

УДК 563.6.001.33

Л. Попова, канд. геол. наук, наук. співроб.
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ

ПАЛЕОЕКОЛОГІЧНІ УМОВИ ІСНУВАННЯ РАНЬОГОТЕРИВСЬКОЇ ПЕРВОМАЙСЬКОЇ РИФОВОЇ СПОРУДИ (ПРАВОБЕРЕЖЖЯ Р. БОДРАК, ГІРСЬКИЙ КРИМ)

(Рекомендовано членом редакційної колегії д-ром геол.-мін. наук, проф. В.В. Шевчуком)

Первомайська органогенна споруда (готерив межиріччя Бодрака і Альми) формувалася по класичній схемі – "береговий риф – атол", а потім була перекрита відкладами наскеліфів фацій відкритого моря. Зміни в трофічній структурі угруповання, а також в спектрі морфологічної мінливості і кривих смертності популяцій указують на дефіцит кисню в середовищі, пов'язаний з деградацією склерактинієвих угруповань. Основним фактором, що пригнічує розвиток коралових угруповань в готериві на дослідженій території, був температурний, а посилення теригенного зносу не мало вирішального значення. При цьому видимі ознаки порушення структури угруповання в першу чергу фіксуються на матеріалі гетеротрофної (лагунної) складової рифової екосистеми, а автотрофна (склерактинієво-зооксантеллова) складова як більш незалежна, певний час не виявляє зовнішніх ознак руйнування.

Постановка проблеми. Викопні органогенні споруди є достатньо складним об'єктом для геологічної зйомки і одночасно високоперспективні з точки зору пошуків корисних копалин. Це сприяє інтенсивному їх вивченню і розробці необхідних для цього специфічних методів [2], в чому особливо велику роль має актуалістичний підхід, оскільки закономірності утворення, просторового розташування, складу фауни і флори викопних органогенних споруд неможливо було б з'ясувати без детальної інформації про сучасні рифи. Завдяки цьому створилася достатня методична база і для розв'язання задач зворотного типу – використання ретроспективного підходу в вирішенні проблеми загибелі сучасних коралових рифів внаслідок глобальних кліматичних змін.

Впродовж геологічної історії Землі цілком реально підібрати ситуації із відповідними параметрами, на основі яких можна було б спрогнозувати події в сучасних коралових угрупованнях. Так, в крейдовому періоді склерактинієві рифові угруповання (а саме вони є основою сучасних рифів) витісняються рудистовими, причому особливо успішно – в найбільш типовій для склерактиній тро-

пічній зоні. Причина цього вбачається, зокрема, в підвищенні температур морської води в тропіках [6]. До того ж все це супроводжувалося парниковим ефектом і аноксичними подіями в морських екосистемах. Тому екологія коралових угруповань ранньої крейди (зокрема, готериву) до певної міри може розглядатися як модель сучасних процесів в рифових екосистемах.

Об'єктом даного дослідження є коралові угруповання готериву Другого пасма Кримських гір в басейні р. Бодрак. Не зважаючи на умови сталої трансгресії [4], готеривські органогенні споруди тут переважно не досягали розвитку справжніх біогермів [1]. Причини пригнічення коралового угруповання можна реконструювати за допомогою аналізу кривих смертності популяцій і змін в трофічній структурі угруповання.

З чисто стратиграфічних причин, таке дослідження зручніше почати з гетеротрофної ("лагунної") складової коралового угруповання, оскільки відповідні відклади, на відміну від власне органогенних споруд, добре стратифіковані, і можна легко прослідкувати динаміку ситуації в часі. Ритмічне перешарування більш або менш

піскуватих вапняків і пісків, що вінчає розріз рифогенних вапняків нижнього готериву Альмінсько-Качинського межиріччя, максимально доступне для вивчення у вскриші Первомайського діоритового кар'єру, розташованого в 5 км на південний захід від с. Трудолюбівка, Бахчисарайський р-н, АР Крим.

