Реофобные	Термофильные	Термофобные	Эвритермные	Стеногалинные	Эвригалинные	Мелководные	Глубоководные	Эврибатные
<i>Saccamina</i> ex gr. <i>inanis</i>			+			+			+		+			+			+		+	
<i>S.</i> ex gr. <i>ampullacea</i>			+		+		+			+					+		+			+
Hippocrepinidae		+			+		+				+			+		+			+	
Reophax			+			+	+				+			+		+			+	
<i>Glomospira</i> ex gr. <i>gordialis</i>		+			+		+			+					+	+				+
<i>Gl.</i> ex gr. <i>perplexa</i>		+				+		+				+			+	+				+
<i>Ammodiscus</i> ex gr. <i>glumaceus</i>			+			+			+			+			+		+		+	
<i>Am.</i> ex gr. <i>pseudoinfimus</i>			+	+			+			+					+		+		+	
Haplophragmooidinae			+		+				+		+				+	+			+	
<i>Ammobaculites</i> ex gr. <i>lobus</i>			+			+		+				+			+		+			+
<i>A.</i> ex gr. <i>alaskensis</i>			+		+		+			+					+		+	+		
Trochammina	+				+				+	+	+	+			+		+			+
Turritellella		+				+	+				+		+			+		+		
Verneulinidae			+			+	+				+				+	+			+	
Lagena			+			+			+		+			+		+			+	
Nodosaria			+		+		+				+				+	+			+	
Pseudonodosaria		+		+			+			+					+		+	+		
Pandoglandulina		+			+		+			+					+	+				+
Rectoglandulina		+				+			+		+				+	+				+
Lingulina	+					+	+				+				+	+			+	
Frondiculinae	+					+	+				+				+	+			+	
Cornuspira			+			+		+				+		+		+			+	
Lenticulina			+		+				+		+				+	+				+
Astacolus	+				+				+		+				+	+			+	
Marginulina			+		+		+				+				+	+			+	
Marginulinopsis		+		+			+			+					+		+	+		
Dentalina	+					+	+				+				+	+			+	
Vaginulina			+			+	+				+				+	+			+	
Discorbiinae	+				+				+		+				+	+			+	
Polymorphinidae			+			+			+		+				+	+			+	

осадка от окислительной до нейтральной. Фораминиферы толстостенные с практически равным соотношением секреторных и агглютированных форм, среди которых доминируют эврибионтные *Trochammina*, субдоминанты представлены оксифильными *Ammodiscus* ex gr. *pseudoinfimus* и *Hyper-*

ammina либо реофильными *Glomospira* ex gr. *gordialis* и *Marginulinopsis*, сопутствуют им оксифильные: *Saccamina* ex gr. *ampullacea*, *Ammobaculites* ex gr. *alaskensis*, *Nodosaria*; иногда любители слабой гидродинамики *Astaculus* и *Lenticulina*. Двусторчатые моллюски представлены мелководными

