

СООБЩЕСТВА НЕКТОНА, НЕКТОБЕНТОСА И ПЛАНКТОНА [РЫБ, БЕСЧЕЛЮСТНЫХ, КОНОДОНТОНОСИТЕЛЕЙ, ГРАПТОЛИТОВ, ХИТИНОЗОЙ] СИЛУРА ВОСТОЧНОЙ ПРИБАЛТИКИ

Д. Л. КАЛЬО, В. Я. ВИЙРА, Т. И. МЯРСС, В. В. НЕСТОР

Разнообразие планктонных, нектонных и нектобентосных организмов в силуре Восточной Прибалтики, по сравнению с бентосными группами, невелико. Кроме рассматриваемых в настоящем сообщении хитинозой, граптолитов, конодонтоносителей, бесчелюстных и рыб, известны еще акритархи, некоторые представители моллюсков, в частности головоногих, членистоногих, псевдопланктонных брахиопод и др. Недостаточная изученность последних групп не позволила включить их в данное рассмотрение.

Бентосные организмы, их сообщества, как правило, довольно сильно связаны с характером грунта на дне моря. Распространение нектонных и планктонных организмов, живущих в толще воды, в принципе не должно зависеть от дна (здесь мы не говорим о нектобентосе, питающемся в придонном слое воды), но это не значит, что они свободны от фациального контроля в широком смысле. Это подтверждается при прослеживании их распространения по фациальным зонам бассейна, однако механизм влияния экологических факторов оказывается более сложным.

При анализе фактического материала по распространению отмеченных выше групп организмов авторы пользовались фациальной и экологической моделями силура Восточной Прибалтики, неоднократно публиковавшимися в последние годы (Нестор, Эйнасто, 1977; Кальо, Вийра, Клааманн и др., 1983; см. также литературу в последней работе). Ссылаясь на указанные публикации, считаем возможным опустить здесь вводное описание моделей.

Общая характеристика распространения рассматриваемых пяти групп организмов и их сообществ в пределах Прибалтийского силурийского бассейна также приведена в указанной выше статье большого коллектива авторов и в ряде других трудов (см. Кальо, Клааманн, ред., 1982; Kaljo, Klaamann, Eds. 1982). Поэтому целью настоящего исследования является конкретизация выявленных ранее закономерностей распространения и фациального контроля.

Материалом служили образцы, собранные авторами из четырех буровых разрезов, расположенных на о-ве Сааремаа Эстонской ССР (Охесааре) и п-ове Курземе Латвийской ССР (Колка, Вентспилс, Павилоста, см. рис. 1) (всего 37 образцов). Образцы растворялись в слабой уксусной кислоте, и весь органический остаток изучался авторами (остатки конодонтов — В. Я. Вийра, бесчелюстных и рыб — Т. И. Мярсс, хитинозой — В. В. Нестор, граптолитов — Д. Л. Кальо). При определении фациальной принадлежности образцов авторы пользовались консультацией и разрезами, составленными Р. Э. Эйнасто, которому выражают свою благодарность за помощь.



Рис. 1. Схема расположения изученных буровых скважин на фоне фациальных зон конца лудлова.

Для каждого образца определялись таксономическое разнообразие (количество разных таксонов даже в случаях, когда нельзя было установить точное видовое название, например у сикул граптолитов) и относительная частота данной группы среди остатков. Учитывая разные размеры остатков и их среднее количество в образцах (как правило, растворялись пробы весом не менее 300 г), мы пользовались шкалой, приведенной в табл. 1.

Следует подчеркнуть, что приведенная шкала получена чисто эмпирически, и, вероятно, она более или менее соответствует лишь определенным условиям силура Прибалтики.

Результаты изучения таксономического разнообразия и частоты органических остатков в образцах (разнотипных отложениях) приведены в табл. 2 и в несколько обобщенном виде в табл. 3 и на рис. 2. В последних выведены средние значения по фациальным зонам и разным типам отложений с учетом их возраста.