Геологічна будова ділянки дослідження, тафonomie. Профіль через вскришу кар'єру показано на рис. 1. Внаслідок того, що ритмічні утворення (чергування вапняків і пісків) характеризуються шаруватістю виповнення (тобто, поступово поховують під собою рифову споруду Первомайського кар'єру), їх кути падіння відчутно більші, ніж ті 7-8°, що загалом характерні для готериву даної території. Внаслідок цього поверхня вскриші кар'єру представляє собою свого роду штучні мікрокуести, і багатий палеонтологічний матеріал, зібраний між ними, має чітку пошарову прив'язку. Ділянки збору матеріалу позначені нами римськими цифрами: I, II, III, однак ділянка II об'єднана, тому що другий прошарок "циклолітесових" вапняків було зруйновано роботами в кар'єрі. Збереженість матеріалу прекрасна і для ділянок пісків I-II ніяких свідчень перенесення чи сортування матеріалу немає (так, брахіоподи і устриці

нерідко представлені обома стулками). "Циклолітесові" вапняки також формувалися в спокійних і мілководних умовах, до того ж, очевидно, з дуже низькою кількістю теригеного матеріалу, що надходила в басейн. Цього з необхідністю вимагає сам габітус життєвої форми "циклолітес", одиночних склерактиній, чиї кораліти ледь підіймалися над поверхнею дна. Крім того, більшість коралів, як і інші організми (двостулкові, брахіоподи) знаходяться тут в прижиттєвому положенні. Вгору по розрізу кількість піщаного матеріалу в вапнякових прошарках зростає ("піскуваті вапняки" рис. 1); серед фауни домінують устриці і тригонії. Однак, і їх черепашки, як правило, знаходяться в прижиттєвому положенні. Безсумнівні свідчення активної гідродинаміки з'являються тільки для верхнього прошарку пісків (ділянка III). Тут панцири і уламки панцирів токсастерів (які для всіх прошарків пісків є найбільш звичайним типом решток) іноді зустрічаються у вигляді свого роду брекчії, зцементовані разом по декілька штук. Переважно ж панцири токсастерів захоронювалися в прижиттєвому положенні (іноді на поверхні осаду, де панцири могли обростати серпулами чи устрицями; іноді в товщі осаду, де ці морські їжаки проводили основну частину життя).

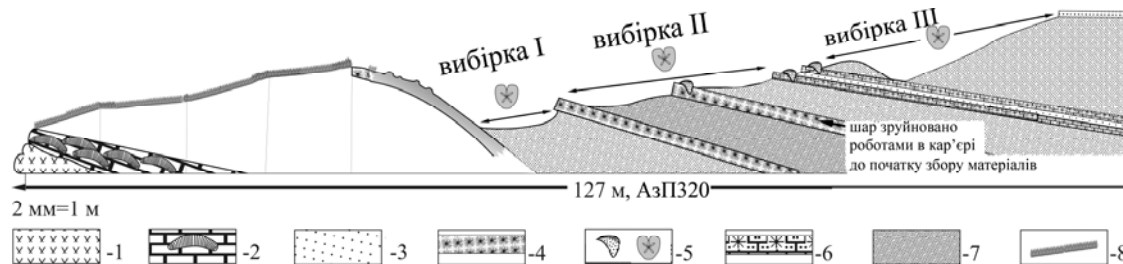


Рис. 1. Профіль через вскришу Первомайського кар'єру:

1 – діорити; 2 – вапняки з колоніальними склерактиніями; 3 – пісковики; 4 – "циклолітесові" вапняки; 5 – тригонії, морські їжаки; 6 – піскуваті вапняки; 7 – піски; 8 – задерновані чи закриті осипом поверхні

Предметом дослідження є: а) зміни в трофічній структурі і б) у динаміці популяцій рифового угруповання Первомайського кар'єру. Фактично досліджувався тільки один, найбільш масовий вид, *Toxaster retusus* (Lamarck, 1816); в названих двох аспектах: а) трофічних зв'язків з хижакми (тобто як вид-утворювач консорції)¹, і б) популяційних характеристик того ж виду (смертності та змін в морфологічній структурі послідовних в часі популяцій).

Метою дослідження є з'ясування причин деградації рифових угруповань в ранньому готериві.

Палеонтологічний матеріал складається з трьох послідовних в часі вибірок (вибірка I, вибірка II, вибірка III), загальною кількістю, відповідно, 9, 29 і 41 екземпляр. Внаслідок неоднакового ступеня збереженості решток, для кожного виду спостережень кількість придатних екземплярів є різною. Ці дані стосовно кількості конкретних вимірювань/спостережень наводяться в табл. 1-2 в стовпцях "N".

Методи: у ході польових робіт використовувався комплекс спеціальних методів, що запропоновані для геологічної зйомки органогенних споруд [2].

