
ДИСКУССИИ

УДК 551.7(06)

ЭВОЛЮЦИЯ ПАЛЕОБИОСООБЩЕСТВ – ОДНА ИЗ ТРУДНО РЕШАЕМЫХ ПРОБЛЕМ БИОСТРАТИГРАФИИ

© 2024 г. Ю. Б. Гладенков

Геологический институт РАН, Москва

e-mail: gladenkov@ginras.ru

Поступила в редакцию 28.10.2023 г.

После доработки 12.02.2024 г.

Принята к публикации 25.02.2024 г.

Накопленный к настоящему времени биостратиграфический материал по расчленению морских толщ фанерозоя позволяет обратиться к расшифровке особенностей эволюции не только биотических таксонов низкого ранга, но и палеосообществ (комплексов), которые могут рассматриваться как исторически сложившиеся в определенных условиях биотические группировки. Приводятся примеры этапности их эволюции в различных морских экосистемах Геомериды. Высказывается мнение о необходимости активизации исследований по этой тематике с привлечением к ним как геологов, так и биологов.

Ключевые слова: биосообщества, сукцессии, биостратиграфические зоны, структурализм, палеоэкосистемы

DOI: 10.31857/S0869592X24040066, EDN: CMAYPE

ВВЕДЕНИЕ

Несколько лет назад автор настоящей заметки уже пытался осветить тему особенностей эволюции сообществ фанерозоя с надеждой привлечь к ней внимание коллег и вызвать ее обсуждение (Гладенков, 2018). Но, видимо, борьба с ковидом и снижение в связи с этим возможности контактировать приглушили интерес к этим важным проблемам. Поэтому после некоторого перерыва представилось уместным вернуться к ним в свете новых данных и новых аргументов.

Всем известно, что стратисфера Земли является “каменным хранилищем” последовательно записанной биосферной эволюции от зарождения Геомериды на древней Земле до великого разнообразия биотических сообществ современности. При этом таксономическое биоразнообразие жизни передавалось как *биоценотическая целостность* в геологической истории. Понимание этого открыло новый подход к представлению об этапности развития органического мира, в чем большая заслуга принадлежит исторической геологии и палеонтологии. Именно они играли раньше и играют сейчас громадную роль в изучении путей формирования “былых биосфер” (по В.И. Вернадскому (1926)), которые прошли через сложную многоэтапную историю. Выявленные этапы находят отражение в стратиграфических схемах разного масштаба с учетом их особенностей, возникающих в связи

со своеобразием разных экосистем, составляющих биосферу. Можно сказать, что современная стратиграфия с ее направленностью изучать стратоны, как протоколы этапных исторически обусловленных изменений состояний отдельных экосистем и биосферы в целом, представляется с позиций геологического анализа “биосферной” наукой.

В геологической практике сейчас используется до 20 разных стратиграфических методов. Их применение позволяет выделять стратиграфические подразделения разного типа и разного масштаба. Помимо *основных* подразделений комплексного обоснования, к которым относятся единицы общие (системы, отделы, ярусы, хронозоны), региональные (горизонты-региоярусы, слои с географическим названием) и местные (серии, свиты, пачки), выделяется отдельный блок *специальных* подразделений частного обоснования (литостратиграфических, биостратиграфических, климатостратиграфических, магнитостратиграфических, сейсмостратиграфических и др.) (Стратиграфический..., 2019). Биостратиграфический метод является сейчас важнейшим (прежде всего для фанерозоя). Выделение в стратиграфических схемах всех систем фанерозоя дробных единиц — не только ярусных, но и биозональных (длительностью 0.2–3.0 млн лет) — может рассматриваться одним из самых заметных достижений геологии последних десятилетий.

ЗОНЫ КАК СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ И ИХ ТИПЫ

Методике выделения зон посвящены многие работы, разделы стратиграфических кодексов и справочников. Не будет преувеличением сказать, что после ярких результатов использования зон в расчленении и корреляции донных осадков современных океанов началась целая эпоха “зономании”, которая продолжается и сейчас. В настоящее время все системы фанерозоя обеспечены в той или иной степени зональными подразделениями.

Однако при несомненных достижениях зональной стратиграфии имеются проблемы, которые остаются пока недостаточно освещенными. В ряде случаев эту методику расчленения древних толщ, ставшую, кажется, уже привычной для многих палеонтологов, начали использовать не совсем правильно, не раскрывая до конца ее возможностей и не пытаясь понять, какие научные вопросы можно решать на ее основе. Временами приходится удивляться тому, что многие микропалеонтологи (а они сейчас преобладают среди создателей зон) не отдают себе отчета, какого типа зоны они применяют: *хронозоны*, как мелкие единицы “основных” подразделений, или разнообразные *биостратиграфические зоны*, относящиеся к “специальным” единицам. А ведь этому посвящены целые разделы Стратиграфического кодекса России (2019) и Международного стратиграфического справочника (International..., 1999), как и главы многих монографий и специальные статьи.

Из анализа последних следует, что наиболее часто в практике используются две разновидности специальных биостратиграфических зон – интервал-зоны и комплексные зоны. Первые являются совокупностью слоев между двумя установленными биогоризонтами (датированными уровнями). Обычно это уровни появления или исчезновения в разрезе какого-либо одного или разных таксонов. Вторые зоны представляют собой совокупности слоев, охарактеризованные комплексом из трех или более таксонов, которые отличаются от комплексов подстилающих и перекрывающих слоев. Согласно Стратиграфическому кодексу России (2019), комплексная зона должна иметь стратотип, а в составе комплекса зоны могут быть остатки разных ископаемых групп одного или разных рангов. Этим комплексная зона резко отличается от интервал-зоны.

Зоны настолько широко вошли в геологическую практику, что сейчас все региональные и сводные работы по стратиграфии просто не мыслимы без зонального компонента. Хотя до сих пор зоны не являются подразделениями Международной стратиграфической шкалы, они всегда используются при характеристике самых drobных ее единиц – ярусов (см., например, Geologic..., 2020). Как показала геологическая практика, биостратиграфические

зоны выделяются, в частности, в донных осадках кайнозоя всех океанов (а сейчас пробурено более 3000 скважин), что позволяет коррелировать осадочные отложения разных бассейнов. С другой стороны, зональные категории нашли также широкое применение в создании региональных стратиграфических схем при изучении разрезов древних толщ на суше. Заметной иллюстрацией в этом отношении может служить солидное обобщение “Зональная стратиграфия фанерозоя России” (2006). В этой сводке приведены практически все данные последних десятилетий по зонам геологических систем фанерозоя нашей страны с детальным рассмотрением их особенностей.

При зональных исследованиях приходится обращать внимание на три аспекта. Первый аспект собственно стратиграфический: выявление смены слоев с комплексами разного возраста, сопровождающееся тестированием изохронности биозональных границ и событийных рубежей, что служит дополнительной основой для межрегиональных и субглобальных стратиграфических сопоставлений. Второй аспект биологический: выявление закономерности динамики эволюционных изменений разных биотических групп и сообществ. Третий аспект касается палеобиогеографических реконструкций (анализ изменения во времени ареалов таксонов и их группировок в разных морских бассейнах).