На основе использованных нами материалов можно указать на следующие наиболее существенные тенденции, проявляющиеся в распределении изученных групп организмов.

Бесчелюстные и рыбы ведут себя в основном одинаково: как таксономическое разнообразие, так и частота их остатков увеличиваются в сторону берега. Но имеются и различия. Например, максимуму агнат в лагунной фации в конце лудлова и в пржидоли сопутствовали от-

Таблица 1

Шкала оценки частоты остатков изученных групп организмов в образцах

Частота	Конодонты	Агнаты и рыбы	Хитинозои	Граптолиты
	Количество экземпляров в образце			
Редко	<10	<30	<30	<10
Средняя частота	10—50	30—300	30—250	10—30
Многочисленно	>50	>300	>250	>30

Скважина, глубина нахождения образца, м	Страт. поло- жение	П о р о д а	Нектон и нектобентос						Планктон					
			Фазы развития	Агнаты		Рыбы		Конодонты		Хитинозои		Граптолиты		
				Ви- дов	Час- тота	Ви- дов	Час- тота	Ви- дов	Час- тота	Ви- дов	Час- тота			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Орсааре	K _{3b}	зернистый известняк глин. домерит детритовый известняк зернистый известняк " домерит глин. мергель изв. линзы зернистый известняк глин. доломит долом. домерит глин. домерит карб. линзы глин. мергель изв. линзы " мелкодетр. известняк " глин. мергель " " " " " " " " " " глин. мергель изв. линзы " " " "	II	1	P	2	C	5	M	2	P	0	0	
67,4—6	K _{3a}		I	7	M	3	M	2	C	0	O	O	O	
93,4—94,0														
Колка	K _{3a}		III	0	O	0	0	O	3	M	0	O	0	0
270,8—271,2	"		II	5	C	3	1	C	5	M	5	C	0	O
276,2—4	"		II	2	P	C	3	P	4	M	1	P	0	O
279,5—9	"		I	3	C	M	3	C	3	M	2	C	0	O
282,2—5	"		III	5	M	0	0	O	5	M	2	P	0	O
284,2—5	K ₂		II	1	P	O	0	O	3	C	0	O	0	O
286,1—3	"		I	0	O	0	0	O	3	P	0	O	0	O
287,4—7														
Вентспилс	K ₄	долом. домерит глин. домерит карб. линзы глин. мергель изв. линзы " мелкодетр. известняк " глин. мергель " " " " " " " " " " глин. мергель изв. линзы " " " "	I	5	C	8	M	4	M	4	C	0	0	
273,3—8	"		III	2	C	5	5	M	3	C	6	M	0	0
294,1—2														
367,5	K _{3b}		III	0	O	0	3	M	2	C	—	—	—	—
372,0	"		II	—	—	—	—	—	—	—	7	M	0	0
452,0	K _{3a}		III	—	—	—	—	—	—	—	2	P	0	—
453,0	"		III	2	P	—	2	P	5	C	—	—	5	—
585,0	K ₂		IV2	—	—	—	—	—	—	—	9	C	—	—
586,0	"		IV2	0	O	—	0	O	—	—	—	—	—	—
590,0	"	IV2	2	P	—	2	P	—	—	—	—	—	—	
604,8	"	IV2	0	O	—	2	P	—	—	—	—	—	—	
609,0	"	IV2	—	—	—	—	—	—	—	3	P	—	—	
609,8	"	IV2	0	O	—	0	O	2	P	—	—	8	—	
Павеллоста														
570,4—8	K _{3b}	глин. мергель изв. линзы " " " "	III	0	O	3	C	4	M	5	C	0	0	
571,6—9	"		III	0	O	O	2	P	2	P	4	C	0	0
577,0—6	"		III	0	O	O	2	C	4	M	4	C	0	0