Зміни в трофічній структурі коралового угруповання досліджувалася шляхом спостережень по частоті трапляння² в послідовних в часі популяціях

Toxaster retusus панцирів з певним типом прижиттєвих пошкоджень (тобто таких пошкоджень, результатом яких була загибель особини). Відміни між вибірками відповідають змінам в трофічній структурі консорції *Toxaster retusus*, а в своєму зворотному вигляді (як 100% мінус смертність від всіх видів хижаків) – смертності, викликаній абіотичними факторами. Типологія прижиттєвих пошкоджень для *Toxaster retusus* запропонована автором на основі структури консорцій сучасних морських їжаків *Meoma ventricosa* [5], які, подібно до токсастерів Первомайської органогенної споруди, мешкали в пов'язаних з рифом угрупованнях і мали схожий характер харчування і пересування.

На матеріалі з Первомайського кар'єру у токсастерів виділяються такі типи прижиттєвих пошкоджень: 1) "риуче ракоподібне": невеликий (менше 5 мм), часто трикутний отвір в поблизу амбітуса, часто в задній частині панцира; 2) "Natica" – сліди свердління хижих натикоїдних гастропод – їх рештки досить звичайні в відкладах готериву Первомайського кар'єру; 3) "краб" – панцир, відкритий згори як консервна бляшанка; "склерофаг" – панцир, розтрощений на шматки. Серед цих типів трофічних взаємодій тільки "риуче ракоподібне" не спостерігалось Chesher R. [5]. Як "склерофаг" у його роботі виступала черепаха, але в нижній крейді це могла бути й інша морська рептилія.

Щодо "риучого ракоподібного", то в його існуванні в угрупованні Первомайського кар'єру запевняють сліди риття (довгі горизонтальні ходи в товщі пісків) і трикутна форма пошкоджень. А саме, чотири щелепи членистоногого наносили удар практично в одну точку (така мисливська стратегія можлива тільки в товщі осаду, де жертва зафіксована стінками нірки) – дві максілли (верхні щелепи)

¹ "консорція" приймається в розумінні В.В. Мазінга [2].

² Для зручності порівняння між вибірками, в даній роботі використано не частоту трапляння особин з певним типом пошкодження, а повністю еквівалентне їй середнє арифметичне оціфрованих результатів спостережень по кожному фактору (пошкодження певного типу у особини присутнє – "1", відсутнє – "0"). Тобто, в табл. 1 графі "середнє" можна розуміти як частоту трапляння певного типу пошкоджень або як вірогідність загибелі від певного фактора.

разом – згори, а дві мандібули – знизу і з боків. Кінцівки ж у річкових ракоподібних, на відміну від клешнів краба чи річкового рака, пристосовані для риття, а не для агресії.

Також довелося виділити категорії "атипове пошкодження" – вірогідно посмертне руйнування панцира за відсутності слідів типових прижиттєвих пошкоджень і "ненасильницька смерть" – панцир без пошкоджень. Не зважаючи на те, що ці дві категорії не пов'язані з хижацтвом, вони можуть нести важливу інформацію про трофічну структуру угруповання, а точніше, про її катастрофічне порушення. Частота особин, яких жоден хижак не з'їв; або вірогідність ненасильницької загибелі особин, в умовах деградації угруповання безсумнівно має зростати (для прикладу згадаємо "рибні горизонти" олігоцену Карпат).

Дослідження динаміки популяційних морфологічних характеристик базувалося на вивченні розмірної мінливості панцирів. Вимірювання проводилися за схемою, наведеною на рис. 2. На цій основі було отримано аллометричні закономірності росту *Toxaster retusus*. Закономірності аллометричного росту і

самі по собі можуть змінюватися відповідно до умов існування популяції (тобто є показником умов середовища), крім того, вони потрібні для визначення ознак, що найбільш постійно змінюються з віком особи. Такі ознаки можна вважати показниками індивідуального віку, і на їх основі будувати криві виживання.

Результати: Трофічна структура як показник благополуччя угруповання. В трьох послідовних у часі досліджених угрупованнях зростання вірогідності "ненасильницької смерті", яке можна було б очікувати від угруповання в стресовому стані, дійсно спостерігається, але відмінні між вибірками не є достовірними. Однак, роль деяких конкретних хижаків для популяції *Toxaster* достовірно змінюється. Загалом, частка хижаків, що діяли на поверхні осаду (особливо, "краб"), зростає за рахунок тих, що поїдали токсастерів у природному для цього річкового організму середовищі – в товщі осаду (в першу чергу, "річкового ракоподібного"). Причому найбільш виразно цей ефект спостерігається у вибірці II, а в пізнійшій за часом вибірці III трофічна структура консорції частково наближається до вихідного стану (вибірка I).