Обычно зоны используются палеонтологами (прежде всего микропалеонтологами), изучающими последовательно сменяющиеся в разрезах ортостратиграфические группы фауны и флоры. Этому посвящены многочисленные публикации. Ярким примером в этом отношении являются зоны кайнозоя, выявленные при глубоководном бурении дна океанов по фораминиферам, наннопланктону, радиоляриям и др. Эти параллельно существующие зоны (субглобальные и межрегиональные) уже давно стали неотъемлемой частью стратиграфических исследований. Так, выделенные во второй половине прошлого века фораминиферовые зоны тропического пояса Атлантического, Индийского и Тихого океанов используются практически во всех современных стратиграфических схемах. В палеогене отмечено 22, а в неогене около 20 зон. Им была присвоена соответствующая нумерация, которая давно стала привычной для всех специалистов. В нашей стране в исследования по этой тематике особенно значительный вклад внес В.А. Крашенинников (1980), участвовавший во многих рейсах глубоководного бурения.

Но хотелось бы обратить внимание на то, что зоны выделяются и по парастратиграфическим группам. Как известно, в российской практике часто используются такие подразделения, как горизонты (и региярусы) – основные единицы региональных стратиграфических схем. Горизонты, как совокупности

горных пород, сформировавшиеся в определенные этапы геологической истории региона, устанавливаются обычно на основе, с одной стороны, литологических особенностей отложений, а с другой — их палеонтологических характеристик. В принципе, хронозоны, выделяющиеся на основе комплексных зон, и горизонты, с учетом их биостратиграфической базы, в методическом отношении близки. Поэтому еще в 1950-х годах прошлого века Д.Л. Степанов (1958) проводил аналогию между оппель-зонами (фактически хронозонами) и горизонтами, подчеркивая сходство основы их выделения. В пределах России многие горизонты фанерозоя (а может быть, большая их часть) выделялись в прошлом по мелководной фауне, прежде всего по бентосным группам. Однако если сравнить горизонты разных типов морских бассейнов (платформенных, эпиконтинентальных, полужамкнутых, шельфовых и открытоокеанических), то обнаружится их определенное различие. Последнее может проявляться, например, в различии времени (“длительности”) их формирования, что может свидетельствовать о разной скорости развития биоконфлюксов разных провинций; в особенностях путей эволюции биоконфлюксов и их отдельных частей (при градуалистическом и катастрофическом типе смены сообществ); в разном количестве эндемичных форм в комплексах т.д.

В отечественной литературе можно найти много примеров на этот счет. Сразу вспоминаются, в частности, горизонты морского неогена Восточного Паратетиса, выделенные по моллюскам в начале прошлого века Н.И. Андрусовым и Л.Ш. Давиташвили и используемые уже более 120 лет (Невесская, 1999). Здесь отмечено 14 горизонтов средней “продолжительностью” около 1.0–1.5 млн лет. Анализ сменяющихся в разрезах комплексов моллюсков привел к выявлению в неогеновой истории бассейна всплеск видообразования и появления десятков эндемичных видов и родов во многих горизонтах (соленьковский, коцахурский, сарматский, понтический, акчагыльский, апшеронский). Это явление связывается с периодами изоляции Черноморско-Каспийского бассейна или, наоборот, установления его связи со Средиземноморским бассейном. В данном случае относительно быстрая смена эколого-палеогеографических обстановок привела к быстрым эволюционным преобразованиям и смене сообществ моллюсков в условиях ослабленной конкуренции (Попов и др., 2005). К сожалению, до сих пор привязка этих горизонтов к Международной стратиграфической шкале остается во многом условной — из-за отсутствия здесь зональных схем по планктону (диатомовые и наннопланктон определены только из отдельных слоев). Но в методическом отношении эти данные, полученные в “природной” лаборатории неогена Понто-Каспия, являются уникальными.

Вторым примером могут служить горизонты морского кайнозоя (неогена и палеогена),

выделенные в совсем другом регионе — на Камчатке и Сахалине, которые относятся к переходной зоне от Северной Пацифики к Азиатскому континенту. Первые реальные попытки их обоснования по морским моллюскам были осуществлены Л.В. Криштофович (1961) в конце 1950-х—начале 1960-х годов. За прошедшие с тех пор десятилетия горизонты получили достаточно полную характеристику и широко использовались в геологической практике (Решения..., 1998). Если анализировать, например, западнокамчатские горизонты неогена (снизу вверх это кулувенский, ильинский, какертский, этолонский, эрмановский, энметенский горизонты), то выявятся определенные особенности их биосообществ. Прежде всего, в каждом из сменяющих друг друга горизонтов отмечается обновление видового состава палеоконфлюксов до 30–50%, при этом последние вмещают автохтонные и аллохтонные элементы. Среднюю продолжительность времени формирования горизонтов можно оценить около 3 млн лет (в пределах 2–5 млн лет). В течение этих временных отрезков комплексы каждого горизонта сохраняют в целом свой состав и соответствуют, видимо, периодам определенного динамического равновесия. Вместе с тем в горизонтах неогена последовательно происходило изменение количества ныне живущих форм: от 10% в раннем миоцене до 40–50% в позднем миоцене, 60–65% в плиоцене и 96–98% в эоплейстоцене. Следует подчеркнуть, что смена группировок видов моллюсков происходит при сохранении общей для кайнозоя данного региона трофической зональности (здесь анализируются палеобиоценозы в основном сублиторали). Вместе с тем в каждом горизонте происходит определенная смена руководящих и характерных видов и доминантов (частично, возможно, из-за фациальных изменений в слоях). В горизонтах обычно отмечаются свои эндемики, достигающие 10–40% от общего состава комплекса. Обращает на себя внимание, что изменение сообществ происходит без катастрофических вымираний даже при порой выявляющейся смене палеотемпературы в аркто-бореальных водах.

Похожие примеры использования палеосообществ при выделении региональных стратиграфических подразделений можно продолжить. Так, В.Г. Ганелин с соавторами (Ганелин и др., 2001) на основе последовательной сменяемости в верхнепалеозойском разрезе Северо-Востока ассоциаций брахиопод и двустворок выделили 9 горизонтов и 17 комплексных зон. Именно эти данные послужили основой создания региональных стратиграфических схем, которые сейчас используются в геологической практике. В подобном ключе можно рассматривать и данные по ордовика Сибири, в котором по смене комплексов брахиопод и трилобитов намечено до 14 биозон, использованных при характеристике горизонтов, а также данные

по ордовики—девону ряда регионов (Boucot, 1975), о чем речь пойдет ниже.