(продолжение таблицы 2)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
534,3—8	"	дол.м. глина	IV1	0	0	1	P	2	C	8	M	—	—
590,0—5	"	"	IV1	0	0	1	P	1	P	10	M	—	—
690,0—5	K _{1a}	мерг., глин. мерг. изв. линзы	IV1	1	P	0	O	4	P	7	M	2	C
695,0—5	"	"	IV1	0	0	0	O	1	P	5	M	1	P
700,0—3	"	"	IV1	2	P	0	O	2	P	9	C	3	P
705,0—5	"	"	IV1	1	P	0	O	3	C	4	C	2	C
726,0—5	"	алевр. домерит	IV1	0	0	0	O	1	C	9	M	2	C
731,1—3	"	"	IV1	0	0	0	O	2	C	9	M	1	P
736,0—5	"	"	IV1	0	0	0	O	1	P	3	C	1	P
742,0—3	K ₂	дол.-изв. мергель	IV1	0	0	0	O	0	O	6	M	—	—
745,3—6	"	"	IV1	0	0	0	O	1	P	4	C	—	M
750,3—6	"	глин. мергель	IV2	1	P	1	P	1	P	6	C	4	M
756,0—4	"	"	IV2	0	0	0	O	2	P	4	C	5	M

Примечания и объяснения. Термином «зернистый известняк» обозначаются биоморфные и детритовые (в основном крупнодетритовые) известняки, встречающиеся совместно. Карбонатные линзы в разных мергелях и домеритах III зоны, как правило, зернистые (детритовые), а в IV зоне — илистые или илисто-зернистые. Фациальные зоны: I — лагуна и приливная равнина (закрытый шельф); II — отмель; III — открытый шельф; IV — склон (переходная), причем IV1 — верхняя часть и IV2 — нижняя (глубокая) часть зоны.

Количество видов указано цифрами, частота охарактеризована оценкой (см. табл. 1): P — редко, C — среднее количество и M — многочисленно, O — отсутствует. Нуль означает отсутствие группы, минус — не изучена проба на данную группу.

Таблица 3

Среднее разнообразие и средняя частота по фацциальным зонам и по возрасту
(по данным табл. 2)

Возраст (горизонт)	Фацциальная зона, порода	Кол-во об- разцов	Нектон и нектобентос					Планктон				№ гисстор 2	
			Агнаты		Рыбы		Конодонты		Хитинозои		Граптолиты		
			Видов	Час- тота	Видов	Час- тота	Видов	Час- тота	Видов	Час- тота	Видов		Час- тота
1			2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
K ₄ K _{3a} K ₂	I зона в среднем в том числе:	4	3,75	C	3,5	C	2,75	C	1,5	P	0	O	
	дол. домерит	1	5	C	8	M	4	M	4	C	0	O	3
	домерит, глин. домерит	2	5	CM	3	CM	2,5	C	1	P	0	O	2
	глин. доломит	1	0	O	0	O	3	P	0	O	0	O	1
K _{4b} K _{3a} K ₂	II зона в среднем в том числе:	4	2,25	P	1,5	P	4,25	M	2	P	0	O	
	зернистый известняк	1	1	P	2	C	5	M	2	P	0	O	6
	"	2	3,5	PC	2	PC	4,5	M	3	PC	0	O	5
	"	1	1	P	0	O	3	C	0	O	0	O	4
K ₄ , K _{3b}	III зона в среднем в том числе:	10	1,1	P	2,5	C	3,5	CM	4	CM	0	O	
	глин. домерит и												
	глин. мергель с карб. линзами	6	0,4	P	3	C	3	C	5,2	CM	0	O	9
	детритовый известняк	3	1	P	1	P	4	CM	1	P	0	O	8
K _{3a} "	глин. мергель с изв. линзами	1	5	M	3	M	5	M	2	P	0	O	7
	IV верхняя подзона в среднем	11	0,4	P	0,2	P	1,6	P	6,7	CM	1,7	P	
	в том числе:												
	дол. глина	2	0	O	1	P	1,5	PC	9	M	—	—	12
K _{2b} K _{3a} "	мерг., гл. мерг. изв. линзы	4	1	P	0	O	2,5	P	6,25	CM	2	PC	11
	алевр. домерит	3	0	O	0	O	1,3	PC	7	M	1,3	P	10
	дол.-изв. мергель	2	0	O	0	O	0,5	P	5	CM	—	—	
	IV нижняя подзона в среднем	8	0,5	P	0,8	P	1,75	P	5,5	C	5,5	M	
K ₂ K ₂	все пробы глин. мергеля												