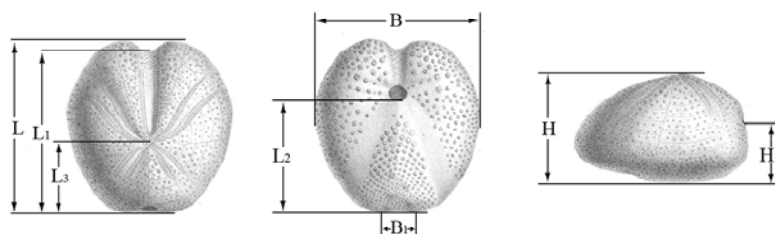


Рис. 2. Схема вимірювань панцира серцевидного морського їжака. Абсолютні показники, що досліджувалися:

L – довжина панцира; (L-L₁) – глибина борозенки переднього амбулакра, L₃ – положення апікального щитка, B – ширина панцира, B₁ – ширина панцира на рівні п'яточних бугрів; L₂ – положення перистому, H – висота панцира, H₁ – положення перипрокту. Ті ж самі виміри, віднесені до L – відносні розмірні показники панцира

Таблиця 1

Результати попарного міжвибіркового t-тесту: достовірність відмін (p) між середніми значеннями впливу певного хижака на популяцію *Toxaster retusus* (достовірні відмінні виділені)

Причина загибелі особини <i>Toxaster retusus</i> :	вибірка I; n=9	вибірка II; n=29	Порівняння між вибірками I-II	вибірка II; n=29	вибірка III; n=41	Порівняння між вибірками II-III	Порівняння між вибірками I-III
	Середнє	Середнє	p	Середнє	Середнє	p	p
"річкове ракоподібне"	0,167	0,000	0,013	0,000	0,098	0,0855	0,327
"Natica"	0,167	0,000	0,013	0,000	0,024	0,404	0,548
"краб"	0,000	0,172	0,164	0,172	0,073	0,188	0,063
склерофаг	0,111	0,103	0,950	0,103	0,183	0,359	0,413
"атипове пошкодження"	0,111	0,207	0,530	0,207	0,268	0,562	0,606
"ненасильницька смерть"	0,333	0,690	0,058	0,690	0,610	0,499	0,136

Закономірності аллометричного росту. Більшість досліджених ознак пов'язані між собою лінійною залежністю, на зразок наведеної на рис. 3.1, і можна припустити, змінюються лінійно і в онтогенезі особи.

Ознаки "положення перипрокту" (рис. 3.2) і "глибина борозенки переднього амбулакра" виявляють чіткий диморфізм (рис. 3.3). Принаймні щодо глибини переднього амбулакра, є підстави вважати цей диморфізм статевим (заглиблені амбулакри слугують самицям деяких видів для інкубації ікринок); але з'ясування справжніх причин виникнення диморфізму, з огляду на мету даної роботи, поки що не є необхідним, бо диморфною є кожна з вивчених послідовних в часі вибірок, тобто, це явище не пов'язане з розвитком палеогеографічної ситуації, а притаманне популяціям токсастерів незалежно від динаміки зовнішніх умов.

Аллометричним є тільки зростання панцира в висоту (рис. 3.4). На пізніх етапах онтогенезу особи воно виразно уповільнюється, тоді як зростання довжини панцира триває. Причому спостерігаються і відмінні між вибірками. У вибірці I ріст відносної висоти панцира

найбільш повільний, істотно прискорюється у вибірці II, а вибірці III крива аллометричного росту певною мірою зміщується до вихідного стану. Слід також звернути увагу на присутність в вибірці III аномально низьких панцирів.

Дослідження динаміки популяційних морфологічних характеристик наведені в табл. 2. Більшість ознак демонструє такий же характер мінливості в часі, як і характер аллометричного росту на рис. 3.4 – вибірка II займає проміжне положення між I і III, сталі тенденції морфологічної мінливості в часі відсутні. Єдине виключення становить положення перистому (L₂/L) – він зсувається до переднього краю панцира, хоча відмінні між вибірками I і II недостовірні. Загалом, менша кількість достовірних відмін між вибіркою I будь якою з вибірок II, III в значній мірі пояснюється просто малим об'ємом вибірки I.

Найбільш придатним критерієм індивідуального віку особи є абсолютна довжина панцира, L. Цей показник і використаний як індивідуальний вік особи при побудові кривих смертності.