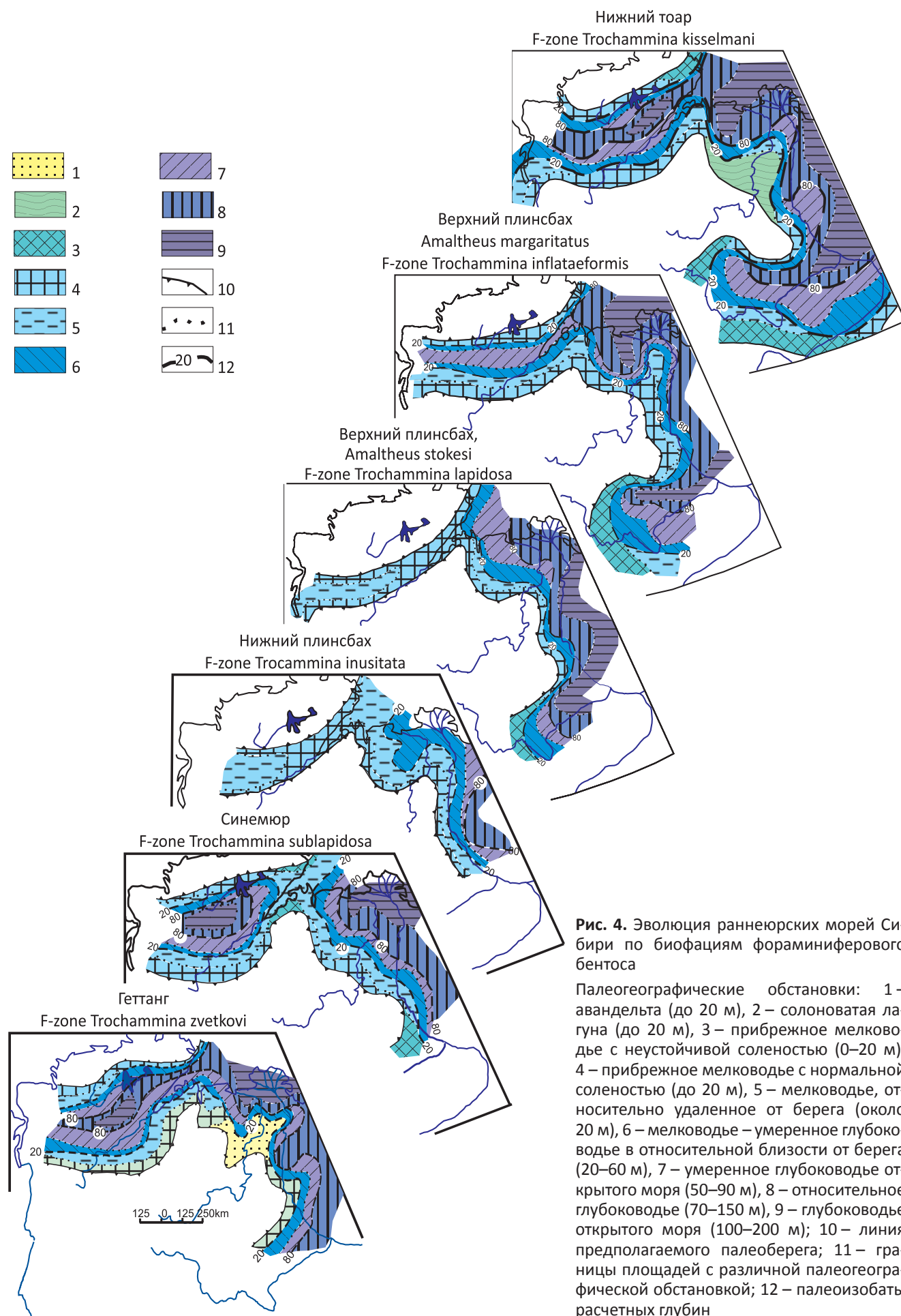


Рис. 4. Эволюция раннеюрских морей Сибири по биофациям фораминиферового бентоса

Палеогеографические обстановки: 1 – авандельта (до 20 м), 2 – солоноватая лагуна (до 20 м), 3 – прибрежное мелководье с неустойчивой соленостью (0–20 м), 4 – прибрежное мелководье с нормальной соленостью (до 20 м), 5 – мелководье, относительно удаленное от берега (около 20 м), 6 – мелководье – умеренное глубоководье в относительной близости от берега (20–60 м), 7 – умеренное глубоководье открытого моря (50–90 м), 8 – относительное глубоководье (70–150 м), 9 – глубоководье открытого моря (100–200 м); 10 – линия предполагаемого палеоберега; 11 – границы площадей с различной палеогеографической обстановкой; 12 – палеоизобаты расчетных глубин



реофилами *Harpax*, *Laevigatus* и *Pleuromya*, иногда любителями слабой гидродинамики *Dacryomya*, им сопутствуют: мелководные реофилы *Tancredia* либо эврибатные реофилы *Meleagrinella*. Редко встречаются аммоноидеи. В типовых разрезах наблюдаются монотонные толщи алеврито-глинистых пород с шаровыми конкрециями сидеритизированного алевролита, отмечается также практически полное отсутствие мегакластов.

