DOI: 10.30911/0207-4028-2018-37-5-16-30 УДК 551.7(06)

СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ГОРИЗОНТЫ И ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ В РАМКАХ ГЕОМЕРИДЫ И БИОСФЕРЫ

Ю.Б. Гладенков

ФГБУН Геологический институт РАН, Пыжевский пер. 7, г. Москва, 119017; e-mail: gladenkov@ginras.ru

Поступила в редакцию 4 июля 2017 г.

Смена палеосообщества в стратиграфических горизонтах и комплексных зонах региональных разрезов фанерозоя отражает определенные этапы эволюции органического мира отдельных экосистем Геомериды и Биосферы в целом. Освещаются две концепции развития биоты в экосистемах (континуализм и структурализм). Подчеркивается важность изучения сменяемости в геологическое время не только отдельных видов, но и биосообщества как целого.

Ключевые слова: **стратиграфические горизонты, морские палеосообщества, палеоэкосистемы, Геомерида, Биосфера, этапность развития палеобиоты.**

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время биотические сообщества (в том числе и палеосообщества) как специальные объекты исследования стали привлекать повышенное внимание. Это относится к попыткам понять специфику их организации и эволюции, а также использовать в стратиграфических целях и палеогеографических реконструкциях. Перед рассмотрением ряда общих проблем по этой тематике заметим, что ниже речь пойдет, прежде всего, о бентосных сообществах, которые наиболее знакомы автору. Они раньше обитали и ныне живут обычно в относительно мелководной зоне океана – прежде всего в шельфовых морях. К этой зоне приурочено одно из самых больших скоплений органического мира, которые В.И. Вернадский называл «сгустками» жизни [8]. Здесь в настоящее время из 160 тыс. океанических видов обитает до 157 тыс., из которых на долю бентоса приходится 98 %. В кайнозое среди них большую роль играют моллюски, которые Г. Торсон [60] относил к index-fossils нашего времени. Упоминание о моллюсках делается потому, что в дальнейшем изложении автор, долгие годы изучавший эту группу ископаемых (прежде всего кайнозоя Северной Пацифики и Арктики), будет использовать их в качестве примеров.

Напомним, что обычно выделяются три вида зональности, определяющие распространение сообществ в морских бассейнах [21, 34]: *климатическая* (смена комплексов по широте), *вертикальная* (смена поясов биоцезов по глубине) и *трофическая* (смена поясов сообществ по изменению характера питания). На современном шельфе обычно выделяются группировки неподвижных и подвижных сестонофагов (соответственно, в среднем, до 50 м и до 200 м глубины), собирающих детритофагов (до 200–300 м и более), грунтоедов (до 500 м и более). Помимо этого, при изучении распространения сообществ в пространстве приходится считаться с их проявляющейся провинциальностью, которая отражается, в частности, на наличии определенного процента эндемичных таксонов. Все эти данные широко используются при анализе не только современных, но и ископаемых сообществ (или комплексов), в частности неогена и палеогена. Заметим заранее, что на практике при изучении моллюсковой части древних биоценозов обычно используются сублиторальные виды (с неподвижными и подвижными сестонофагами и частично детритофагами), которые преобладают в биоценозах и раковины которых хорошо сохраняются в ископаемом состоянии.

Однако, восстанавливая особенности распространения древних сообществ (или палеокомплексов), мы часто не затрагиваем (или делаем это невнятно) существенного момента – особенностей развития *сообществ* (а не только отдельных видов) во времени. Между тем выявление именно этого феномена становится важнейшим направлением биостратиграфических работ.

Чтобы снять некоторые вопросы к последующему тексту, следует сделать некоторые замечания. К сожалению, при анализе орикто- и танатоценозов

(древних биокомплексов или сообществ), в частности моллюсков кайнозоя, мы встречаемся со многими неизвестными. Это касается и структуры сообществ, и взаимоотношений между отдельными видами, и причин сонахождения или расхождения тех или иных форм в палеобиоценозах. В этом случае нашими союзниками выступают гидробиологи, которые за последние 50 лет собрали богатый материал по современным биоценозам, прежде всего шельфовых зон [28, 30, 34, 35 и др.]. Для изучения палеогеновых и неогеновых сообществ моллюсков использование актуалистического метода представляется естественным, но даже данные гидробиологов очень часто не дают ответов на возникающие вопросы. Поэтому, используя материалы гидробиологов, мы все равно испытываем недостаток сведений для расшифровки многих сторон формирования и жизни древних биоценозов.

Основная цель настоящего сообщения – это на основе ископаемого материала понять особенности смен биосообществ в геологическом времени и ответить на вопрос, есть ли какая-либо закономерность (например, периодичность) в этой смене на фоне развития морских экосистем, а также выяснить, как вместе с эволюцией отдельных видов происходит развитие сообществ как «целостных единиц».