ДВЕ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ НА БИОСООБЩЕСТВА И ПОДХОДЫ К ИХ ИЗУЧЕНИЮ

При анализе зон и горизонтов особое внимание приходится уделять их биотической характеристике. Практически это означает, что мы должны изучать не только отдельные таксоны (виды, роды), к чему многие привыкли и чем часто ограничиваются, но и сообщества биоты. Как упоминалось выше, автор несколько лет назад сделал попытку привлечь внимание к отдельным вопросам по этой тематике (Гладенков, 2018). В литературе сообщества часто называют “комплексами”, “ассоциациями”, “группировками”, “биоценозами” и др. Учитывая имеющиеся толкования этих терминов, можно дать следующее определение понятию сообщества: *сообщество* — это комплекс организмов одного вида (популяция) или уникального множества разных видов, обусловленного экологическим сопряжением на определенном участке водоема или суши. Поскольку стратиграф имеет дело с ископаемыми сообществами, “палео” в соответствующих терминах определяет отличие ископаемых комплексов от современных (по длительности их формирования, характеру сохранности остатков, таксономической полноте и по представительности их элементов). В связи с вышеизложенным *палеосообщество (или палеобиоценоз)* можно определить как исторически сложившуюся в определенных условиях группировку организмов при наименьшей конкуренции друг с другом. В литературе при анализе их последовательностей в разрезах нередко используется термин “сукцессия”, который означает изменение сообществ в относительно короткий период времени. Но для нас более приемлемым является, видимо, понятие “палеосукцессия”, которое имеет несколько иной смысл: проявление феномена изменения древних сообществ на фоне эволюционных процессов геологического времени. Под этим термином обычно понимается отмечаемая в разрезах смена определенных орикто- или тафоценозов. При этом причины, вызывающие временную смену ценозов, могут быть различными. Кроме того, изучение сообществ может осуществляться по разным направлениям — не только по систематическому составу, но и по доминантам или по структуре (монодоминантные, олигодоминантные, полидоминантные группировки).

Анализ биотических палеоассоциаций горизонтов и зон показывает, что их смена в осадочных разрезах всех систем фанерозоя отражает смену определенных состояний в развитии экосистем. Именно с учетом смены комплексов моллюсков неогена в разрезах шельфового типа Камчатско-Сахалинского региона области были установлены семь

региональных горизонтов с “продолжительностью” около 2—5 млн лет (Гладенков, 2018). И на такой же основе проведено расчленение осадочных толщ в приведенных выше примерах.

Сообщества в принципе могут рассматриваться в качестве живого элемента экосистем (по Tansley, 1935) или биогеоценозов (по Сукачев, 1942). И если экосистемы составляют биосферу, то их “живые” компоненты тоже могут суммироваться в глобальном масштабе, а именно в понятие, которое получило название Геомерида. Этот термин впервые был предложен К.Д. Старынкевичем в 1918 г., когда он, работая в Таврическом университете Крыма, сделал доклад, послуживший основой будущей публикации о “структуре жизни”. Именно тогда он стал использовать понятие “мериды”, понимая под этим “органический целостный элемент”, то есть часть того, что мы называем сегодня экосистемами. Эти мериды образуют ту целостность в масштабе биосферы, которую он назвал Геомеридой (от слова Геа — Земля). Идеи К.Д. Старынкевича, покинувшего Россию во время Гражданской войны и умершего за границей в 1926 г., нашли отражение в брошюре, которую по рукописи Старынкевича позднее издал в Праге Г.В. Вернадский (Старынкевич, 1931). Следует заметить, что концепция Геомериды, с которой в 1920-х годах были знакомы, видимо, лишь некоторые коллеги К.Д. Старынкевича, широко стала использоваться в СССР—России с конца 1920-х годов, после известных публикаций по этой теме В.Н. Беклемишева (Беклемишев, 1928, 1951 и др.).

Накопление материалов по биосообществам (современным и ископаемым) требует осмысления сущности их развития. Поэтому в последнее время стала особенно активно обсуждаться их роль в экосистемах и биосфере. Об этом в течение уже нескольких десятилетий пишут биологи (особенно ботаники). Недавно И.А. Жирков (2010) рассмотрел две концепции, по-разному раскрывающие положение сообществ в природных системах. (1) *Концепция континуализма* возникла в 1920-х годах прошлого столетия. Авторами этой концепции были Л.Г. Раменский (1971) и Х. Глeson (Gleason, 1939) — советский и американский геоботаники. Она основана на следующих базовых принципах: (а) виды эволюционируют друг от друга на фоне локальных абиотических условий, (б) случайные сочетания видов плавно переходят одно в другое (континуумы), (в) фактически существуют два уровня организации жизни — организмы и биосфера. (2) *Концепция структурализма* появилась несколько позже. Эта парадигма была развита американскими геоботаниками Ф. Клементсом и В. Шелфордом (Clements, Shelford, 1939) и советским специалистом С.М. Разумовским (1981). Она основывается на других представлениях: (а) биосфера обладает эндогенной структурой, дискретные структуры имеют границы, (б) структуры

эволюционируют как единое целое (это следует подчеркнуть!), виды в процессе эволюции становятся элементами экосистемы, (в) ответ экосистемы на внешнее воздействие зависит от видового состава и стадии сукцессии.

Если с позиций упомянутых концепций анализировать морские ископаемые биоконплексы региональных горизонтов, то можно прийти к выводу, что они являются элементами древних экосистем и развивались во времени в виде образований типа относительно обособленных единиц (как “единое целое”). Другими словами, многие из нас осознанно или неосознанно являются сторонниками концепции структурализма. И приходится признать, что центральное место, ранее в реконструкциях занимаемое индивидуумом (видом), уже переходит к сообществам. Все больше осознается невозможность существования вида вне сообщества, и когда мы используем термин “устойчивое равновесие”, то он характеризует эволюцию не отдельного таксона, а сообщества.

Судя по всему, многие особенности развития палеоценозов зависят от размеров экосистем и степени их изоляции, приуроченности сообществ к определенным климатическим поясам, специфики природных условий в пределах провинций, особенностей систематического состава таксонов, сложности структуры сообществ и пр.

Много полезного о структуре и распространении в морских бассейнах сообществ можно найти в ряде работ гидробиологов. В начале 1960-х годов Р.Ф. Геккер обратил внимание автора на появившиеся тогда новые данные А.П. Кузнецова (1963) по современным донным беспозвоночным прикамчатских вод. Его работы по морским биоценозам (с включенными в них моллюсками) шельфовой зоны Восточной Камчатки и Курильских островов имеют особое значение для анализа кайнозойских комплексов стратиграфических горизонтов Камчатки, поскольку эти палеобиоценозы по родовому составу, структурным особенностям и типу расселения на морском дне обнаруживают определенное сходство с современными ценозами. Исследования А.П. Кузнецова выявили, что важную роль в формировании конкретных биоценозов на шельфе играет вертикальная и связанная с ней трофическая зональность. Трофическая зональность является отражением ряда сходных приспособительных особенностей, которые возникают в связи с близким образом жизни у организмов разных систематических групп. Главным фактором, определяющим зональность, являются особенности характера питания животных. Характер питания зависит от пищи, рельефа дна, циркуляции вод, степени их насыщенности взвешенным материалом, скорости осадконакопления, богатства органического вещества поверхностного донного осадка, степени аэрации, механического состава

грунта и др. В итоге определенное сочетание этих факторов приводит к зональному распределению разных групп организмов. Таких трофических зон в пределах шельфов выделяется четыре.