Средняя сублитораль

Мелководье, умеренное глубоководье в прибрежной зоне. Расчетная глубина 60–20 м. Грунт песчано-илистый, илистый. Соленость вод близка к нормально-морской. Придонные воды умеренно холодные. Аэрация хорошая. Геохимическая обстановка в придонном слое осадка от нейтральной до слабоокислительной. Фораминиферы средне-тонкостенные, преимущественно агглютинирующие (до 100%), среди них доминируют реофильные *Glomospira* ex gr. *gordialis*, субдоминанты представлены эврибионтными *Trochammina* и реофильными *Ammodiscus* ex gr. *pseudoinfimus* либо *Saccammina* ex gr. *ampullacea*, сопутствуют им реофильные *Ammodaculites* ex gr. *alaskensis* и оксифильные *Verneuilinoides*, иногда любители слабой гидродинамики *Hyperammina* и *Reophax*. Двустворчатые моллюски представлены реофильными *Harpax* ex gr. *laevigatus*, *Pleuromya*, *Meleagrinella*, *Tancredia*; реже встречаются любители слабой гидродинамики *Notomya*, *Pseudomytiloides* и реофобные *Malletia*. Довольно часты находки аммоноидей и разрозненных позвонков ихтиозавров. Типовые разрезы представлены неравномерным переслаиванием алеврито-глинистых пород с прослойками и линзами песчанников, рассеянной галькой средней окатанности и обломками обугленной древесины.

Умеренное глубоководье открытого моря.

Расчетная глубина 50–90 м. Грунт илисто-глинистый. Соленость вод нормально-морская. Придонные воды холодные. Аэрация хорошая. Геохимическая обстановка в природном слое осадка от нейтральной до слабовосстановительной. Фораминиферы средне-тонкостенные, в основном секреторные (56–88%): доминанты – эврибионтные *Trochammina* и любители слабой гидродинамики *Astacolus*, субдоминанты – реофобные *Ammodiscus* ex gr. *glumaceus*, любители слабой гидродинамики *Marginulina* и *Pyrulina* либо *Lagena*, сопутствуют им любители слабой гидродинамики: *Hyperammina*, *Haplophragmoides*, *Nodosaria*, *Dentalina* и *Lenticulina*. Двустворчатые моллюски представлены в основном любителями слабой гидродинамики: *Oxytoma*, *Pseudomytiloides*, *Aguilerella* и глубоководными *Limea* и *Taimyrodon*, реже встречаются реофильные *Pleuromya*, *Tancredia*, *Meleagrinella*. Довольно редки находки аммоноидей. Типовые разрезы представлены монотонными толщами алевритистых глин с шарообразными конкрециями известковистого алевро-

лита, пиритовыми стяжками и редкими обломками обугленной древесины.

Нижняя сублитораль

Относительное глубоководье. Расчетная глубина 70–150 м. Грунт илисто-глинистый. Соленость вод нормально-морская. Придонные воды холодные. Аэрация плохая. Геохимическая обстановка в придонном слое осадка от восстановительной до нейтральной. Фораминиферы небольшие, тонкостенные преимущественно агглютинирующие (63–100%): доминанты – любители слабой гидродинамики *Saccammina* ex gr. *inanis* и реофобные *Ammodiscus* ex gr. *glumaceus* либо эврибионтные *Trochammina*, субдоминанты – любители слабой гидродинамики *Hyperammina* либо *Nodosaria*, которым сопутствуют оксифобные *Ammodaculites* ex gr. *lobus* и любители слабой гидродинамики *Lenticulina*, *Astacolus* либо термофобные *Lagena*. Двустворчатые моллюски представлены любителями слабой гидродинамики *Dacryomya*, *Solemya*, *Eopecten*. Многочисленны находки скелетных остатков ихтиозавров, аммоноидей и белемнитов, более редки – плезиозавров и панцирей ракообразных. Типовые разрезы представлены алевритистыми и алевритовыми глинами с редкими прослойками и линзочками песчанников, обломки крупномерного растительного детрита, редко с хорошо окатанной галькой.

Глубоководье. Расчетная глубина 80–200 м. Грунт глинистый. Соленость вод нормально-морская. Придонные воды холодные. Аэрация плохая. Геохимическая обстановка в верхнем слое осадка слабовосстановительная. Фораминиферы небольшие, тонкостенные преимущественно секреторные (67–89%): доминанты – реофобные *Ammodiscus* ex gr. *glumaceus* и любители слабой гидродинамики *Lenticulina* либо *Globulina*, иногда *Haplophragmoides* и эврибионтные *Trochammina*; субдоминанты – реофобные *Cornuspira* и любители слабой гидродинамики *Hyperammina* и *Astacolus*, иногда *Discorbiinae* либо термофобные *Lagena*. Двустворчатые моллюски представлены глубоководными реофобами *Taimyrodon*, *Limea* и любителями слабой гидродинамики *Dacryomya* и *Pseudomytiloides*. Довольно многочисленны находки аммоноидей, белемнитов и ихтиозавров. Типовые разрезы представлены монотонными толщами тонкоотмученных глин, иногда битуминозные с желваками фосфоритов и практически полным отсутствием мегакластов.

