БИОРАЗНООБРАЗИЕ ВЕРХНЕОРДОВИКСКОГО РИФА БОЛЬШАЯ КОСЬЮ (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)

Л. А. Шмелёва

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

lyubov.shmeleva@inbox.ru

В строении рифа Большая Косью выделены 4 интервала, соответствующие фазам/стадиям развития. Самое высокое биоразнообразие рифовой палеоэкосистемы характерно для III интервала, тогда как для завершающей развитие рифа IV стадии — наиболее низкое. Среди каркасостроителей преобладают строматопороидеи, табуляты и сфинктозоа. Широкое распространение и таксономическое разнообразие сфинктозоа впервые установлено в верхнеордовикских рифах Урала. Это были преимущественно криптобионты, они жили в средах, благоприятных для других метазоа, и не имели, таким образом, собственной экологической ниши. Однако при ухудшении условий обитания они довольно быстро адаптировались к изменяющимся условиям среды и стали одной из доминантных групп среди каркасостроящих организмов.

Ключевые слова: биоразнообразие, риф, верхний ордовик, р. Илыч, Северный Урал.

BIODIVERSITY OF THE UPPER ORDOVICIAN BOL'SHAYA KOS'YU REEF (NORTHERN URALS)

L. A. Shmelyova

Institute of Geology, Komi SC UB RAS, Syktyvkar

In the structure of the Bol'shaya Kos'yu reef, four intervals corresponding to the phases/ stages of growth are established. The highest biodiversity of the reef ecosystem is typical for interval III, while for the final stage IV — it is the lowest. The frame-building organisms are dominated by stromatoporoids, tabulates and sphinctozoan. For the first time, a wide distribution and taxonomic diversity of sphinctozoan in the Upper Ordovician reefs of the Urals is recognized. They were mostly cryptobionts, lived in environments conducive to other Metazoa, and had, thus, their own ecological niche. However, with the deterioration of living conditions, they quickly adapted to changing environmental conditions and became one of the dominant groups among frame-building organisms.

Keywords: biodiversity, reef, Upper Ordovician, Ilych River, Northern Urals.

Введение

Рифы как важнейшие источники информации о былых состояниях биосферы являются уникальными объектами исследования. На западном склоне севера Урала в настоящее время известно три верхнеордовикских рифа (Лек-Елец, Бадья и Большая Косью). Лишь один из них — риф Большая Косью на Северном Урале — практически не затронут процессами доломитизации, что делает его уникальным геологическим объектом палеоэкологического изучения с позиций развития рифовой экосистемы в палеозое Урала. Первое упоминание о биогермных известняках верхнего ордовика в бассейне р. Илыч (рис. 1) принадлежит А. Г. Кондаин [4]. Позднее разрез изучался А. И. Антошкиной, впервые проследившей в структуре рифа смену стадий развития палеосообществ [1]. В настоящее время выявлен сложный па-

леоландшафтный профиль рифа [6], получены новые данные о разнообразии биоты, в том числе установлено присутствие в рифовом сообществе многочисленных сфинктозоа. Так как зарождение и развитие рифа напрямую зависит от каркасообразующего потенциала организмов, способных создавать каркас, и структуры экосистемы в целом, определение их ассоциаций в рифовом сообществе имеет принципиальное значение. Цель статьи — охарактеризовать палеоэкосистемы на различных этапах формирования рифа, показать его структуру и особенности функционирования.

Стратиграфическое положение

Риф Большая Косью с тектоническим контактом залегает на глинистых сланцах, аргиллитах и петельчатых известняках большекосьюнской свиты, возраст которой соответствует верхней части сандбийского и нижней части катийского ярусов. Рифовая толща перекрывается комковатыми известняками с прослоями брекчий яптикшорской свиты верхнего катия, являющегося стратиграфическим аналогом кыринского горизонта Урала [5]. Таким образом, риф Большая Косью соответствует верхнемалотавротинской подсвите Приполярного Урала, а его фациальным аналогом является сульфатно-доломитовая хорейверская свита, распространенная на западном склоне севера Урала.