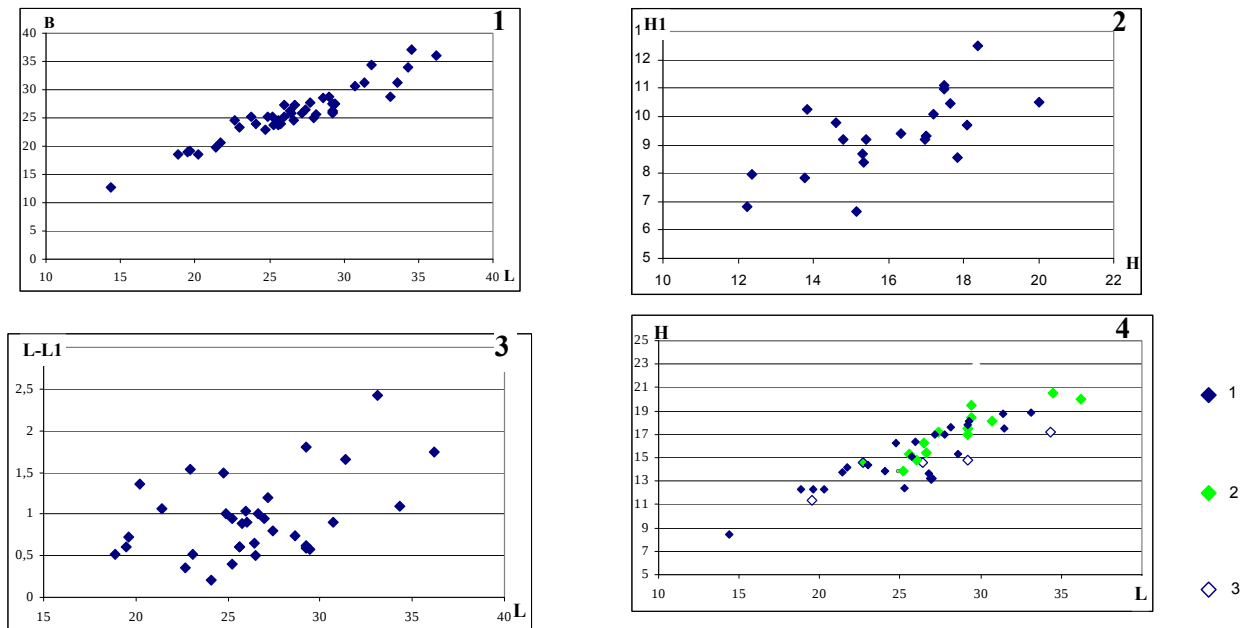


Рис. 3. Залежності між деякими дослідженими розмірними ознаками панцира *Toxaster retusus*
Легенда до рис. 3.4: 1 – вибірка III, 2 – вибірка II, 3 – вибірка I

Таблиця 2

Результати попарного міжвибіркового t-тесту: достовірність відмін (p) між середніми значеннями розмірних показників панцира *Toxaster retusus* (достовірні відмінні виділені)

	Вибірка I		Вибірка II		Порівняння між вибірками I-II	Вибірка III		Порівняння між вибірками I-III	Порівняння між вибірками II-III
	середнє	N	серед-	N	p	середнє	N	p	p
L	27,98	6	28,01	19	0,99	26,13	29	0,405	0,149
L2	17,13	4	19,78	14	0,17	17,77	13	0,733	0,113
L3	14,1	3	15,35	11	0,41	13,44	9	0,664	0,044
B	27,19	6	29,18	24	0,35	23,49	27	0,100	0,000
B1	13,16	5	11,93	4	0,55	11,46	21	0,177	0,737
H	14,5	4	17,03	15	0,05	14,84	27	0,825	0,014
H1	8,57	3	9,73	10	0,05	8,77	11	0,822	0,074
L-L1	0,96	6	0,75	14	0,25	1,12	17	0,501	0,033
(L-L1)/L	0,03	3	0,03	13	0,60	0,04	17	0,198	0,004
L2/L	0,65	4	0,68	12	0,33	0,71	12	0,002	0,031
L3/L	0,53	3	0,54	10	0,90	0,56	10	0,593	0,448
B/L	0,966	5	0,98	17	0,59	0,95	23	0,661	0,154
B1/L	0,46	5	0,33	3	0,02	0,46	21	0,802	0,007
H/L	0,546	4	0,60	14	0,01	0,595	23	0,035	0,770
H1/L	0,31	2	0,35	10	0,22	0,34	9	0,455	0,515

Криві смертності побудовані тільки для вибірок II, III; вибірка I надто малочисельна.