Первая зона — неподвижных сестонофагов — захватывает участки массового развития фильтраторов, которые способны для получения пищи пропускать большие объемы воды. Из моллюсков среди них типичны представители *Mytilus*, *Modiolus*, *Musculus*, *Saxicava*. Данная зона находится в наиболее мелководных участках с глубиной около 0–50 м. Там обычно развиты валунно-галечные грунты, отмечаются сильные придонные течения и находится много взвеси.

Вторая зона — подвижных и малоподвижных сестонофагов — включает участки распространения организмов со слабыми ловчими аппаратами. Эти формы характерны для глубин до 100 м, где типичны песчаные грунты и подвижность вод достаточна для поддержания во взвешенном состоянии в придонном водном слое основной массы органического сестона. Среди моллюсков отмечаются разные виды *Astarte*, *Cardium*, *Serripes* и др.

Третья зона — собирающих детритофагов — приходится на районы массового развития таких родов, как *Acila*, *Macoma*, *Yoldia*, *Tellina* и др. Относящиеся к ним формы имеют специальные органы для обшаривания дна и собирания на его поверхности органического детрита. Эта зона приурочена в целом к нижней части сублиторали и частично к верхней батии к глубинам от 100–200 до 300 м и более, где обычно распространены алевроитовые грунты и типичны затишные участки с замедленными течениями.

Четвертая зона — грунтоедов — совпадает с батией (с глинистыми грунтами, малоподвижными водами, нередко с дефицитом кислорода). Здесь моллюски крайне редки. Конечно, проявление этой зональности может осложняться. В частности, на нее может повлиять крутизна шельфа (на пологом шельфе она распознается легче, чем на узком), особенности седиментационных процессов и другие факторы.

Но в исследовании А.П. Кузнецова не только сделан анализ биоценозов с освещением их характеристик в зависимости от трофической и температурной зональности морских вод, но и высказано интересное предположение о характере связи между видами. Оно сводится к тому, что в изученных биоценозах наблюдаются как “положительные” (тесная взаимосвязь), так и “отрицательные” межвидовые связи. Последний тип связи является, видимо, преобладающим, поскольку, по А.П. Кузнецову, в большинстве случаев виды, входящие в состав биоценоза, в особенности массовые, “подбираются” из организмов, предъявляющих неодинаковые требования к окружающей среде и в наименьшей степени зависящих друг от друга.

Другими словами, в этой трактовке биоценоз — это сложившаяся в определенных условиях группировка организмов при их наименьшей конкуренции друг с другом.

Данные гидробиологов по биосообществам моллюсков многие палеонтологи используют в своих исследованиях уже давно. Среди них можно назвать, например, работы по палеогену Ферганского залива (Геккер и др., 1962), по неогену Паратетиса (Невесская, 1999), по неогену Сахалина (Жидкова и др., 1974), по перми Северо-Востока Азии (Ганелин и др., 2001) и другие. При этом выяснилось, что необходимо обращать внимание на определенные особенности, которые отличают сообщества разных типов древних бассейнов — замкнутых, полужамкнутых, эпиконтинентальных, шельфовых и океанических. И эти особенности выявляют сходные и различные черты геологического развития различных экосистем. Изученные материалы показывают, что при анализе ископаемых сообществ палеонтологи уже сейчас могут использовать многие гидробиологические сведения, которые раньше ускользали от внимания, в частности определенную обособленность (или “целостность”) видовых группировок, которая отмечается в их часто циклической смене в пределах отдельных участков или фациальных зон морских бассейнов. Возможно, здесь стоит сделать оговорку. В данной статье рассматриваются морские биосообщества фактически относительно мелководные. Но следует учесть, что около 50 лет назад геологами было сделано важное открытие — широкое распространение в океанских глубинах автотрофных сообществ, трофическую основу которых составляют бактерии, питающиеся не солнечной энергией, а эндогенной энергией гидротермальных источников. В последнее время широкое распространение аналогичных экосистем было открыто в позднем палеозое обоих полушарий (Ганелин, 2022). Ниже они не анализируются.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ИСКОПАЕМЫХ СООБЩЕСТВ И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ СМЕНЯЕМОСТИ

Естественно ожидать, что в решении обсуждаемой проблемы чрезвычайно большую роль играют палеонтологические данные. Именно по смене палеонтологических комплексов в разрезах мы можем как-то представить характер эволюции сообществ в геологическом времени. В трудах палеонтологов имеется много наблюдений и мыслей, которые нуждаются в предметном обсуждении. Например, соображение о том, что эволюция сообществ может идти в сторону как усиления взаимосвязей организмов, так и минимизации межвидовых отношений, и о том, что скорость эволюции регулируется биотическим окружением. В связи с этим

здесь можно вспомнить, например, идеи В.А. Красилова (2001) о когерентной и некогерентной эволюции экосистем. При рассмотрении специфики развития ценотических систем приходится учитывать, с одной стороны, целостность этих систем в отдельные отрезки времени, которая поддерживается постоянством видового состава и определенного набора ниш, а с другой стороны, то направление эволюции ценотических систем, которое связано с увеличением числа ниш или плотностью их упаковки. Эволюция каждой ценотической системы может проходить не только в стабильном окружении через периоды перестроек по внутренним причинам со сменой видов, но и в изменчивой обстановке (с изменением, например, климата) тоже со сменой видов. Другими словами, во всех случаях сменяемость одной системы другой происходит с частичным изменением числа и состава видов. И, конечно, при анализе палеосукцессий следует учитывать, что они различаются по характеру происходящих изменений, по тенденциям изменения видового состава, по масштабу, временной длительности, степени постоянства сукцессионного процесса, происхождению сообществ и пр.

С позиции изучения динамики естественных сообществ, биотические смены можно разделить в целом на эндогенные и экзогенные. Движущей силой эндогенных смен является функционирование ассоциаций. Но и внешние воздействия могут привести к смене одного сообщества другим той же ценотической системы с последующим развитием эндогенной сукцессии. При этом следует разделять “палеосукцессии” в ценотической системе и “смены” в группировках видов. Первые, как представляется, отражают исторически сложившиеся, жестко детерминированные процессы, в то время как вторые — стохастический процесс преобразования одной группировки в другую.