дельные вспышки, связанные лишь с определенными, более мористыми отложениями в отмельной зоне: в курессаареских зернистых известняках имело место лишь небольшое увеличение (гистограмма 5 на рис. 2), существенно большим оно было в глинистых мергелях с известковыми линзами открытого шельфа (гистограмма 7 на рис. 2). Максимум рыб наступил несколько позже, в пржидоли, и их сравнительно многочисленное распространение в зоне открытого шельфа было более широким, чем у агнат.

Сравнительно незначительное присутствие бесчелюстных и рыб в отмельных фациях является несколько неожиданным. Вполне возможно, что общепринятое мнение о многочисленности и разнообразии этих групп на отмелях основывается на изучении костеносных слоев, представляющих собой результат вторичного обогащения. С другой стороны, количество изученных нами образцов было ограниченным, и поэтому случайные (или специфические) отклонения сильно влияют на средние значения.

В целом же можно подтвердить, что агнаты и рыбы являются животными шельфа в широком смысле (неритической области моря); глубже или на более удаленных от берега акваториях они встречаются сравнительно редко. Латеральные сообщества до сих пор обнаружены не были.

Конодонты также распространены главным образом в неритической области, причем наиболее многочисленно и разнообразно они представлены в отмельной фациальной зоне. В пределах открытого шельфа и лагунной зоны их частота и разнообразие немного меньше, чем в отмельной, но важно, что в двух упомянутых зонах конодонты, как правило, всегда преобладают над агнатами и рыбами, а в лагунной зоне их соотношения обратные.

В более глубоководных склоновых или переходных фациях конодонты встречаются редко и они менее разнообразны, но всегда доминируют по сравнению с агнатами и рыбами.

Латеральные сообщества конодонтов выделяются на основе изменения таксономического состава фауны.

Наиболее прибрежное сообщество *Ctenognathodus* прослеживается в лагунно-отмельных фациях роотсикюлаского времени (Вийра, 1982). Главную роль в нем играет *St. murchisoni*, обнаруженный в большом количестве в известняке с чешуями агнат (обн. Везику, о-в Сааремаа) и более ограниченно в скрытокристаллическом известняке, в эвриптеровом и коралловом доломитах, в зернистых известняках.

В отмельной и открытошельфовой фациях выделяется два сообщества: *Kockelella* в венлокских отложениях и *Ozarkodina* в лудлове и пржидоли. При этом *K. ranuliformis* первого сообщества приурочен к различным зернистым известнякам отмельной зоны, а *K. walliseri* — к более глинистым породам открытошельфовой зоны.

Сообщество *Ozarkodina* распространено, кроме отмельной и открытошельфовой, еще в склоновой фациальной зоне. В пределах этого сообщества отдельные таксоны предпочитают определенные фации. В отмельной фациальной зоне широко распространена *Oz. confluens*, образующая иногда массовые скопления. *Oz. excavata* (в лудлове) и *Oz. s. eosteinhornensis* (в пржидоли) более характерны для открытошельфовой зоны, но могут встречаться и в двух соседних фациальных зонах.