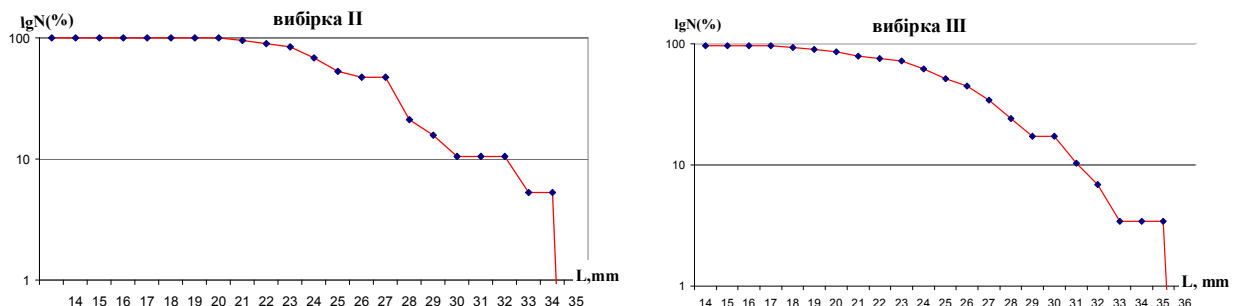


Рис. 4. Криві смертності послідовних в часі популяцій токсастерів вибірок II, III

Обговорення. В ході інтерпретації отриманих результатів слід враховувати, що на угруповання впливали дві групи факторів – глобальні ("тепла біосфера") і локальні (трансгресія і викликані нею зміни фаціальних умов).

У зв'язку з першою з них знаходяться зміни, які можна пояснити дефіцитом кисню у воді:

1) зменшення впливу інфаунних хижаків на популяції токсастера і зростання ролі епіфаунних. Очевидно,

як і сучасні спатангоїди, токсастери, внаслідок низької ефективності своєї дихальної системи, при зниженні концентрації кисню, яка в товщі ґрунту була особливо відчутна, мали з'являтися на поверхні, де і ставали жертвами епіфаунних хижаків.

2) Зміни в закономірностях алометричного росту: відносно зростання висоти панцира у токсастерів популяції II відбувається явно швидше, ніж у популяції I; в

популяції III ситуація дещо наближається вихідного стану, зате з'являються особини з порушеннями росту. У сучасних *Meoma ventricosa* подібні порушення виникають в умовах, коли щось систематично перешкоджає особинам повністю занурюватися в осад, і найчастіше це буває якраз нестача кисню [5].

3) Особливо виразними є зміни кривої виживання. З першого погляду характер обох кривих рис. 4 дивує – вони подібна до такої у видів, найбільш спеціалізованих до К-стратегії (наприклад, у людини): дуже низька смертність на ранніх стадіях, висока – у старих особин. Насправді саме для викопного матеріалу такий характер кривої спостерігається нерідко, але причина цього – тафономія, а не екологія. В нашому випадку (і в багатьох інших подібних) причина видимої низької смертності серед молоді – це різкі відміни між ранніми онтогенетичними стадіями і дорослими особинами (в розмірах, в способі існування, в характері скелету). У морських їжаків – вільноплаваючі личинки, які гинуть масово, але ніяких викопних слідів свого існування не залишають. А при переході до бентосного способу існування молодь морських їжаків спочатку веде такий спосіб життя, при якому вірогідність загинути невисока. У сучасних *Meoma ventricosa*, наприклад, молоді особини ховаються під колоніями коралів, і практично не рухаються. Внаслідок високого відношення поверхні до об'єму їм цілком вистачає кисню і органіки, що знаходяться в оточуючому просторі. І тільки зростання розмірів (і відповідно, енергетичних потреб) спонукає їх до активних переміщень. Відміни між кривими смертності на рис. 4 відображають важливі зміни в поведінці молодих токсастерів: якщо в вибірці II наймолодші особини є практично безсмертними (панцирів менше 20 мм довжиною просто немає), то в вибірці III вони починають гинути вже в розмірному класі 14-15 мм. Тобто, дефіцит кисню (або також і їжі) спонукав їх переходити до активного життя набагато раніше.

Більшість названих процесів морфологічних змін і змін міжпопуляційних зв'язків в екосистемі не витримані в часі на протязі існування популяцій I-III. Це можна пояснити накладанням другої групи факторів, пов'язаних з тим, що за час, що минув між існуванням популяцій I-III, лагуна (або міжбіогермна западина в рельєфі морського дна) поступово вивислася осадом, і угруповання пісків III існувало в більш активній гідродинамічній ситуації; а прошарок пісковику, що вінчає розріз, взагалі представляв собою нахилений в бік відкритого моря відкладений навколорифових фацій, які перекривають Первомайську споруду. Більш активна гідродинаміка сприяла збагаченню морської води киснем. Однак при цьому з'являються порушення росту і випадки смертності на ранніх стадіях, раніше не характерні. У сучасних ріючих спатангоїдів особливо часто порушення розвитку спостерігаються на ділянках, де будь-які причини перешкоджають їм повністю занурюватися в субстрат (це може бути як нестача кисню, так і характер дна – мулистий субстрат або ділянки з розвитком вищої водної рослини, що вкорінена на дні) [5].