Как известно, границы ареалов сообществ маркируются переходными (обычно относительно узкими) зонами, часть из которых относится к экотонам. Выразительность (резкость) этих границ различна. Можно считать, что границы между ассоциациями одной ценотической системы являются обычно экологическими, а между ассоциациями различных ценотических систем — биогеографическими. По смещению в пространстве таких границ в последовательные интервалы времени можно восстанавливать масштаб и характер миграций палеосообществ и судить об обусловивших их причинах (изменение палеоклимата и пр.). На примере моллюсков третичных сообществ Северной Пацифики автору удалось показать, что экотоны временами (в частности, во время глобальных потеплений раннего эоцена, среднего миоцена и раннего плиоцена) смещались в Северотихоокеанской области с юга (от Японии) на север (почти до Берингова пролива) на 2–3 тысячи километров (Гладенков, 2004, 2015).

Синтезируя все эти сведения, мы сталкиваемся в конце концов с вопросом — как же эволюционируют отдельные “мериды”? И надо признать, что четкое представление об этом, на мой взгляд, пока не складывается. Наверно, мы в чем-то еще не подготовлены. Возможно, нам трудно найти место этого явления в общем процессе эволюции биосферы, и нам часто не хватает способности определить нужное направление его анализа среди широких проблем естествознания, ибо в практических исследованиях мы обычно сосредоточиваемся на относительно узких задачах. Поэтому редко кто поднимается до крупных обобщений, хотя серьезные попытки отдельных специалистов осветить разные аспекты по рассматриваемой проблеме, как выше говорилось, уже делаются. Так, в своих последних статьях В.В. Жерихин (2003) поставил важные вопросы об особенностях внутренней структуры биосообществ, приуроченности их отдельных элементов к разным нишам и пр.

В серии работ по изучению древних сообществ нельзя обойти исследование А. Буко (Boucot, 1975), которое посвящено факторам, контролирующим скорости эволюции и вымирания брахиоподовых ценозов силура—девона. По мнению Буко, развитие сообществ объединяет последствия как органической, так и биогеографической эволюции, но является самостоятельным процессом. При анализе ископаемых сообществ приходится считаться со многими трудностями и даже допускать определенное огрубление материала. Например, мы вынуждены часто объединять разные экологические группы в одно сообщество (в частности, комплексы различных трофических зон, связанные с вертикальной зональностью морского дна, объединяем для простоты в шельфовое сообщество). При этом сообщества “ровного” (относительно широкого) дна (наиболее простые для анализа) являются частным случаем.

Эволюцию сообществ, по А. Буко, можно понимать по-разному. В одних случаях эволюция сообщества совпадает с органической, когда от предков предыдущего сообщества происходят родственные потомки и т.д. В других случаях вместе с ними могут встречаться таксоны из неродственных сообществ, благодаря их миграции и последующей адаптации к требованиям окружающей среды. Космополитные таксоны эволюционируют обычно медленнее, чем провинциальные. А. Буко на основе изученных им бентосных групп силура—девона особое внимание обращает на обратную зависимость между размером популяций и скоростью эволюции и вымирания. Это его главный вывод. А борьба за пищу и жизненное пространство, очевидно, не является первостепенным фактором, определяющим скорость эволюции. Правда, отмеченная закономерность (или, осторожнее выражаясь, выявленное наблюдение, которое может оказаться частным случаем) не всегда находит

подтверждение при изучении других групп. Например, значительный размер ареала микропланктонных сообществ (фораминифер, наннопланктона и др.) в кайнозойское время (а это громадная по площади тепловодная область трех океанов — Атлантического, Тихого и Индийского) не стал, видимо, препятствием для снижения скорости эволюции микропланктона. В пользу этого свидетельствует разработанная в океанах зональная стратиграфическая схема, которая отличается заметной дробностью.

НЕКОТОРЫЕ СПОРНЫЕ ВОПРОСЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Автор данной заметки не биолог и поэтому не может участвовать в определении наилучшей теории (или гипотезы) эволюции органического мира на Земле. Но чтобы как-то определиться с идеей развития сообществ в русле имеющихся гипотез, он хотел бы хотя бы пунктиром наметить направление, в котором можно рассматривать проблему палеобиоценозов.

Как известно, дарвинизм и синтетическая теория эволюции дают свое известное толкование развития органического мира, в частности видообразования. Основным движущим фактором эволюции считается естественный отбор, основанный на селекции случайных и мелких мутаций. Однако, хотя дарвинизм был принят большим числом биологов и палеонтологов в качестве основной идеи развития, ряд специалистов выражал сомнение в правильности этого учения. И это касалось разных его аспектов.

Например, В.И. Вернадский (1926, 1988) отвергал монофилетическую эволюцию Ч. Дарвина с ее идеей о происхождении жизни от одного или немногих предков. По его мнению, жизнь с самого начала могла существовать только как биосфера в комплексе физико-химических связей живого, косного и биокосного вещества в поле гигантского геологического процесса планетарного характера. Поэтому единство всего живого, по В.И. Вернадскому, определялось общностью его пространственно-временной и материально-энергетической базы (Вернадский, 1988). В целом принципу “борьбы за существование” Дарвина (с его естественным отбором) он противопоставлял скорее “принцип солидарности”, о котором в России более ста лет назад говорили П.А. Кропоткин и К.Ф. Кестнер (Воронцов, 1999). С этих позиций наличие обособленных биосообществ на разных стратиграфических уровнях не должно удивлять.

Среди несогласных с Ч. Дарвиным был, в частности, и Л.С. Берг, выступивший в 1920-х годах прошлого века с концепцией *нOMOгенеза* (Берг, 1922). По его мнению, отбор не выбирает крайние отклонения, а отсекает их, поддерживая вид

на приобретенной высоте, то есть “сохраняет норму”. Новообразования в органических формах происходят не случайно, а закономерно, ибо образование новых признаков идет в определенном направлении на основе автономических и хрономических причин. И этот процесс идет путем массовой трансмутации. Другими словами, для образования новых форм необходимо, чтобы новые признаки появились на обширных территориях и сразу у громадной массы особей. При этом образование новых признаков совершается главным образом в процессе географического обособления (изоляции) организмов. Для возникновения новых форм при посредстве географической изоляции необходимо, чтобы видоизменению подвергалась сразу громадная масса особей с охватом большой площади. Среди разных и особых случаев географической изоляции Л.С. Берг указывает озерную изоляцию, разделение смежных областей перешейками, изоляцию в горах, в пустынях и на островах. Отдельно изменение видов он связывает с влиянием изменения окружающей среды во времени и пр. Из этих построений следует, что рассматривать вопросы изменения палеобиоценозов нельзя без учета географического фактора. У Берга в России оказалось много единомышленников, среди которых можно отметить Д.И. Соболева (1924), А.А. Любищева (1973), С.В. Мейена (1974, 1989) и других.