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПАЛЕОБИОСООБЩЕСТВ В СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ ПРАКТИКЕ. ГОРИЗОНТЫ КАК ВАЖНЫЕ ОБЪЕКТЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭТАПНОСТИ РАЗВИТИЯ БАССЕЙНОВ И НАСЕЛЯВШЕЙ ИХ БИОТЫ

Изучение комплексов ископаемых видов в биостратиграфических работах происходит в разных направлениях. Часто изучаются не столько сообщества, сколько отдельные виды или роды (с попыткой наметить филогенетические линии или отметить смену отдельных таксонов в разрезах). На этой основе с использованием датум-плейнов (маркеров появления или исчезновения видов в разрезах осадочных толщ) собственно и выделяются *интервал-зоны*, широко используемые в стратиграфической практике. С другой стороны, в разрезах могут выделяться биокомплексы, которые состоят из разных таксонов какого-то возрастного интервала. Обычно это делается без объяснения причин их сонахождения (практически это отражается лишь в списочном составе найденных таксонов). Но именно на этой базе обособляются так называемые *комплексные зоны*. Эта категория зон тоже широко используется стратиграфической практикой при изучении как макро-, так и микроостатков. Отметим, что при выделении комплексных зон специально оговаривается, что внутри таких подразделений должна присутствовать большая часть характерных таксонов зоны. В принципе комплексные зоны близки в определенном отношении к *экозонам*, которые, по В.А. Красилову [23], характеризуются определенным *состоянием* сообществ. Обычно комплексные зоны являются основой выделения *хронозон*, которые рекомендуются последним Стратиграфическим кодексом России [49] в качестве элементарной единицы Общей стратиграфической шкалы, подчиненной ярусу. Они устанавливаются по комплексу разных стратиграфических данных с учетом свойственного им палеонтологического наполнения и отражают определенную стадию развития одной или нескольких групп биоты. В данной заметке не рассматриваются вопросы представительности и сохранности ископаемых комплексов (орикто- или танатоценозов), как и особенности тафономии (перенос остатков, специфика их захоронения и проч.), а обращается внимание прежде всего на другое: что выделяемые комплексы являются не просто случайно собранными видами, а представляют собой целостные объекты, которые сменяют друг друга во времени, соответствуя качественно различным состояниям биоты тех или иных палеоэкосистем.

Помимо комплексных зон в геологической практике часто используются и такие подразделения, как *горизонты* (*и региоярусы*) – основные единицы региональных стратиграфических схем. Фактически они являются совокупностями горных пород, сформировавшимися в определенные этапы геологической истории обычно крупных регионов. Горизонты фанерозоя устанавливаются обычно на основе, с одной стороны, литологических особенностей отложений, а с другой – их палеонтологических характеристик. Выделенные на биостратиграфической базе горизонты латерально охватывают чаще всего палеогеографическую область (провинцию). Такие горизонты в Кодексе рекомендуется называть региоярусами [49, с. 26], хотя эти понятия («горизонты» и «региоярусы») многими считаются синонимами. В принципе, хронозоны, выделяющиеся на основе комплексных зон, и горизонты, с учетом их биостратиграфической базы, в методическом отношении близки. Недаром еще в 1950-х годах прошлого века Д.Л. Степанов в своей книге «Принципы и методы стратиграфических исследований» [48] проводил аналогию между *оп-пель-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 бентосным группам. Однако если сравнить горизонты разных типов морских бассейнов (эпиконтинентальных, полузамкнутых и шельфовых), то обнаружится их опре-

деленное отличие. Последнее может проявляться, например: (а) в различии времени их формирования, что может свидетельствовать о разной скорости развития различных биокомплексов; (б) в особенностях эволюции биокомплексов и их отдельных частей (при градуалистическом и катастрофическом типе смены сообществ); (в) в разном проценте эндемичных форм в комплексах т.д. В отечественной литературе можно найти много примеров на этот счет.

Сразу вспоминаются, в частности, классические горизонты неогена Восточного Паратетиса, выделенные по моллюскам в начале прошлого века Н.И. Андрусовым и Л.Ш. Давиташвили и позднее подробно изученные многими известными малакологами – А.Г. Эберзиным, Л.А. Невесской [35] и другими. В настоящее время здесь выделено 14 горизонтов средней "продолжительностью" около 1–1.5 млн лет [38]. Анализ сменяющихся в разрезах комплексов моллюсков привел к выявлению в неогеновой истории бассейна вспышек видообразования и появления десятков эндемичных видов и десятков родов в ряде горизонтов (соленовский, коцахурский, сарматский, понтический, акчагыльский, апшеронский). Это явление связывается с периодами изоляции Черномоpo-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, что было отмечено С.В. Поповым с соавторами [40]. К сожалению, до сего времени 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).