Проведенный анализ седиментолого-биогeoхимических данных позволяет проследить особенности эволюции раннеюрских эпиконтинентальных морей Сибири (см. рис. 4) для сравнительно узких временных интервалов, отвечающих установленным фораминиферовым зонам [41].

Выводы

Экосистемный подход базируется на изучении объекта (любого ранга) в качестве «живой» дина-

мической системы и является элементарной ячейкой биосферы с определенными функциональными свойствами. Экосистема со всем разнообразием флоры и фауны, с характерным для нее составом вод, гидродинамикой, температурой, типом донных грунтов и с определенной биологической продуктивностью при изменении направленности внешнего и внутреннего обмена веществ и энергии претерпевает трансформации, которые определяют формирование древних экосистем различного ранга.

1. Палеоэкосистемы обособляются на участке палеорельефа с конкретным морфологическим строением; переход к иному морфологическому телу обозначает смену экосистем.

2. Каждой палеоэкосистеме свойственен характерный литологический состав горных пород и определенный комплекс палеонтологических остатков.

3. Геоморфологические особенности палеорельефа контролируют седиментогенез и разнообразие биоценозов.

4. Направленность (прямолинейная либо дискретная) седиментогенеза определяет пестроту биотопов и, соответственно, состав и ареалы расселения биоты, что служит основанием для дифференциации либо группировки палеоэкосистем.

5. Процесс новообразования либо деструкции экологических ниш на общем фоне развития бассейна седиментации определяет роль экосистемных взаимодействий отдельных таксонов с внешней средой и, в свою очередь, сказывается на скорости и направлении эволюции популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Алексеев А. С.** Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории // Биотические события на основных рубежах фанерозоя. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – С. 22–47.
2. **Алексеев А. С., Дмитриев В. Ю., Пономаренко А. Г.** Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. Эволюция таксономического разнообразия. – М.: Геос, 2001. – 126 с.
3. **Басов В. А., Кузнецова К. И.** Динамика разнообразия и эволюционные тенденции юрских фораминифер // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2000. – Т. 8, № 3. – С. 74–88.
4. **Булынникова С. П., Белоусова И. А., Богомякова Е. Д.** Новое в биостратиграфии неокома Западно-Сибирской равнины по фораминиферам // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока СССР. – Новосибирск, 1986. – С. 153–159.
5. **Вернадский В. И.** Биосфера. – Л.: Гостехиздат, 1926. – 170 с.
6. **Дагис А. С.** Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). – Новосибирск: Наука, 1974. – 387 с.
7. **Девятков В. П., Сапьяник В. В.** Главнейшие геологические события мезозоя Сибири // Региональная геология. Стратиграфия и палеонтология фанерозоя Сибири. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2009. – С. 123–130.
8. **Девятков В. П., Сапьяник В. В.** Особенности распределения бентосных фораминифер в тоар-ааленских морях севера Сибири // Биофацальный анализ при палеогеографических реконструкциях. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1989. – С. 70–77.
9. **Девятков В. П., Князев В. Г., Сапьяник В. В.** Реперные горизонты в нижней и средней юре Сибири // Региональная стратиграфия нефтегазоносных районов Сибири. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1988. – С. 53–60.
10. **Жерихин В. В.** Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. – М.: Недра, 1994. – С. 13–20.
11. **Жерихин В. В., Раутиан А. С.** Кризисы в биологической эволюции // Анатомия кризисов. – М.: Наука, 1999. – С. 29–47.
12. **Западная Сибирь.** Палеогеографические схемы стратиграфических горизонтов юры / Ю. М. Ильин, В. В. Сапьяник, Л. Ф. Найденов и др. – Тюмень: Тюменский нефтяной научный центр, 2005. – 84 с.
13. **Каныгин А. В.** Экологическая эволюция остракод и проблема видообразования // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Аспекты эволюции организмов и среды. – Новосибирск: Наука, 1990. – С. 59–76.
14. **Каныгин А. В.** Экологические типы ордовикских остракод // Среда и жизнь в геологическом прошлом (палеоэкологические проблемы). – Новосибирск, 1974. – С. 87–100.
15. **Колчинский Э. И.** Эволюция биосферы: Историко-критические очерки исследований в СССР. – Л.: Наука, 1990. – 236 с.
16. **Красилов В. А.** Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 140 с.
17. **Красилов В. А.** Палеоэкосистемы // Изв. АН СССР. Сер. Геол. – 1970. – № 4. – С. 114–150.
18. **Красилов В. А.** Эволюция и биостратиграфия. – М.: Наука, 1977. – 256 с.
19. **Курушин Н. И.** Основные биотические и абиотические рубежи в триасовом периоде Сибири // Среда и жизнь в геологическом прошлом: тез. докл. Всерос. симп. – Новосибирск: НИЦ ОИГГМ СО РАН, 2000. – С. 78–79.
20. **Курушин Н. И., Могучева Н. К., Сапьяник В. В.** Изменение биоты на границе триаса и юры Сибири // Эволюция жизни на Земле: матер. II Междунар. симп. – Томск: Изд-во НТЛ, 2001. – С. 279–281.
21. **Левченко В. Ф.** Эволюция биосферы до и после появления человека. – СПб.: Наука, 2004. – 168 с.
22. **Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И.** Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51, № 5. – С. 619–631.