Но встает другой вопрос — что обеспечивает разномасштабную этапность и периодичность смены биосообществ разнообразных биохорий прошлого? При всей неоднородности трактовок этапности в развитии биосферы в литературе, все чаще делаются попытки выявить биосферные ритмы разного масштаба, отражающие направленность ее эволюции. Частным выражением этого процесса могут считаться массовые вымирания биоты, которые происходили, видимо, с определенной периодичностью (Алексеев, 1989). Из них 4–5 считаются “великими” и около 15 — “малыми”. Интервалы между ними — порядка 30 млн лет (около 37 в палеозое, 26 в мезозое и кайнозое), хотя они не всегда выдерживаются в этих пределах. Продолжительность глобальных биотических кризисов оценивается до 10–15 млн лет (они отражают упрощение структуры сообществ, сокращение биоразнообразия и проч.). С другой стороны, в ряде работ (в частности, Шиманский, 1987) намечены крупные этапы эволюции органического мира фанерозоя, на основе которых были выделены геологические системы и отделы. А в одной из своих последних работ, посвященных общим проблемам развития биосферы и Геомериды, Б.С. Соколов (2010а, 2010б) привел наглядный рисунок (рис. 1), который построен на основе последних обобщений геологических материалов и отражает определенную этапность длительного эволюционного процесса, начиная с момента возникновения Земли,

то есть с архея, и по конец фанерозоя (неоген и четверть). Рисунок 1 фактически отразил целое мировоззрение в области геологической истории нашей планеты (рисунок приведен здесь в авторском варианте 2010 г., хотя сейчас он может быть дополнен или подправлен появившимися новыми данными).

Но нас в практической работе обычно интересуют более мелкомасштабные явления, которые вскрываются при изучении сообществ отдельных палеоэкосистем (например, шельфовых зон бореального или тропического поясов и др.). Именно поэтому выявление более мелкой периодичности смены биотических сообществ в разрезах древних толщ представляется одним из перспективных направлений биостратиграфических исследований. Другими словами, встает задача расшифровки особенностей этапности развития органического мира, которые проявляются на разных уровнях организации биосферы и в разных экосистемах (различных по географическому положению, размерам, степени изолированности и пр.). Практически это означает, что на фоне проявления крупных этапов (или волн) эволюции необходимо выявлять более мелкие фазы, которые часто четко читаются в разрезах древних образований отдельных регионов и их частей.

Возвращаясь к конкретным данным, позволяющим продвигаться в этом направлении, отметим несколько особенностей палеокомплексов, изученных в кайнозое Сахалино-Камчатского региона. Из анализа приведенного выше материала следует, что даже в изменчивой палеогеографической обстановке кайнозоя (то есть на протяжении почти 65 млн лет) биотические сообщества в целом бореального типа стремились сохранить свою структуру как целое (в рамках трофической зональности) и в этом отношении в какой-то степени были консервативными. Это явление — гомеостаз сообществ — осуществляется, видимо, через отлаженную систему трофических связей. В частности, моллюски биоценозов, о которых шла речь выше, включены в цепи консументов. Считается, что их систематический состав отчасти контролируется конкурентными и пищевыми взаимоотношениями форм. Поэтому биоценозы моллюсков приобретают элементы целостности, устойчивости и относительной независимости развития. Вместе с тем от этапа к этапу биокомплексы обновляются, сохраняя при этом определенную преемственность. Правда, в отдельных случаях приходится считаться с появлением в них мигрантов. Например, во время потеплений к сахалинским и камчатским (в целом бореального типа) комплексам присоединяются тепловодные “пришельцы” — таксоны “японского происхождения” (родов *Arga*, *Ostrea*, *Glycymeris*), а во время климатических похолоданий — таксоны аркто-бореального характера (*Astarte*, *Portlandella*, *Neptunea*), отмечающиеся

Геологическое или палеобиосферное время

Геомерида Беклемишева (биогеомерида)

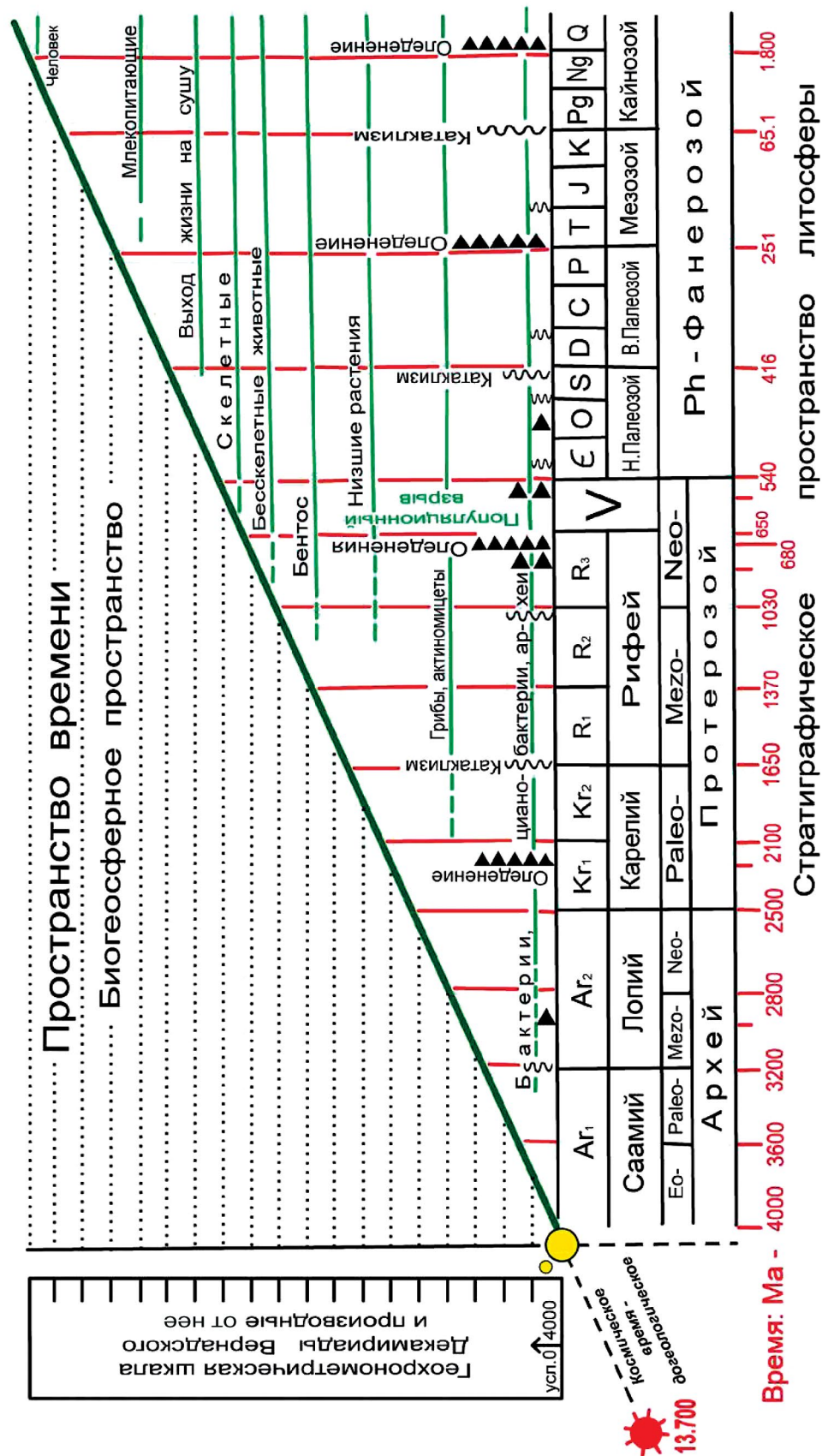


Рис. 1. Время в его неравномерных событиях (этапы) (по Соколов, 2010а, 2010б).