СООБЩЕСТВА КАЙНОЗОЯ ПРИКАМЧАТСКОГО РЕГИОНА

Горизонты морского кайнозоя (неогена и палеогена) выделяются также в совсем другом регионе – на Камчатке и Сахалине, относящимся к переходной зоне от Северной Пацифики к Азиатскому континенту. Первые реальные попытки их обоснования по моллюскам были осуществлены Л.В. Криштофович в конце 1950-х – начале 1960-х годов [27]. За прошедшие с тех пор полвека горизонты получили достаточно полную характеристику и широко использовались в геологической практике [45]. Здесь в пределах шельфовых и окраинных морей в палеогене и неогене накапливались мощные осадочные толщи с последовательной сменой биотических сообществ. Специфика геологического развития дальневосточных регионов заставила выделять горизонты отдельно для Западной Камчатки, Восточной Камчатки и Сахалина со своей номенклатурой. Так, в пределах Западной Камчатки в неогене выделены следующие семь горизонтов – рис. 1, 2, табл. (см. подробнее [3, 17]): нижний миоцен – кулувенский (песчаники и алевролиты до 300–500 м с характерными *Keenocardium kuluvense* Kafanov, *Thyasira disjuncta* Gabb, *Yoldia chojensis* Simonova, *Spisula equilateralis* Kanno и др.); средний миоцен – ильинский (песчаники и конгломераты до 150–400 м с *Panopea elongata* Kanno, *Modiolus wayampolkensis* Slodkewitsch, *Arca watanabei* Kanno), какертский (алевролиты, диатомиты, песчаники до 500 м с *Arca watanabei* Kanno, *Glycymeris iidensis* Kanno, *Chlamys cosibensis hanzawae* (Yokoyama), этолонский (песчаники и алевролиты до 380 м с *Papyridea kipenensis* Slodkewitsch, *Crenomytilus expansus* (Arnold), *Neptunea pluriocostulata* Ilyina); верхний миоцен – эрмановский (песчаники 400 м с *Septifer margaritanus* Nomland, *Glycymeris coalingensis* (Arnold)); плиоцен – энемтенский (песчаники, конгломераты 75 м с *Fortipecten takahashii* (Yokoyama), *Anadara trilineata trilineata* (Conrad)). На северо-восточной Камчатке к плиоцену добавляются усть-лимимтеваямский и тусатуваямский горизонты (песчаники до 150 м с *Astarte nortonensis* MacNeil, *Macoma brota* Dall). Каждый из горизонтов, получив палеонтологическую характеристику в виде определенных комплексов моллюсков, часто прослеживается на значительной территории, некоторые – до 700–800 км с юга на север (с учетом рядов «гаммы» палеобиоценозов [13], сменяющихся от палеоберега в сторону моря).

В отличие от Восточного Паратетиса неогеновые горизонты Сахалина и Камчатки охарактеризованы помимо бентоса планктонными группами, прежде всего диатомовыми водорослями. По диатомеям здесь выделяются смыкающиеся интервал-зоны (около 15), которые с большой точностью позволяют осуществлять привязку камчатских и сахалинских горизонтов к Международной стратиграфической шкале.

При характеристике горизонтов учитываются их литологические и палеонтологические особенности, которые связаны с разной глубиной формирования терригенных пород, различной скоростью их накопления, определенной гидродинамикой водных масс, изменением температуры вод и прочее. Из анализа древних моллюсков и литологического состава вмещающих их пород можно сделать вывод, что неогеновые биокомплексы существовали в обстановке сублиторали, где господствовали, прежде всего, группы сестонофагов (фильтраторов). Об этом красноречиво свидетельствует их состав, наличие в каждом горизонте набора руководящих и характерных для субли-

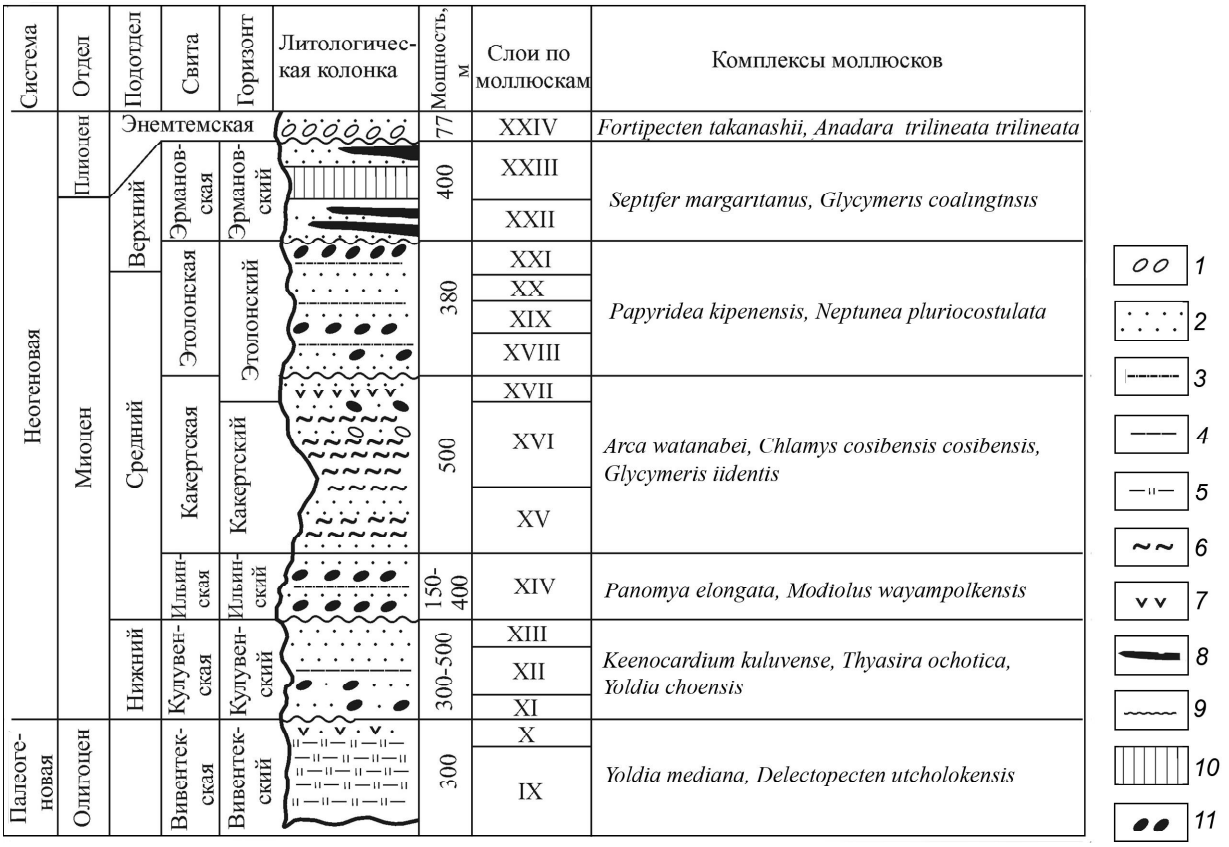

Рис. 1. Разрез неогена Западной Камчатки (горизонты и комплексы моллюсков).