Склоновая фациальная зона представлена в лудлове сообществом *Polygnathoides siluricus* (вместе с *P. emarginatus* и *Kockelella variabilis*),

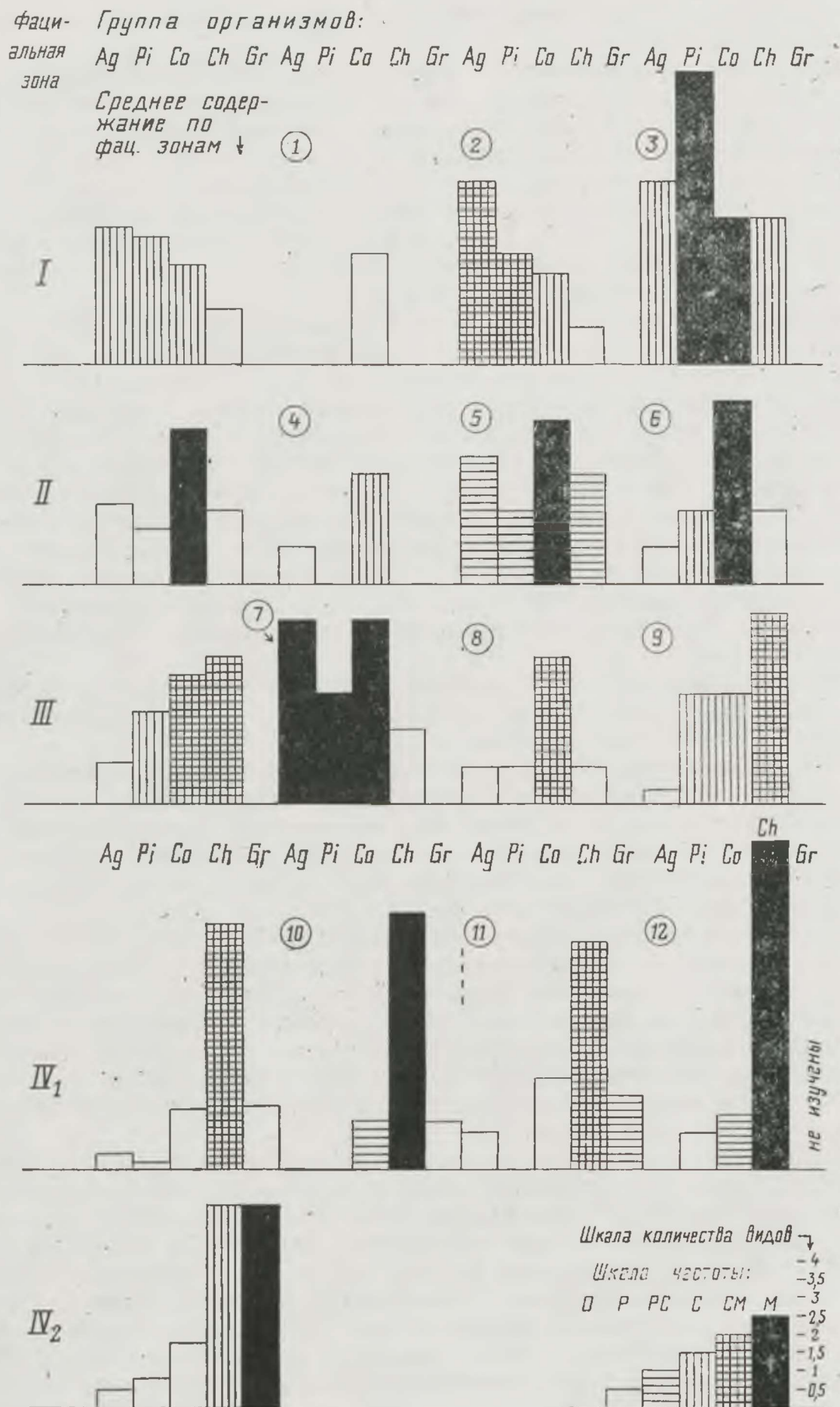


Рис. 2. Гистограммы таксономического разнообразия и частоты остатков изученных групп.
Номера в кружках указывают на данные, приведенные в табл. 3.

в глубокой части этой фации в позднем лландовери выделяется сообщество *Pterospathodus*.