в Японии. В ряде случаев можно отметить этапы становления, расцвета, угасания тех или иных видов и родов, но при этом палеосообщества отдельных горизонтов воспринимаются, прежде всего, как целостные ассоциации.

В принципе, вопрос о направленности, темпах и механизмах эволюции сообществ, а не видов в экосистемах остается, к сожалению, далеко не решенным. Можно привести большой список известных ученых, которые в той или иной мере обращались к этой проблеме. Например, Д. Симпсон (Simpson, 1944) обратил специальное внимание на трудности оценки темпов групповой эволюции. Э. Майр (Mayr, 1970) отметил необходимость учета популяционной структуры видов. Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (1977) высказал идеи об эволюции биогеоценозов и пр. Однако пока какой-либо связной концепции не было предложено, и соображения на эту тему ограничиваются только отдельными общими тезисами. Не случайно, учитывая трудности решения этих проблем, Н.В. Тимофеев-Ресовский и его соавторы предположили, что для этого понадобятся исследования двух-трех поколений. И надо признать, что, хотя одно поколение уже сменилось, пути решения проблемы остаются пока не достаточно освещенными.

Но все же уже сейчас мы можем сказать, что при решении этих вопросов, безусловно, надо отдельно рассматривать и учитывать определенные особенности разных по типу экосистем (их различный размер, приуроченность к определенным широтам, разную степень изоляции и пр.), в которых природные процессы могут проходить с некоторыми различиями. В данной заметке автор ограничивается общей постановкой проблемы. Хотя из изложенного выше уже следует, что если факт общей этапности в развитии биосферы можно считать установленным (с отражением ее в эволюции Геомериды), то также можно утверждать, что одновременно на этом фоне ее отдельные разномасштабные экосистемы развиваются фазово и со своими особенностями. И это находит отражение в “меридах” К.Д. Старынкевича и в соответствующей этапной смене биотических сообществ этих различных мерид. И, пожалуй, это в синтезе свидетельствует в пользу ряда вышеприведенных идей Л.С. Берга. Хочется надеяться, что раскрытие специфики этапности развития разных экосистем, зафиксированной стратиграфической сменой биосообществ в разрезах древних толщ, и определение общей тенденции периодичности этой изменчивости в итоге все-таки будут достигнуты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биостратиграфы и палеонтологи имеют в своем распоряжении громадный банк данных по палеосообществам всего морского фанерозоя. Именно

они лежат в основе выделения стратиграфических подразделений: специальных (в частности, биостратиграфического типа), к которым относятся, например, комплексные зоны, и основных, представленных горизонтами (и оппель-зонами). Последние широко используются при создании региональных стратиграфических схем. Целенаправленный синтез этих данных мог бы реально способствовать решению проблемы эволюции сообществ. Но, видимо, время для этого еще не пришло. Хотя уже зреет понимание, что пора не ограничиваться только изучением стратиграфического положения отдельных таксонов (видов), а восстанавливать ход и направление изменений целостных биосообществ, которые отражают эволюцию определенных экосистем. Синтез же этих данных может позволить рассмотреть определенные особенности изменения палеоэкосистем в едином биосферном процессе. Уже собранные сведения по биологической структуре и биогеоценологии современного и древнего океана, в той или иной мере отраженные в обобщениях последних десятилетий океанологов, биологов и палеонтологов (Зенкевич, 1947, 1963; Невеская, 1999, Жирков 2010 и др.), в свете новых представлений о развитии палеоэкосистем могут получить новое толкование.

Остается вопрос, на который мы пока не получили ответа: с чем связана этапность их развития — с саморазвитием биосообществ в сложившихся природных обстановках или с определяющим влиянием на Геомериду и биосферу космических процессов, роль которых пока остается не вполне понятной, но, видимо, чрезвычайно важной (см. например, Обридо и др., 2013). Возможно, мы недооцениваем (или, точнее, не умеем прямо оценить) космическое воздействие, обусловленное квазипериодическими взаимодействиями Солнца и солнечной системы со звездами в струйных потоках Галактики. Современную стратиграфию с ее направленностью изучать стратоны, как протоколы изменений состояний земных палеоэкосистем и биосферы в целом, с полным правом можно называть “биосферной” (Гладенков, 2004). В конце концов, она на основе изучения слоистой структуры земной коры занимается решением важнейшей общегеологической проблемы — выявлением естественной периодичности геологического развития Земли. Но в любом случае на этом общем фоне глобальных природных процессов всегда будет оставаться проблема выявления особенностей эволюции отдельных экосистем (с их биотическими сообществами), которые для геологов и палеонтологов являются первоочередными объектами изучения. И это потребует более обоснованного сопоставления (корреляции) этапов развития отдельных и разных по типу экосистем, что невозможно осуществить без использования физических, геохимических и прочих методов (палеомагнитного, изотопного, палеоклиматического и пр.), которые

выявляют реальные реперы и маркеры, являющиеся существенными дополнениями в расшифровке последовательности и хода геологических событий в отдельные интервалы времени. Именно такая комплексация может обеспечить контроль за реальностью строящихся корреляций.

В конце хочется сказать, что, возможно, было бы целесообразно объединить заинтересованные в решении этой проблеме научные силы (может быть, создать специальный проект в рамках РАН, собрать отдельную группу исследователей и т.п.) и организовать широкое обсуждение поднятых вопросов. И, может быть, тогда мы найдем их решение в самое ближайшее время, а не через несколько поколений, как предполагал Н.В. Тимофеев-Ресовский. Автор данной заметки сознает, что его рассуждения не очень-то продвигают вперед решение поставленной проблемы. Но хочется надеяться, что ему удастся привлечь к ней внимание других специалистов.

В заключение напомним слова И. Ньютона: “Природа ничего не делает напрасно и не достигает с помощью многого того, что может быть достигнуто с помощью немногого” (Воронцов, 1999). Хотелось бы найти это немногое.

Источники финансирования. Работа выполнена по теме государственного задания Геологического института РАН (г. Москва).