1 – конгломераты, *2* – песчаники, *3* – алевролиты, *4* – глины и аргиллиты, *5* – кремнистые аргиллиты и алевролиты, *6* – диатомиты, *7* – туфы, *8* – угли, лигниты, *9* – трансгрессивные границы, *10* – перерывы, *11* – конкреции.

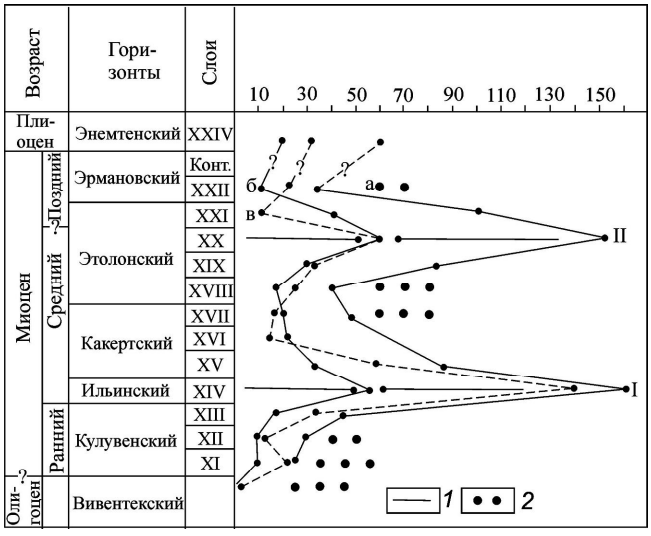

Рис. 2. Распределение комплексов моллюсков по горизонтам неогена Западной Камчатки и их характеристики.

1 – миграция субтропических и южно-бореальных комплексов с юга на север; *2* – плавающая галька в породах. I–II – климатические оптимумы первого порядка. Число видов: а – общее, б – субтропических и южно-бореальных, в – появившихся в разрезе.

торали видов. Гидробиологи называют биоценозы по преобладающему («руководящему») виду или по нескольким массовым видам. В ядре современного биоценоза обычно отмечаются не более 30 видов, обычно с преобладанием двустворчатых моллюсков, которых сопровождают морские ежи, мшанки, гидроиды и пр. Но в ископаемом состоянии лучше всего сохраняются раковины моллюсков, почему они широко и использовались при стратиграфических работах. Их группировки в целом отражают определенные физико-химические условия жизни моллюсков: рельеф дна, грунты, динамику вод, кислородный режим, характер пищи и пр. Закономерное сочетание ископаемых видов в определенных пищевых комплексах является одним из самых надежных показателей их объединения в палеобиоценозы. В отмеченных горизонтах неогена Камчатки наблюдаются представители прежде всего сестоноядных: родов *Mytilus*, *Modiolus*, *Serripes*, *Cardium*, *Mactra*, *Liyocyma*, *Thyasira*, *Astarte* и др. И только местами (обычно в осадках нижней сублиторали) их дополняют детритоядные: роды *Yoldia*, *Macoma*, *Nucula* и др.

Таблица. Биостратиграфические характеристики комплексов молюсков неогена Западной Камчатки.

Возраст		Свита	Слои	Число видов				
				Общее	Субтропические и южно-бореальные	Появившиеся в разрезе	Эндемичные и новые	Современные
Плиоцен		Энемтенская	XXIV	61	20	32	7	35
Миоцен	Поздний	Эрмановская	XXIII XXII	34	11	24	4	12
	Средний	Этолонская	XXI	100	41	11	9	13
			XX	150	61	60	43	26
			XIX	83	30	35	22	15
			XVIII	39	18	27	4	3
		Какертская	XVII	47	21	17	12	2
			XVI	64	22	15	11	8
			XV	85	33	56	27	5
			XIV	159	61	139	80	9
	Ранний	Кулувенская	XIII	45	16	34	24	2
			XII	30	11	12	3	6
			XI	25	10	22	9	4
Олигоцен		Вивентекская						

Поэтому возьмем ли мы древние по возрасту камчатские горизонты или верхние («молодые») из них – везде находятся представители тех родов моллюсков, которые тяготеют к трофическим зонам верхней или нижней сублиторали. При этом многие из них являются в палеобиоценозах количественно преобладающими – доминантными, о чем можно судить по скоплению их раковин в породах (например, роды *Mytilus, Modiolus* в ильинском горизонте, роды *Serripes, Cardita, Chlamys* в этолонском, *Fortipecten* в энемтенском, *Astarte* в усть-лимимтеваямском). Заметим, что в отличие от гидробиологов, которые обычно относят к «руководящим» и «характерным» формам виды, количественно преобладающие в биоценозах, стратиграфы «руководящими» и «характерными» считают таксоны узкого стратиграфического диапазона. Чтобы еще раз подчеркнуть необходимость учитывать важнейшую роль трофического фактора при анализе донных сообществ, сошлемся на показательный пример пионерных исследований Р.Ф. Геккера и его коллег в середине прошлого века по палеогену Ферганского залива, когда впервые был реконструирован трофический облик донного населения древнего бассейна и сделаны выводы о смене палеоэкологических обстановок [13, 29].