Характерные представители рифового сообщества

Среди организмов, участвовавших в формировании рифового каркаса, кораллы (ругозы и табуляты) отмечаются довольно часто. Комплекс табулят на-

Рис. 1. Местонахождение рифа Большая Косью

Fig. 1. The location of the reef Bol'shaya Kos'yu

Рис. 2. Характеристика строения рифа Большая Косью: 1 — куполовидные; 2 — пластинчатые; 3, 4 — строматопороиды; 3 — удлиненно-пластинчатые; 4 — массивные; 5 — сфинктозоа; 6 — одиночные и колоннальные ругозы; 7 — гидроиды; 8 — скелетные остатки организмов; 9 — биолитокластовые известняки: а — табуляты; б — ругозы; в, д — вводитросли: с — *Vermiporella* sp., д — *Kozhymella dembowskii* (Sh.); е, ф — цианобактерии: е — *Renalcis* sp., ф — *Girvanella*; г, h — сфинктозоа: г — *Amblysiphonelloides reticulata* (Rigby & Potter), h — *Corymbospongia* sp.; и, j — строматопороиды

Fig. 2. Characteristic of the structure reef Bol'shaya Kos'yu: 1 — dome-shaped; 2 — laminated; 3, 4 — colony of stromatoporoids: 3 — bladed; 4 — massive; 5 — sphinctozoan; 6 — solitary and colonial rugoses; 7 — hydroids; 8 — bio-litoclastic limestones; 9 — tabulate corals; a — tabulate corals; b — rugose corals; c, d — algae: c — *Vermiporella* sp., d — *Kozhymella dembowskii* (Sh.); e, f — cyanobacteria: e — *Rendalix* sp. f — *Girvanella*; g, h — sphinctozoan: g — *Amblyospheronelloides reticulata* (Rigby & Potter), h — stromatoporoids

считывает 8 видов, которые принадлежат к 6 родам (рис. 2). Преобладают виды подотряда *Heliolitina* из массивных колоний куполовидной и пластинчатой форм размером от 30×5 до 15×20 см. Реже распространены виды подотряда *Halysitina*, которые встречаются в полостях рифа и характеризуются небольшими размерами. Комплекс ругоз, как одиночных, так и колониальных, насчитывает 5 видов, принадлежащих к 4 родам (рис. 2). Ругозы встречаются по всему разрезу рифовой толщи. Колониальные формы достигают в отдельных случаях довольно крупных размеров (60×40 см). Гидроиды *Fistulella* sp. чаще всего встречаются в виде изолированных колоний на склонах небольших биогермов, построенных в основном пластинчатыми и массивными табулятоморфными кораллами. Пространство между полипами гидроидов заполнено либо литокластовым и биокластовым материалом, либо инкрустационными спаритовыми цементами. Губки являются одной из основных групп каркасостроителей и представлены строматопороидеями, сфинктозоа и соленопорами. Термин «сфинктозоа» (*Sphinctozoa*, синоним *Thalamida*) традиционно используется для камерных губок с жестким известковым скелетом. Соленопоры, традиционно относимые к красным водорослям, теперь также отнесены к губкам, так как, по существующему мнению [12], их внутренняя микроморфология наиболее близка к классу губок, так же, как и у строматопороидей [14]. Из-за того, что обломки строматопороидей и соленопор чаще всего изменены по краям сверлящими организмами, их таксономическая идентификация затруднена. В строении рифа они обычно встречаются в биокластовых разностях фланкирующих слоев биогермов. Сфинктозоа представлены видами *Corymbospongia* sp. и *Amblysiphonelloides reticulata* (Rigby & Potter), которые, согласно современным представлениям, относятся к классу обыкновенных губок *Demospongiae* Sollas, 1875. *Corymbospongia* sp. имеют сферические или субсферические камеры размером 1.0–1.8 см, которые часто располагаются одна над другой в виде ветви, либо формируют скопления неправильной конфигурации. Межкамерное пространство в колониях заселено обильными цианобактериями *Renalcis*. Губки *A. reticulata* (Rigby & Potter), которые имеют ветвистые колонии из кольцевидных (в сечении) камер с максимальной длиной ветви 120 мм и шириной до 60 мм. Камеры округлой формы, с четкими пережимами, наращиваются с небольшим обхватом. В структуре рифа сфинктозойные губки были широко распространены, но предпочитали скрытые полости. Ресептакулиты, по современным понятиям, представляют отдельную группу организмов, систематическое положение которых продолжает обсуждаться палеонтологами [11]. Их тела конической формы размером до 20 см в высоту и 14 см в поперечнике, хотя и достигали значительных размеров, не имели каркасообразующей роли, так как лишь спорадически отмечались на склонах небольших биогермов вместе с сфинктозоа *A. reticulata* (Rigby & Potter) и зелеными водорослями. Известковые водоросли представлены зелеными *Vermiporella* sp. и красными *Kozhymella dembowskii* (Sh.). *Vermiporella* sp. являются самыми распространенными не только в биогермах, но и в биокластовых