23. **Лутова З. В.** Стратиграфия и фораминиферы келловей севера Средней Сибири. – М.: Наука, 1981. – 133 с.
24. **Невесская Л. А.** Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой – М.: Наука, 1999. – 498 с.
25. **Никитенко Б. Л.** Стратиграфия, палеобиогеография и биофации юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды). – Новосибирск: Параллель, 2009. – 680 с.
26. **Палеобиофации** нефтеносных волжских и неокомских отложений Западно-Сибирской плиты / С. П. Булынникова, А. В. Гольберт, А. Э. Конторович и др. – М.: Недра, 1978. – 87 с.
27. **Палеогеография** Севера СССР в юрском периоде / В. А. Захаров, М. С. Месежников, З. З. Ронкина и др. – Новосибирск: Наука, 1983. – 190 с.
28. **Палеонтологический словарь** / под ред. Г. А. Безносовой, Ф. А. Журавлевой. – М.: Наука, 1965. – 615.
29. **Практическое** руководство по микрофауне СССР. Т. 5. Фораминиферы мезозоя / А. Я. Азбель, В. С. Акимец, Л. В. Алексеева. – Л.: Недра, 1991. – С. 210–222.
30. **Разумовский С. М.** Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
31. **Разумовский С. М.** Избранные труды. – М.: КМК Scientific Press, 1999. – 560 с.
32. **Решение VI** Межведомственного стратиграфического совещания по рассмотрению и принятию уточненных стратиграфических схем мезозойских отложений Западной Сибири. Региональные стратиграфические схемы триасовых и юрских отложений Западной Сибири / гл. ред. Ф. Г. Гурари. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2004. – 113 с.
33. **Рунева Н. П.** Новые ранне- и среднеюрские лентиккулины Западной Якутии // Новые роды и виды древних растений и беспозвоночных СССР. – Л.: Недра, 1980. – С. 77–83.
34. **Саидова Х. М.** Бентосные фораминиферы Мирового океана. – М.: Наука, 1976. – 160 с.
35. **Саидова Х. М.** Бентосные фораминиферы Тихого океана. – М.: Ин-т океанологии АН СССР, 1975. – 143 с.
36. **Саидова Х. М.** Основные закономерности распределения бентосных фораминифер в Тихом океане: автореф. дис. ... д. г.-м. н. – М., 1970. – 48 с.
37. **Саидова Х. М.** Экология фораминифер и палеогеография дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. – М.: АН СССР, 1961. – 264 с.
38. **Сапьяник В. В.** Аспекты экологической эволюции бентосных фораминифер // Эволюция жизни на Земле: матер. 1-го Междунар. симп. – Томск: Изд-во НТЛ, 1997. – С. 51–52.
39. **Сапьяник В. В.** Биофации фораминиферо-вого бентоса в раннеюрских морях Сибири // Эволюция экосистем: тез. докл. Междунар. симп. – М.: ПИН РАН, 1995. – С. 109–110.
40. **Сапьяник В. В.** Геоморфология юрских субаквальных ландшафтов Западно-Сибирского бассейна как определяющий фактор формирования потенциальных коллекторов и нефтегазогенерирующих толщ // Пути реализации нефтегазового потенциала ХМАО: Девятая науч.-практ. конф. Т. I. – Ханты-Мансийск, 2006. – С. 67–76.
41. **Сапьяник В. В.** Расчленение ниже-среднеюрских отложений Сибири по фораминиферам // Геология и нефтегазоносность триас-среднеюрских отложений Западной Сибири. – Новосибирск, 1991. – С. 63–79.
42. **Сапьяник В. В.** Следы раннеюрских трансгрессий на юге Западной Сибири // Докл. РАН. – 2000. – Т. 371, № 5. – С. 663–665.
43. **Сапьяник В. В.** Тоарские фораминиферы Средней Сибири // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 106–113.
44. **Сапьяник В. В.** Эволюция бентосных эврибионтов как основа создания биостратиграфической шкалы ниже-среднеюрских отложений Западной Сибири // Стратиграфия и палеонтология Сибири. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2000. – С. 148–156.
45. **Сигаль Ж.** Отряд фораминиферы: Пер. с франц. – Л.: Гостоптехиздат, 1956. – 222 с.
46. **Стратиграфическое** положение и условия формирования маркирующих слоев с аммодискусами в юре и раннем мелу Сибири / С. П. Булынникова, В. П. Девятков, В. В. Сапьяник, В. К. Комиссаренко // Биофациальный анализ при палеогеографических реконструкциях. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 1989. – С. 63–70.
47. **Сукачев В. Н.** Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» // Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – С. 5–49.
48. **Температурный** режим триасовых морей северо-восточной Азии в связи с проблемой нефтегазоносности / А. В. Гольберт, А. М. Казаков, В. И. Николаев, В. П. Стрижов // Проблемы геологии и нефтегазоносности верхнепалеозойских и мезозойских отложений Сибири. – Новосибирск, 1984. – С. 87–97.
49. **Темпы** эволюции органического мира и биостратиграфия: матер. LVII сес. палеонт. об-ва. – СПб., 2011. – 157 с.
50. **Шварц С. С.** Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
51. **Шурыгин Б. Н.** Биогеография, фации и стратиграфия нижней и средней юры Сибири по двустворчатым моллюскам. – Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2005. – 154 с.
52. **Экология** юрской и меловой фауны Западно-Сибирской равнины. – Тюмень: ЗапСибНИГНИ, 1981. – 128 с.