Однако при всем нашем желании многие проблемы структуризации древних сообществ, связей между разными видами одного рода или видов различных родов и пр. остаются недоосвещенными. Для решения вопроса о пространственном распространении и взаимоотношениях между видами моллюсков в палеобиоценозах (в частности, неогена Камчатки) важными являются сведения биологов и, в частности, гидробиологов. Анализ таких взаимоотношений с общих позиций дал, например, более полувека назад В.Н. Беклемишев [5], который отметил восемь их типов. С другой стороны, были опубликованы конкретные материалы по современным сообществам отдельных морских бассейнов. В частности, детальные данные по донным беспозвоночным прикамчатских вод, включая моллюски, опубликовал А.П. Кузнецов [28]. Его работа имеет особо важное значение для анализа кайнозойских биоценозов стратиграфических горизонтов Камчатки, ибо эти палеобиоценозы по родовому составу, структурным особенностям и типу расселения на морском дне обнаруживают определенное сходство с современными ценозами. В работе А.П. Кузнецова не только сделан анализ 16 биоценозов с освещением их характеристик в зависимости от трофической и температурной зональности морских вод и прочего, но и высказано оригинальное 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, ибо, по А.Н. 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 исторически сложившаяся в определенных условиях группировка организмов при их наименьшей конкуренции друг с другом [30].

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПАЛЕОСООБЩЕСТВ КАМЧАТСКОГО БАССЕЙНА

Тем не менее, несмотря на недостаток каких-то знаний, мы – с другой стороны – можем с уверенностью утверждать, что в течение палеогена и неогена проходила смена сообществ моллюсков, которая была связана с их развитием. Если анализировать камчатские горизонты, например неогена, с учетом смены в разрезе биосообществ, то выявятся обращающие на себя внимание особенности. Перечислим некоторые из них.

1. Прежде всего бросается в глаза, что в течение этого времени происходит изменение процента ныне живущих форм в разрезе: от 10 % в раннем миоцене до 40–50 % в позднем миоцене, 60–65 % в плиоцене и 96–98 % в эоплейстоцене (естественно, процент вымерших видов меняется в обратном порядке – от 90 % до 2 %) [14] (рис. 3).

2. В каждом из сменяющих друг друга горизонтов отмечается обновление видового состава палеокомплексов до 30–50 %, которые вмещают автохтонные и аллохтонные элементы (табл.).

3. Среднюю продолжительность времени формирования горизонтов можно оценить около 3 млн лет (в пределах 2–5 млн лет). В течение этих отрезков времени комплексы каждого горизонта сохраняют в целом свой состав и соответствуют, видимо, периодам определенного *динамического равновесия.*

4. Смена группировок видов моллюсков в данном случае происходит при сохранении общей для кайнозоя трофической зональности.

5. В каждом горизонте происходит определенная смена руководящих и характерных видов и доминантов (частично, видимо, из-за фациальных изменений в слоях). В них также обычно отмечаются «свои» *эндемики,* достигающие 10–40 % от общего состава.

6. Изменение сообществ происходит в данном случае без катастрофических вымираний даже при существенных сменах температуры в аркто-бореальных водах. Показательным примером являются, в частности, сообщества моллюсков квартера: за 2 млн лет при многочисленных оледенениях и относительных потеплениях на Земле их состав в аркто-бореальных бассейнах в принципе не изменился – за все это время отмечено появление лишь 1–2 видов (P*ortlandia arctica* (Gray), *P. intermedia* (Sars).

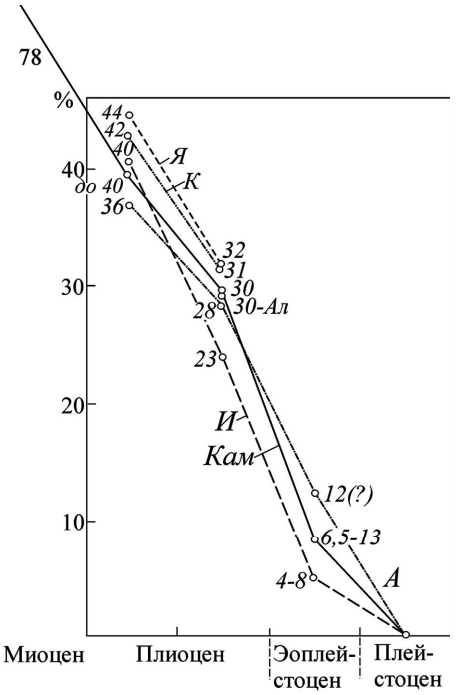

Рис. 3. Изменение количества вымерших видов моллюсков в плиоцен-плейстоценовых комплексах бореальных районов.

И – Исландия, А – Англия, Кам – Камчатка, Я – Япония, К – Калифорния, Ал – Аляска.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОБСТАНОВКИ

Из сравнительного анализа комплексов моллюсков палеогена и неогена следует, что в олигоцене, когда на Земле «оранжерейный» тип климата сменился на «ледниковый», произошло важное событие. В это время началась перестройка шельфовой биоты в условиях формирования бореальной водной массы Северной Пацифики, с возникновением биотических сообществ бореального типа. Но эта перестройка произошла не мгновенно, а растянулась на несколько миллионов лет. Дальнейшее развитие сообществ внетропической зоны в неогене шло в основном на видовом уровне по градуалистическому в целом пути [16].