шлейфах. В биогермах встречаются в различных формах роста, обычно небольшие, хотя единичные экземпляры достигают нескольких сантиметров в длину и имеют хорошую сохранность. Красные водоросли *K. dembowskii* Sh. редки и встречаются в скрытых полостях рифа. Комплекс цианобактерий насчитывает 5 видов. Доминирующими являются *Renalcis* ex. gr. *granosus* (Vologd.), встречающиеся в виде корок на сфинктозойных губках *Corymbospongia* sp. и водорослях *Vermiporella* sp., *K. dembowskii* Sh. и в виде разрозненных колоний в биокластовых разностях. *Girvanella* ex. gr. *problematica* (Nich. et Ether.) встречаются вместе с зелеными водорослями в биогермных известняках. Гирванеллоподобные скопления *Botominella* ex. gr. *problematica* (Nich. et Ether.) и *Proaulopora* ex. gr. *glabra* (Krasnop) редки и обычно присутствуют в биокластовых известняках вместе с фрагментами других водорослей и криноидей. Колониальные нитчатые водоросли *Ikella* sp. встречаются в виде однослойных пленок вокруг полипов гидроидов *Fistulella* sp. Широко распространены преимущественно пятиугольные членики криноидей *Apertocrinus* cf. *apertus* (Yelt. et Stuk.) и *Bystrowicrinus* cf. *bilobatus* (Yelt. et Stuk.).

Строение рифовой толщи

В строении рифа Большая Косью можно выделить 4 интервала разреза, соответствующие фазам/стадиям развития рифа (рис. 2). *Интервал I* (17 м) характеризуют слои массивных биокластовых известняков, в которых встречаются небольшие линзы брахиопод и скопления табулят и ругоз. *Интервал II* (19 м) представляют изолированные биогермы, достигающие 3–5 м в высоту, сложенные массивными биогермными известняками, а окружающее их пространство заполнено биокластовыми и литокластовыми известняками. *Интервал III* (75 м) формируют рифовые ядра из тесно расположенных и нарастающих друг на друга биогермов высотой 3–10 м. Биогермные известняки сложены разнообразными массивными каркасными организмами, в верхней части интервала распространены водорослевые и гидроидные разности. На склонах биогермов развиты биолитокластовые разности, редко — линзочки пеллоидных известняков. Пелитоморфные известняки редки и встречаются в скрытых полостях биогермов. *Интервал IV* (26 м) характеризуется увеличением в разрезе биолитокластовых разностей, среди которых отмечаются небольшие линзовидные биогермы мощностью до 3 м из пластинчатых табулят. Разрез рифовой толщи завершается плитчатыми биолитокластовыми известняками.

Характер строения рифовой толщи показывает, что слои интервала I отражают период формирования твердого скелетного известкового субстрата, сложенного преимущественно криноидным песком и цианобактериями. Линзы и скопления табулят, ругоз и брахиопод указывают на благоприятные условия для формирования здесь небольших органических банок. Биогермы, характерные для II, III и IV интервалов, имеют ясно выраженные различия в размерах и форме. Анализ таксономического разнообразия биоты позволил выявить следующие су-

щественные отличия. Самое высокое биоразнообразие в рифовой палеоэкосистеме присуще III интервалу разреза с наиболее распространенными каркасостроителями — строматопороидеями, табулятами подотряда *Heliolitina* и сфинктозоа *Corymbospongia* sp. Для завершающей развитие рифа IV стадии отмечается самое низкое биоразнообразие. В целом по разрезу характерна смена преимущественно строматопороидных палеосообществ (интервал II) сфинктозоино-табулятовыми (интервал IV), которая происходила постепенно в интервале III. Водоросли, одиночные и колониальные ругозы, гидроиды, губки (сфинктозоа *A. reticulata*, соленопоры) и рецептакулиты выступают в качестве второстепенных рифостроителей во II, III и IV интервалах разреза. Цианобактерии, такие как *Renalcis*, *Girvanella*, *Botominella* и *Proaulopora*, распространены повсеместно, *Ikella* — только в ассоциации с гидроидами *Fistulella*.