Перехід від умов більш-менш закритої рифової лагуни або міжбіогермної западини до умов зовнішнього схилу посилив також проблеми з їжею (середовище ставало оліготрофним). Можливо з цим пов'язане спостережене у токсастерів вибірки III переміщення перистому вперед і одночасно – поглиблення борозенки переднього амбулакра.

Все це можна підсумувати таким чином: умови існування угруповання за досліджений проміжок часу погіршувалися (в першу чергу в плані постачання киснем, потім також і органічною речовиною); але перехід від

умов внутрішньорифових фацій до фацій зовнішнього схилу або навколорифових фацій відкритого моря, що відбувався під час існування популяції III (перехід, викликаний трансгресією, що продовжувалася) послабив деякі з наслідків дефіциту кисню. Основним постачальником кисню, органічного матеріалу і захистом від хвиль для вивченого угруповання були склерактинії і їх симбіонти зооксантели. Що з ними сталося?

Як видно з рис. 1, історія склерактинієвого палеоугруповання Первомайського кар'єру в принципі укладається в схему "береговий риф-атол"; причому досліджені консорції *Toxaster retusus* належить саме до цієї останньої стадії. Починався розвиток коралів Первомайської споруди на скельному виступі діоритів, які початково, очевидно, представляли собою острів. На відміну від класичної схеми утворення атолу, в ході розвитку трансгресії цей центральний вихід діоритів також був перекритий каркасними кораловими вапняками; але на час існування лагунного угруповання, що досліджувалося, і ці склерактинії вже були поховані під осадом. Склерактинієві поселення, які годували, постачали киснем і захищали від хвиль вивчене нами лагунне угруповання, очевидно, були розташовані на певній відстані від дослідженої ділянки. Можна сподіватись на їх виявлення в північному та північно-західному напрямку (приблизно, по падінню порід), але тут вони закриті ритмічними відкладами схилу, зовнішнього по відношенню до зони біостромів і біогермів. Остання в ході розвитку ранньоготеривської трансгресії неухильно зміщувалася на північ [3]; але, як видно із викладеного вище, незважаючи на умови трансгресії, взагалі оптимальні для росту коралів, коралово-зооксантелові угруповання поступово втрачали здатність задовольняти потреби гетеротрофного компоненту екосистем. Деякі враження про те, що відбувалося із склерактиніями, які існували одночасно з популяціями токсастерів I-III, можна отримати на основі того, що відбулося з колоніальними склерактиніями самого Первомайського берегового рифу (рис. 5). Поверхня деяких колоній інкрустована численними черепашками устриць. Личинка устриці не може прикріпитися на поверхню живої колонії (вона буде негайно з'їдена коралами). Отже, на час освоєння даної поверхні устрицями колонія була мертва, але вільна від осаду.

Висновки. Збільшення кількості теригенного матеріалу вгору по розрізу, яке спостерігається в більшості відслонень ранньоготериву межиріччя Качі і Альми, було тільки наслідком уповільнення біогенного карбонатонакопичення, результатом пригніченого стану коралово-зооксантелового угруповання. Натомість температурний фактор мав керівне значення. Підвищення температури і саме по собі знижувало розчинність кисню, і могло вести до порушення симбіозу коралів з зооксантелами, і відповідно, обезбарвлення коралів (як і в сучасних умовах). Пригнічений стан рифової екосистеми в цілому найбільш наочно фіксується по явищах, що відображають дефіцит кисню в її лагунній (гетеротрофній) складовій. Коралово-зооксантелова складова, як більш незалежна і сама по собі до певної міри здатна до замкнення кругообігу речовин, у цей час ще перебуває без видимого руйнування своєї структури, хоча і функціонально пригнічена. Але невдовзі деструкція лагунного компоненту починає негативно впливати і на корали ядра споруди: мертва органіка недостатньо утилізується, можуть виникати замори, пов'язані з масовою загибеллю самих коралів (можливо, саме їх відображає зростання смертності на ранніх стадіях у токсастерів популяції III). Пізніші в часі готеривські органогенні споруди, розташовані на північ від Первомайської, вже існували при іншому рівні

якості середовища: вони не супроводжуються такою багатонаукою фауною рифолітів і сильно поступаються Первомайській споруді в розмірах.