Из анализа кайнозойских горизонтов Камчатско-Сахалинской области и их биотических характеристик следует ряд выводов по геологической истории и палеогеографии северотихоокеанской экосистемы. Отметим, что ее особенностью является относительная изолированность в течение позднего палеогена и миоцена, когда Северная Пацифика была ограничена

сушей с востока, севера и запада. Если морская палеоцен-эоценовая биота в условиях паратропического климата имела реальную связь с более южными тропическими комплексами океана, а через Тетис и с биотой Атлантики, то после наступления олигоценового похолодания сформировавшаяся здесь бореальная фауна была фактически «отгорожена» с юга тропическим широтным барьером. Только в самом конце миоцена (около 5.5–5.3 млн лет назад), когда открылся Пра-Берингов пролив, была установлена ее связь с другой – аркто-бореальной – биотой Арктического бассейна и Северной Атлантики. Это привело к миграции моллюсков тихоокеанского происхождения в Арктику и наоборот – из Арктики в Пацифику [16]. Однако миграции сообществ моллюсков были связаны не только с открытием или разрушением физических барьеров, но и непосредственно с климатическими колебаниями прошлого. По этой причине в кайнозое, то есть в последние 65 млн лет, несколько раз проходило смещение экотонных зон: при потеплениях тепловодная биота мигрировала с юга (от широт Японии) на север (до Северной Камчатки и даже Корякского нагорья). При похолодании относительно холодноводная биота мигрировала с севера на юг. Эти биотические миграции были достаточно масштабные по протяженности и достигали от 1–2 до 3 тыс. км. Таких особо заметных климатических флуктуаций можно отметить несколько. Оптимумы зафиксированы в раннем эоцене, среднем миоцене и раннем плиоцене. А периоды относительных похолоданий (пессимумы) – в олигоцене, позднем миоцене, позднем плиоцене и квартере.

Естественно, в такой крупной морской экосистеме, какой является Северная Пацифика, определенную роль в распределении морской биоты играли морские течения. В то же время тектонические события вызывали порой значительные палеогеографические перестройки, связанные с осушением или затоплением шельфовых и пришельфовых зон. В эоцене, например, возникла основная часть Охотского моря, а с другой стороны – появилась Алеутская дуга [16], что, кстати, привело к изменению направления течений. В отдельные периоды палеогена и неогена проявились существенные морские трансгрессии (самая обширная в среднем эоцене, более мелкие – в среднем миоцене и плиоцене). В самом конце миоцена – начале плиоцена возник, как уже указывалось, Пра-Берингов пролив, что заметно сказалось на гидрологических режимах Арктического и Северо-Тихоокеанского бассейнов. Все это сказывалось, с одной стороны, на особенностях распространения и развития бентосных сообществ, а с другой – на характере седиментации шельфовых зон. Другими словами, биотические сообщества неогена Северной Пацифики развивались в определенной природной обстановке на фоне эволюции этой экосистемы.

Из синтеза непосредственно палеонтологических характеристик перечисленных выше горизонтов следует, что меняющиеся в осадочных разрезах сообщества отражают, прежде всего, проходившие в прошлом эволюционные процессы. Но с другой стороны, при формировании комплексов отдельных горизонтов к их автохтонной части в ряде случаев может прибавляться аллохтонная добавка. Например, при потеплении начала и конца среднего миоцена произошли масштабные (до 2–3 тысяч км) миграции тепловодных видов моллюсков (и других групп) от Японских островов к Северной Камчатке и далее – Корякскому нагорью. В результате, в частности, в ильинском и этолонском горизонтах среднего миоцена Западной Камчатки (рис. 2) отмечаются несколько десятков видов моллюсков японского происхождения, часть из которых при последующих относительных похолоданиях мигрировала обратно – из бореальных морей в более южные широты Северной Пацифики [15].

Горизонты как региональные стратиграфические подразделения выделяются с учетом смены биотических комплексов и в других интервалах стратиграфической шкалы. Например, интересный опыт их выделения в верхнем палеозое северо-восточной Азии был продемонстрирован в работе по брахиоподам и двустворкам В.Г. Ганелиным и А.С. Бяковым [11]. Ими в интервале 45 млн лет по смене сообществ было выделено 9 горизонтов со средней продолжительностью времени формирования около 5 млн лет. Но вместе с тем, внутри горизонтов здесь обособляются 17 комплексных зон в среднем по 2.5 млн лет. С учетом этих материалов и данных по седиментологии в пределах позднепалеозойской экосистемы Северо-Востока намечается определенная периодичность ее развития. Можно привести и другие подобные примеры, касающиеся разных геологических систем. Так, в ордовике Сибири выделяются 12–14 горизонтов (по 3 млн лет) с 14 биозонами по брахиоподам и трилобитам, определенные горизонты можно наметить в кембрии той же Сибири и проч.