53. **Ярусные** и зональные шкалы бореального мезозоя СССР / под ред. В. А. Соловьева. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

54. **Biota** of triassic-jurassic boundary in Siberia / V. V. Sapiyanik, N. I. Kurushin, N. K. Mogucheva, L. V. Smirnov // Siberian Research Institute of Geology, Geophysics and Mineral Resources: 32nd International Geological Congress: Abstracts. Part 2. – Florence, Italy, 2004. – P. 1141.

55. **Charig A. J.** A New Look at the Dinosaurs. – London: Heinemann, 1979. – 160 p.

56. **Hallam A.** The end-Triassic bivalve extinction event // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. – 1981. – No. 35. – P. 1–44.

57. **Primary** mesozoic abiotic and biotic events in Siberia / V. P. Devyatov, V. V. Sapjanik, A. N. Aleinikov,

et al. // 33rd International Geological Congress. – Oslo, 2008, August, 6–14th. – HPF.

58. **Sapiyanik V. V.** Evolution of paleosea reliefs in Siberia, as the determining factor in the formation of Jurassic landscapes with high primary bioproductivity or increased hydrodynamics of benthonic waters // 34th International Geological Congress: Brisbane, Australia 2012, August 5–10. – HPF 1530P.

59. **Sapiyanik V. V., Devyatov V. P.** Peculiarities of benthic foraminifera (foraminifera) in Jurassic basins of Siberia // 33rd International Geological Congress: Oslo 2008, August 6–14th. – HPF 01352P.

60. **Tansley A.** The use and abuse of vegetation concepts and terms // Ecology. – 1935. – Vol. 16, No. 2. – P. 284–307.

© В. В. Сапьяник, 2017