Хитинозои, таксономическое разнообразие и частота остатков которых увеличиваются в направлении к внешнему краю шельфа, достигают максимума в верхней подзоне склоновой фации (IVI на рис. 2); несколько меньше их в глубокой части открытого шельфа (9 на рис. 2), а также в нижней подзоне склоновой фации. В отмельной и лагунной фациях роль хитинозой резко уменьшается, но в отдельных образцах (например, 3 на рис. 2) они могут встречаться довольно часто и разнообразно. Как правило, хитинозои отсутствуют в биогермных постройках (см. также Laufeld, 1974 и др.).

Латерально таксономический состав хитинозой изменяется сравнительно мало. Но опыт показывает, что у разных таксонов фациальная толерантность выражена по-разному. Представители рода *Linochitina*, а также анцуро-, анго- и готландохитины, имеющие более крупную и сложную орнаментацию (например, *Ancyrochitina pedavis*, *A. desmea*, *Angochitina ceratophora*, *A. crassispina*, *Gotlandochitina villosa* в лудлове Прибалтики), распространены преимущественно в склоновой фациальной зоне, представленной глинистыми отложениями. В более карбонатных отложениях они встречаются спорадически или отсутствуют полностью. Гладкие и слабоорнаментированные формы (представители родов *Conochitina*, *Eisenackitina* и др.) фациально более толерантны и встречаются иногда также в породах отмельной фациальной зоны.

Следует отметить, что в крайних фациях встречаются преимущественно те виды, которые на данном стратиграфическом уровне вообще наиболее многочисленны (виды-доминанты).

Редко отдельные таксоны хитинозой предпочитают мелководные фации. Так, по С. Лауфельду (Laufeld, 1974), *Sphaerochitina acanthifera* широко представлен в мелководных отложениях слоев Бургсвик на о-ве Готланд. К числу подобных примеров относится, вероятно, и *Pterochitina perivelata*, распространенный в разрезе скв. Колка на глубине 282,2—282,5 м (см. табл. 2).

Ряд других авторов (Wood, 1974; Miller, 1982; Grahn, 1982 и др.) также отметили, что отдельные таксоны хитинозой больше связаны с определенными фациями. Представляется, что в силуре Восточной Прибалтики узкая фациальная приуроченность отдельных видов не столь четко выражена, и поэтому латеральные сообщества хитинозой пока нами не выделяются. Имеющиеся различия сводятся больше к наличию или отсутствию определенных таксонов в одновозрастных, но разнофациальных отложениях.

Граптолиты практически полностью приурочены к глубокой части бассейна. Максимум их разнообразия и частоты связан с депрессионной фациальной зоной (образцы из этой зоны здесь нами не рассматриваются) и глубокой частью склоновой зоны (IV2 на рис. 2). В сторону берега роль граптолитов быстро убывает, и в пределах шельфа они почти никакого значения в экосистемах не имеют. Известно распространение отдельных специфических видов граптолоидей, и особенно дендроидей, или случайные находки других граптолитов. Объяснение причин подобного распространения граптолитов приводится разное (Kaljo, 1978; Watkins, Berry, 1977), и здесь нет необходимости на этом останавливаться.

Возможность выделения латеральных сообществ граптолитов отмечалась неоднократно (Berry, Boucot, 1972 и др.), но широкой попу-

лярности не приобрела. В Восточной Прибалтике ассоциации силурийских граптолитов описаны И. Ю. Пашкевичюсом (1983).

Изложенный выше материал позволяет подчеркнуть одну общую закономерность: планктонные организмы, каковыми являются граптолиты и хитинозои, предпочитали обитать в глубоком море, граптолиты наиболее глубоко, хитинозои — в пределах склона и открытого шельфа. В мелководной части моря они редки или отсутствуют вообще (в частности, в среде с высокой подвижностью воды).

Нектон и нектобентос предпочитали жить в неритической области моря; они сравнительно редки в глубокой части бассейна, тогда как в сторону берега их разнообразие и численность возрастают.