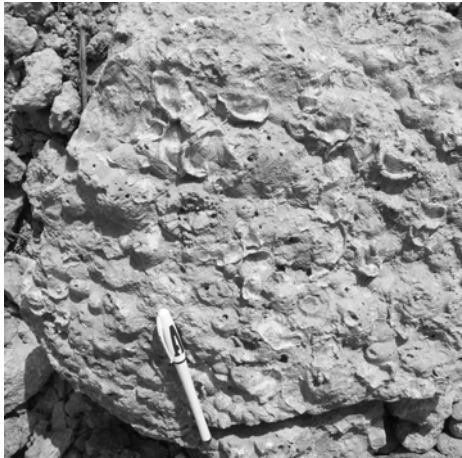


Рис. 5. Устриці на поверхні колонії склерактиній

Подяки. Автор вдячний О.С. Огієнку, а також студентам А. Чабанюк, А. Салміній, А. Новиковій, М. Кулінічу за допомогу в зборі і обробці матеріалу; корисні поради і плідне обговорення теми.

Список використаних джерел

1. Бугрова И. Ю. Морские организмы как индикаторы условий осадконакопления в древних бассейнах: учебное пособие [для студентов высш. учеб. заведений] / И. Ю. Бугрова – СПб.: Изд. СПбГУ, 2006. – 104 с.
2. Геологическая съемка в районах развития отложений с органогенными постройками / [Задорожная Н.М., Осадчая Д.В., Новоселова Л. Н. и др.]; под ред. А.С. Кумпана. – Л.: Недра, 1982. – 328 с. – (Методическое пособие по геологической съемке масштаба 1: 50 000. Вып. 2. Всесоюз. науч.-иссл. геол. ин-т).
3. Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов / В. В. Мазинг // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 1–23.
4. Геологическая история Бахчисарайского района Горного Крыма в меловом периоде / А.М. Никишин, А.С. Алексеев, Е.Ю. Барабошкин [и др.] // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. геол. – 2009. – Т. 84, вып. 2. – С. 83–93.
5. Chesher R. Contributions to Biology of *Meoma ventricosa* / R. Chesher // Bulletin of Marine Science. – 1969. – V. 19. – P. 721–110.
6. Johnson C. The rise and fall of Rudist reefs / C. Johnson // American Scientist. – 2002. – V. 90. – P. 148–153.

Надійшла до редколегії 29.01.13

Л. Попова, канд. геол. наук, науч. сотруд.
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев

ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ РАННЕГОТЕРИВСКОЙ ПЕРВОМАЙСКОЙ РИФОВОЙ ПОСТРОЙКИ (ПРАВОБЕРЕЖЬЕ Р. БОДРАК, ГОРНЫЙ КРЫМ)

Первомайская органогенная постройка (готерив междуречья Бодрака и Альмы) формировалась по классической схеме – “береговой риф – атолл”, а потом была перекрыта отложениями околорифовых фаций открытого моря. Изменения в трофической структуре сообщества, а также в спектре морфологической изменчивости и кривых смертности популяций указывают на дефицит кислорода в среде, связанный с деградацией склерактиниевых сообществ. Основным фактором, который угнетал развитие коралловых сообществ в готериве на исследованной территории, был температурный, а усиление терригенного сноса не имело решающего значения. При этом видимые признаки нарушений структуры сообщества фиксируются в первую очередь на материале гетеротрофной (лагунной) составляющей рифовой экосистемы, а автотрофная (склерактиниево-зооксантелловая) составляющая, как более независимая, некоторое время не выявляет внешних признаков разрушения.

L. Popova, Cand. Sci. (Geol.), Research Associate
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv

THE PALEOENVIRONMENTAL CONDITIONS OF THE PERVOMAISKY BIOGENIC BUILDUP COMMUNITY (HAUTERIVIAN OF THE RIVER BODRAK)

The Pervomaisky biogenic buildup (Hauterivian of Bodrak-Alma interfluvium) was developing from the shoal reef to atoll according to classic scheme, and then was overlapped with offshore deposits. The changes in the trophic structure of the community, in the morphological diversity of populations and in the mortality curves were studied. These analyses suggest that the community occurred under oxygen deficiency conditions. The main factor of stress was the rise of temperature; terrigenous material supplying was subordinate one. The oxygen deficiency arose from the degradation of the scleractinian community. The structure of the reef heterotrophic component was affected by stress first; autotrophic (scleractinian-zooxanthellan) component stunting was more gradual.