Обсуждение результатов и выводы

К началу среднего катия на северо-восточной континентальной окраине Европейской платформы оформился типичный карбонатный шельф, на окраине которого карбонатный осадок на песчаной отмели формировался в основном криноидеями (интервал I). Первыми способными формировать каркасную структуру были ругозы, табуляты, строматопороидеи и сфинктозоа (интервал II). Небольшие мощности биогермных построек и присутствие в них цианобактерий и обильных известковых водорослей указывают на мелководные условия, в которых вертикальный рост построек зависел от колебания уровня моря, что приводило к ограничению пространства и низкому разнообразию организмов-каркасостроителей. При устойчивом поднятии уровня моря пионерное сообщество сменилось таксономически более разнообразным, в количественном соотношении стали доминировать строматопороидеи и цианобактерии (нижняя часть интервала III), которые постепенно сменялись крупными массивными разнообразными кораллами в ассоциации с водорослями и цианобактериями. Колонии строматопороидей приобретают здесь черты угнетения, утончаясь в размерах до 5–10 см (верхняя часть интервала III). Это может быть объяснено тем, что при трансгрессии рост «вдогонку» (благоприятный для роста кораллов) становится преобладающим [3]. При достижении рифом уровня моря биогермы строились преимущественно угнетенными пластинчатыми колониями табулятоморфных кораллов. Во внутренних полостях этого каркаса селились сфинктозоа с цианобактериями и выступали в роли связывателей и укрепителей. При отсутствии внешних неблагоприятных факторов экосистема на этой стадии развития могла находиться достаточно долго. Причиной прекращения её развития была регрессия, которая фиксируется присутствием в кровле рифа плитчатых биолитокластовых отложений с присутствием вадозного цемента, характеризующего субаэральную обстановку [9].

Анализ разнообразия рифовых палеоценозов показывает, что структура палеоэкосистемы рифа Большая Косью является наиболее разнообразной по сравнению с одновозрастными рифами на

Приполярном и Полярном Урале [1]. Основными каркасостроителями исследуемого рифа являются губки, такие как строматопороидеи и сфинктозоа, и кораллы. В целом для позднего ордовика были характерны рифовые постройки из процветавших в то время строматопороидей. Что касается сфинктозойных губок, то ранее считалось, что они были важными рифостроителями в средней-поздней перми и среднем-позднем триасе [2]. В настоящее время эти морские бентосные организмы установлены в теплых низкоэнергетических сублиторальных обстановках островодужных террейнов кембрия Южной Австралии и США [8]. Предполагается, что по крайней мере до начала позднего ордовика эти обстановки были предпочтительной средой обитания сфинктозоа [7, 13]. В позднем ордовике происходит первая эволюционная радиация и географическое расселение сфинктозоа [7]. При этом изменялись и их экологические ниши от уровня дна до рифов. Впервые это было доказано на примере позднекарбонского сфинктозоино-кораллово-микробного рифа юго-восточной части Китая [10]. Риф Большая Косью является вторым подобным примером. Сфинктозоа здесь были преимущественно криптобионтами, жили в средах, благоприятных для других метазоа, и не имели, таким образом, собственной экологической ниши. Однако при изменении условий обитания на неблагоприятные они, как резистентные для многих факторов организмы, становились одной из доминантных групп среди каркасостроителей рифа.

Автор выражает благодарность А. И. Антошкиной и Е. С. Пономаренко за консультации, ценные замечания и полезные рекомендации при подготовке статьи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-35-00331.

Литература

1. Антошкина А. И. Рифы в палеозое Печорского Урала. Санкт-Петербург: Наука, 1994. 154 с.
2. Бойко Э. В., Беляева Г. В., Журавлева И. Т. Сфинктозоа фанерозоя территории СССР. М.: Наука, 1991. 224 с.
3. Ивановский А. Б., Осипова А. И., Кузнецов В. Г. и др. Рифогенные постройки в палеозое России. Москва: Наука, 1997. 157 с.
4. Кондаин А. Г. Силурийские и нижнедевонские отложения Бельско-Елецкой фациальной зоны Печорского Урала // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1967. Т. 144. 87–122.
5. Стратиграфические схемы Урала (докембрий, палеозой). Екатеринбург: Роскомнедра, ИГиГ УрО РАН, 1993.
6. Шмельёва Л. А. Палеоландшафтная реконструкция верхнеордовикского рифа р. Б. Косью (р. Илыч, Северный Урал) // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента: Материалы 23-й научной конференции. Сыктывкар: Геопринт, 2014а. С. 146–149.
7. Carrera M. G., Rigby J. K. Sponges // The Great Ordovician Biodiversification Event / Ed. Webby B. D., Droser M. L., Percival I. G. New York: Columbia University Press, 2004. P. 102–111.
8. Debrenne F., Wood R. A new Cambrian sphinctozoan sponge from North America, its relationship to Archaeocyaths and the nature of early sphinctozoans // Geol. Mag., 1990. Vol. 127. P. 435–443.