Объяснить такое явление пока еще трудно, но нам кажется вероятным, что, несмотря на нектонный или нектобентосный образ жизни, большинство рыб, агнат и конодонтов питались организмами или их остатками, населяющими мелкое море, в основном микропланктонном и бентосом, а хищные рыбы также бесчелюстными, тогда как планктонные хитинозои и граптолиты использовали более мелкую пищу и питательные вещества из толщи воды.

В поисках причин малого количества остатков нектонных агнат, и особенно рыб, в глубоководных отложениях нельзя забывать и о разных скоростях накопления осадков, а также возможного растворения органических остатков при их опускании на дно.

Несмотря на то, выделяются латеральные сообщества в определенных группах планктонных, нектонных и нектобентосных организмов или нет (это, кроме всего прочего, и вопрос подхода), настоящий анализ распространения ряда групп организмов предельно ясно показывает влияние фациального контроля на состав живого составляющего экосистемы толщи воды моря. Как было установлено, для анализа этого населения применима фациальная модель, первоначально составленная по признакам дна моря. Это дает основание утверждать существование теснейшей взаимосвязи между толщей воды и дном моря, которая проявляется как в специфике состава населяющих разные фации сообществ, так и в экосистемном единстве биоса бассейна в целом.

Отмеченные выше закономерности свидетельствуют о необходимости тщательного изучения биотической структуры бассейна как в части бентосных, так и планктонных и нектонных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Вийра В. Мелководный конодонт *Stenognathodus murchisoni* (поздний венлок Эстонии). — В кн.: Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллин, 1982, с. 63—83.
- Кальо Д. Л., Вийра В. Я., Клааманн Э. Р., Мянниль Р. П., Мярсс Т. И., Нестор В. В., Нестор Х. Э., Рубель М. П., Сарв Л. И., Эйнасто Р. Э. Экологическая модель силурийского бассейна Восточной Прибалтики. — В кн.: Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. Москва, 1983, с. 43—61.
- Кальо Д. Л., Клааманн Э. Р., ред. Сообщества и биозоны в силуре Прибалтики. Таллин, 1982. 139 с.
- Нестор Х. Э., Эйнасто Р. Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского периконтинентального бассейна. — В кн.: Фации и фауна силура Прибалтики. Таллин, 1977, с. 89—121.
- Пашкевичюс И. Ю. Ассоциации силурийских граптолитов в разнофациальных зонах Прибалтики. — Научн. труды высш. учеб. завед. Лит. ССР, Геология, 1983, № 4, с. 23—40.

- Berry W. B. N., Boucot A. J. Silurian graptolite depth zonation. — In: Int. Geol. Congr. 24 Sess. Canada 1972, sect. 7, Paleontology, Montreal, 1972, p. 59—65.
- Grahn Y. Caradocian and Ashgillian Chitinozoa from the subsurface of Gotland. — Sver. Geol. Unders., 1982, Ser. C, No. 788. 66 p. Uppsala.
- ✓ Kaljo D. On the bathymetric distribution of graptolites. — Acta paleontol. pol., 1978, vol. 23, No. 4, p. 523—531.
- ✓ Kaljo D. L., Klaamann, E. R., Eds. Ecostratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn, 1982. 110 p.
- Laufeld S. Silurian Chitinozoa from Gotland. — Fossils and Strata, 1974, vol. 5. 130 p.
- Miller M. A. The use of Chitinozoans for recognition of sedimentary environments: concepts and examples — J. of Paleont., 1982, vol. 56, Suppl. to, No. 2, p. 19.
- Watkins R., Berry W. B. N. Ecology of a Late Silurian fauna of graptolites and associated organisms. — Lethaia, 1977, vol. 10, p. 267—286.
- Wood G. D. Chitinozoa of the Silica Formation (Middle Devonian, Ohio): Vesicle ornamentation and paleoecology. — Publ. Mus. Michigan State Univ., Paleont. ser., 1974, vol. 1, No. 4, p. 127—162.

Институт геологии АН ЭССР,
Таллин