Но здесь мы должны еще раз напомнить, что в приведенных примерах горизонты отражают эволюцию прежде всего бентосных сообществ. Если же обратиться к планктонным комплексам, то в оценке особенностей их эволюции решающее слово должно принадлежать соответствующим специалистам. Многие из них давно отмечают периодическую смену сообществ в древних толщах, что собственно и позволяет выделять *комплексные* зоны. Ярким примером в этом отношении являются зоны планктонных фора-

минифер кайнозоя, прослеженные в тепловодном поясе трех океанов и прилегающей к ним суши. В России сторонником выделения таких зон являлся В.А. Крашенинников, который вслед за Г. Болли и У. Блоу, наметивших в 1950–1960 годы палеогеновые зоны в Карибском регионе, много сделал для их прослеживания в разных частях океанической экосистемы и посвятил этой проблеме несколько широко известных книг [26 и др.]. И следует подчеркнуть, что он выделял не интервал-зоны (между датум-плейнами), а именно комплексные зоны. По мнению В.А. Крашенинникова, при выделении зон по комплексу видов, а не отдельным видам, учитывается вся полнота событий – эволюционное появление или исчезновение видов, изменение их процентного соотношения, эволюционное увеличение или сокращение количества экземпляров каких-либо видов и проч. [25, 26]. По его же мнению, практика доказала, что это единственно надежный путь зональных построений. Установление зон по отдельным видам в конечном итоге сводится к определению датум-плейнов. Это часто хорошо дополняет установление зональных единиц по комплексу видов. С учетом этого обстоятельства по фораминиферам, помимо палеогеновых 22 зон, были выделены и неогеновые зоны (около 20), которые широко используются в геологической практике [55].

ДВА ПОДХОДА К ИЗУЧЕНИЮ СООБЩЕСТВ И ЭКОСИСТЕМ

Из приведенных примеров следует, что в осадочных толщах фанерозоя могут обособляться горизонты (а в ряде случаев комплексные зоны), которые выделяются с учетом смены определенных палеосообществ (палеокомплексов). При этом отмечаемые сообщества сменяются в среднем через 2–4 млн лет. Наверное, будет уместным сделать несколько замечаний в отношении подходов к выделению сообществ и вопросов терминологии. Они касаются, прежде всего, двух понятий – «сообщество» и «сукцессии». С*ообщество* – это комплекс организмов одного вида (популяция) или уникального множества разных видов, обусловленного экологическим сопряжением. Часто это же называют *биоценозом*, понимая под этим исторически сложившуюся в определенных условиях группировку организмов. Приставка «палео» в этих случаях определяет отличие ископаемых сообществ от современных (прежде всего в отношении разного масштаба времени их формирования, сохранности остатков, таксономической полноты и определенной усредненности). Сообщества в принципе могут выделяться на разной основе – по составу биоты, по особенностям морфологии раковин форм, по особенностям функционирования и т.п. Но для нас главным является, конечно, состав комплексов и их смена в течение геологического времени или, как отмечал В.Н. Сукачев [50], в процессе гологенеза. В литературе ботаниками (а сейчас не только ими) часто используется термин «сукцессия», который означает изменение сообществ в относительно короткий период времени, обычно десятки лет, но, строго говоря, он для нашего случая – при изменении сообществ в масштабе миллионов лет – не подходит. Хотя с употреблением другого понятия – «палеосукцессия» – можно согласиться, если авторы вкладывают в него иной смысл: проявление феномена изменения древних сообществ на фоне эволюционных процессов в геологическом времени. На практике под палеосукцессией обычно понимается смена орикто- или тафоценозов [19, 22]. При этом причины, вызывающие временную смену ценозов, могут быть различны (см. например, о нескольких причинах смены флористических комплексов в пермо-триасе Восточно-Европейской платформы, отмеченных А.В. Гоманьковым [18]).

Такие широко используемые понятия, как «*экосистема*» (термин введен А. Тенсли в 1935 г. [59]) и близкий к нему термин «*биогеоценоз*» [50], подробно здесь не разбираются (см. например, [15]). Но все же напомним, что экосистемы по существу являются частями Биосферы, представляющими собой совокупности живых и неживых элементов, в результате взаимодействия которых создается стабильная самоорганизующаяся система. Она фактически объединяет в одно поле живое вещество и среду его обитания. Ее основными свойствами в широком смысле являются способность осуществлять круговорот веществ, противостоять внешним воздействиям и производить биологическую продукцию.

В связи с этим «сообщество» понимается нами в качестве живого элемента экосистемы (как в другом – глобальном – масштабе «живое вещество» является частью Биосферы). И здесь следует дать разъяснение, почему живое вещество Земли было названо Геомеридой (этот термин получил в последние годы широкое распространение в нашей литературе). В 1930-х годах в своей напечатанной за границей и, к сожалению, мало известной у нас книге «Строение жизни» К.Д. Старынкевич [47] впервые ввел понятие «*мерида*» со следующим определением: «Мерида есть органический целостный элемент (часть) некоторого высшего органического комплекса, обладающий следующими свойствами: во-первых, определенным типическим строением и, во-вторых, определенным динамическим равновесием, способным при помощи саморегуляции поддерживать и при надобности восстанавливать свое характерное строение» [47]. Мериды образуют целостность в масштабе Биосферы и

Земли в целом, которую К.Д. Старынкевич и назвал Геомеридой (от слова Геа – Земля).

Так случилось, что эта концепция стала известна в России через труды В.Н Беклемишева [4], которого даже считали ее автором, в связи с чем некоторые исследователи делали на него соответствующие ссылки. Напомним, что в последних своих статьях Б.С. Соколов [46] именно этой проблематике уделил свое внимание, дал свое представление о понятиях Биосфера и Геомерида и наметил этапы их развития (кстати – он предложил заменить термин «Геомерида» на «Биогеомерида», чтобы подчеркнуть значение живой составляющей Биосферы).