9. Flügel E. Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2004. 976 p.

10. Li Q., Li Y., Kiessling W. The first sphinctozoan — bearing reef from an Ordovician back—arc basin // *Facies*, 2015. Vol. 61. No. 3. P. 11—27.

11. Nitecki M. H., Mutvei H., Nitecki D. V. Receptaculitids: A Phylogenetic Debate on a Problematic Fossil Taxon. Kluwer Academic/Plenum, 1999. 241 p.

12. Riding R. Solenopora Is A Chaetetid Sponge, Not An Alga // *Palaeontology*, 2004. Vol. 47(1). P. 117—122.

13. Webby B., Rigby J. K. Ordovician sphinctozoan sponges from central New South Wales // *Alcheringa*, 1985. Vol. 9. P. 209—220.

14. Wood R. Reef-Building Sponges // *American Scientist*. Vol. 78. 1990. P. 224—235.

References

1. Antoshkina A. I. *Rify v paleozoe Pechorskogo Urala* (Reefs in the Paleozoic of the Pechora Urals). St. Petersburg: Nauka, 1994, 154 pp.

2. Bojko E. H., Belyaeva G. V., Zhuravleva I. T. *Sfinktozoa fanerozoia territorii SSSR* (Sphinctozoans of the Phanerozoic of the USSR). Moscow: Nauka, 1991. 224 pp.

3. Ivanovskij A. B., Osipova A. I., Kuznecov V. G. et al. *Rifogennyye postroyki v paleozoe Rossii* (Reef construction in the Paleozoic of Russia). Moscow: Nauka, 1997, 157 pp.

4. Kondajin A. G. *Silurijskie i nizhnedevonskie otlozheniya Bel'sko-Eletskej fatsial'noj zony Pechorskogo Urala* (Silurian and Lower Devonian deposits of Bielsko-Eletsk facies zone of the Pechora Urals). Proceedings of VSEGEI. V. 144: *Materialy po stratigrafii i tektonike Urala*. Leningrad: Nedra, 1967, pp. 87—123.

5. *Stratigraficheskie skhemy Urala (dokembrij, paleozoj)* (Stratigraphic schemes of the Urals (Precambrian, Paleozoic). Ekaterinburg: Roskomnedra, IGIG UrO RAN, 1993.

6. Shmelyova L. A. *Paleolandshaftnaya rekonstrukciya verhnordovikskogo rifa r. B. Kos'yu (r. Ilych, Severnyj Ural)* (Paleo-landscape reconstruction of the reef R. B. Kosyu (the Ilych river, Northern Urals)). *Struktura, veshchestvo, istoriya litosfery Timano-Severoural'skogo segmenta: Materialy 23-j nauchnoj konferencii*. Syktyvkar: Geoprint, 2014a, pp. 146—149.

7. Carrera M. G., Rigby J. K. Sponges. The Great Ordovician Biodiversification Event. Ed. Webby B. D., Droser M. L., Percival I. G. New York: Columbia University Press, 2004, pp. 102—111.

8. Debrenne F., Wood R. A new Cambrian sphinctozoan sponge from North America, its relationship to Archaeocyaths and the nature of early sphinctozoans. *Geol Mag*, 1990. V. 127, pp. 435—443.

9. Flügel E. Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2004, 976 p.

10. Li Q., Li Y., Kiessling W. The first sphinctozoan — bearing reef from an Ordovician back-arc basin. *Facies*, 2015, V. 61, No. 3, pp. 11—27

11. Nitecki M. H., Mutvei H., Nitecki D. V. Receptaculitids: A Phylogenetic Debate on a Problematic Fossil Taxon. Kluwer Academic/Plenum, 1999, 241 p.

12. Riding R. Solenopora is a Chaetetid Sponge, Not An Alga. *Palaeontology*, 2004. V. 47(1), pp. 117—122.

13. Webby B., Rigby J. K. Ordovician sphinctozoan sponges from central New South Wales. *Alcheringa*, 1985, V. 9, pp. 209—220.

14. Wood R. Reef-Building Sponges. *American Scientist*, V. 78. 1990, pp. 224—235.