Конфликт интересов. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С.* Массовые вымирания и их место в развитии биосферы // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука, 1989. С. 27–34.
- Беклемишев В.Н.* Организм и сообщество (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии). Пермь, 1928. С. 128–143 (Труды Биол. научно-исслед. ин-та. Т. 1. Вып. 2–3).
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 3. С. 3–30.
- Берг Л.С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Государственное издательство, 1922. 306 с. (Труды географич. ин-та. Т. 1).
- Вернадский В.И.* Биосфера. Л.: Гостехиздат, 1926. 170 с.
- Вернадский В.И.* Философские мысли натуралиста. М.: Наука, 1988. 520 с.
- Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ: Прогресс-Традиция: АБФ, 1999. 640 с.
- Ганелин В.Г.* Верхояно-Чукотский рифтогенез и позднепалеозойские экосистемы Северо-Востока Азии // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2022. Т. 30. № 5. С. 3–45.
- Ганелин В.Г., Бяков А.С., Караваева Н.И.* Некоторые вопросы теории стратиграфии и стратиграфическая шкала перми Северо-Востока Азии // Пути детализации стратиграфических схем и палеогеографических реконструкций. М.: ГЕОС, 2001. С. 194–209.
- Гладенков Ю.Б.* Биосферная стратиграфия (проблемы стратиграфии начала XXI века). М.: ГЕОС, 2004. 120 с. (Труды ГИН РАН. Вып. 551).
- Гладенков Ю.Б.* Северотихоокеанская область в палеогене и неогене как пример полузамкнутой морской экосистемы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2015. Т. 23. № 4. С. 91–105.
- Гладенков Ю.Б.* Стратиграфические горизонты и проблемы эволюции биотических сообществ морских экосистем в рамках Геомериды и биосферы // Тихоокеанская геология. 2018. Т. 37. № 5. С. 16–30.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.И.* Ферганский залив палеогенового моря. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Кн. 1. 332 с., кн. 2. 332 с.
- Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003. 542 с.
- Жидкова Л.С., Мишаков Г.С., Неверова Т.И., Сальников Б.А., Сальникова Н.Б., Шереметьева Г.Н.* Биофациальные особенности мезокайнозойских бассейнов Сахалина и Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. 252 с.
- Жирков И.А.* Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 453 с.
- Зенкевич Л.А.* О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26. Вып. 3. С. 201–220.
- Зенкевич Л.А.* Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 740 с.
- Зональная стратиграфия фанерозоя России. Науч. ред. Корень Т.Н. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 256 с.
- Красилов В.А.* Модель биосферных кризисов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М.: ПИН РАН, 2001. С. 9–16.
- Крашенинников В.А.* Зональная шкала кайнозоя континентов и океанов // Стратиграфия в исследованиях Геологического института АН СССР. М.: Наука, 1980. С. 162–207.
- Криштофович Л.В.* Сопоставление третичных отложений северной части Тихоокеанского кольца кайнозойской складчатости // Унифицированные стратиграфические схемы Северо-Востока СССР. Материалы совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Сахалина, Камчатки, Курильских и Командорских островов, г. Оха, 25 мая – 2 июня 1959 г. М.: Гостоптехиздат, 1961. С. 83–90.
- Кузнецов А.П.* Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 272 с.
- Любимцев А.А.* Понятие номогенеза // Природа. 1973. № 10. С. 42–47.

- Мейен С.В. О соотношении номогенетических и тихогенетических аспектов эволюции // Журн. общей биологии. 1974. Т. 35. № 3. С. 353–364.
- Мейен С.В. Введение в стратиграфию. М.: Наука, 1989. 216 с.
- Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 501 с. (Труды ПИН РАН. Т. 274).
- Обридко В.Н., Мирошниченко Л.И., Рагульская М.В., Хабарова О.В., Храмова Е.Г., Кацова М.М., Лившиц М.А. Космические факторы эволюции биосферы: новые направления исследований // Проблемы эволюции биосферы. М.: ПИН РАН, 2013. С. 66–94.
- Попов С.В., Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. Биогеография Восточного Паратетиса в неогене по моллюскам // Биосфера–экосистема–биота в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты. К 100-летию со дня рождения акад. В.В. Меннера. М.: Наука, 2005. С. 309–337.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 333 с.
- Решения рабочих межведомственных региональных стратиграфических совещаний по палеогену и неогену восточных районов России Камчатки, Корякского нагорья, Сахалина и Курильских островов. М.: ГЕОС, 1998. 146 с.
- Соболев Д.Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Государственное изд-во Украины, 1924. 203 с.
- Соколов Б.С. Геологическое или палеонтологическое время в стратиграфии // Эволюция органического мира и биотические кризисы. Материалы LVI сессии Палеонтологического общества при РАН (5–9 апреля 2010 г., Санкт-Петербург). Санкт-Петербург, 2010а. С. 3–7.
- Соколов Б.С. Биосфера как биогеомера и ее биотоп // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2010б. Т. 18. № 3. С. 3–8.
- Старынкевич К.Д. Строение жизни. Прага: POLITIKA, 1931. 50 с.
- Степанов Д.Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 180 с. (Труды ВНИГРИ. Вып. 113).
- Стратиграфический кодекс России. Издание третье, испр. и доп. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, Межведомственный стратиграфический комитет, 2019. 96 с.
- Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1–3. С. 5–17.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
- Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 5–45.
- Boucot A.J. Evolution and extinction rate controls. Elsevier Scientific Publishing Company, 1975. 427 p.
- Clements F.E., Shelford V.E. Bioecology. New York: J. Wiley & Sons, inc., 1939. 170 p.
- Geologic Time Scale 2020. Eds. Gradstein F.M., Ogg J.G., Schmitz M.D., Ogg G.M. Elsevier BV, 2020. 1357 p.
- Gleason H.A. The individualistic concept of plant association // Am. Midland Natur. 1939. V. 21. P. 92–110.
- International Stratigraphic Guide – An abridged version. Eds. Murphy M.A., Salvador A. // Episodes. 1999. V. 22. P. 255–271.
- Mayr E. Populations, species, and evolution; an abridgment of animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1970. 453 p.
- Simpson G.G. Tempo and mode in evolution. New York: Columbia University Press, 1944. 217 p.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and term // Ecology. 1935. V. 16. P. 284–307.

Рецензенты В.Г. Ганелин,
Ю.Д. Захаров, Т.Ю. Толмачева

Evolution of Paleobiocommunities is One of the Most Intractable Problems of Biostratigraphy

Yu. B. Gladenkov

Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
e-mail: gladenkov@ginras.ru

The biostratigraphic material accumulated to date on the subdivision of the Phanerozoic marine strata allows us to decipher the features of the evolution of not only low biota taxa, but also paleocommunities (assemblages), which can be considered as biotic groupings historically formed under certain conditions. Examples of the stages of their evolution in various marine ecosystems of Geomerida are given. The opinion is expressed about the need to intensify research on this topic with the involvement of both geologists and biologists.

Keywords: biocommunities, successions, biostratigraphic zones, structuralism, paleoecosystems