В процессе изучения отдельных мерид и свойственных им сообществ возникли два подхода (или концепции) к пониманию сущности их развития. Об этом уже в течение нескольких десятилетий пишут биологи, особенно ботаники. Недавно эти две концепции (континуализм и структурализм) были специально разобраны И.А. Жирковым [20]. Хотя мне не очень нравятся термины, которые им используются для обозначения этих концепций, ниже я сохраняю их (дело, в конце концов, не в терминах). Первая концепция – «континуализм» [44, 57 и др.] – возникла в 1920-х годах прошлого столетия. Она основана на следующих базовых принципах: (а) виды эволюционируют независимо друг от друга на фоне локальных абиотических условий, (б) случайные сочетания видов плавно переходят одно в другое (континиумы), (в) фактически существуют два уровня организации жизни – организмы и Биосфера. Авторами этой парадигмы были Л.Г. Раменский и Х. Глесон – советский и американский геоботаники, оставившие заметные труды по этой тематике.

Вторая концепция – «структурализм» [43, 56 и др.], возникшая несколько позднее, базируется на других представлениях: (а) биосфера обладает эндогенной структурой, дискретные структуры имеют границы, (б) структуры (ценотические системы) эволюционируют как ЕДИНОЕ ЦЕЛОЕ, виды в процессе эволюции становятся элементами экосистемы, (в) ответ экосистемы на внешнее воздействие часто зависит от видового состава и стадии сукцессии. Эта парадигма была развита американским геоботаником Ф. Клементсом (кстати, он был автором таких, сейчас широко использующихся терминов, как «сукцессия», «биом», «климакс», «экотон» и др.) и советским геоботаником С.М. Разумовским. Я здесь обращаю внимание на то, что в разработке этих двух концепций значительную роль сыграли именно ботаники, которые давно столкнулись с проблемой биосообществ при изучении своего специфического материала.

Если с позиций этих концепций анализировать морские ископаемые комплексы или сообщества (ценотические системы) наших горизонтов, то следует, видимо, прийти к выводу, что они являются элементами древних экосистем и развиваются во времени как единое целое (как «сообщества-единицы»). Другими словами, многие из нас осознанно или неосознанно являются приверженцами концепции структурализма.

Обсуждение концепций, касающихся развития экосистем и сообществ, привлекает сейчас все большее внимание. Центральное место в геологической истории, ранее занятое индивидуумом, переходит именно к сообществам. Осознается невозможность существования вида вне сообщества. В связи с этим широко использующийся сейчас термин «устойчивое равновесие» характеризует эволюцию не индивидуума, а именно систем сообществ. Из изложенного выше материала следует, что даже в изменчивой палеогеографической обстановке кайнозоя Северотихоокеанской области (то есть на протяжении почти 65 млн лет) биотические сообщества, при присущей им эволюции, стремились сохранить свою структуру как целое (в рамках трофической зональности) и в этом отношении в какой-то степени были консервативны. Это явление – гомеостаз сообществ – осуществляется, видимо, через отлаженную систему трофических связей. Моллюски биоценозов, о которых шла речь выше, включены в цепи консументов. Считается, что их систематический состав отчасти контролируется конкурентными и пищевыми взаимоотношениями форм (см. далее). Поэтому биоценозы моллюсков приобретают элементы целостности, устойчивости и относительной независимости развития. Вместе с тем от этапа к этапу палеонтологические комплексы обновляются, сохраняя при этом определенную преемственность. В ряде случаев можно отметить этапы становления, расцвета, угасания тех или иных видов и родов, но при этом сообщества отдельных горизонтов воспринимаются, прежде всего, как целостные ассоциации.

В принципе вопрос о направленности, темпах и механизмах эволюции сообществ, а не видов, в экосистемах остается далеко не понятым. Можно привести большой список известных ученых, которые обращались к этой проблеме (Н.В. Тимофеев-Ресовский, В.Н. Беклемишев, В.Н. Сукачев, Б.С. Соколов, В.А. Красилов, В.В. Жерихин, Д.А. Симпсон и многие другие). Однако пока что никакой связной концепции не было предложено, и соображения на эту тему ограничиваются только отдельными тезисами. Не случайно, учитывая трудности решения этих проблем, Н.В. Тимофеев-Ресовский и его соавторы [51] предположили, что для этого понадобятся исследо-

вания двух-трех поколений. В связи с этим следует признать, что на этом направлении чрезвычайно большую роль играют палеонтологические данные. Именно по смене палеонтологических комплексов в разрезах мы можем как-то представить характер эволюции сообществ в геологическом времени. И каждый новый кирпич в это здание познания имеет большое значение.

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ЦЕНОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Эти проблемы остаются пока во многом не освещенными. В то же время в трудах биологов и палеонтологов рассыпано много наблюдений и мыслей, которые нуждаются в освоении и обсуждении [20]. Например, соображение о том, что эволюция сообществ может идти в сторону как усиления взаимосвязей организмов, так и минимизации межвидовых отношений и что скорость эволюции регулируется биотическим окружением. Здесь можно вспомнить идеи В.А. Красилова [23, 24] о когерентной и некогерентной эволюции экосистем.

Помимо этого, при рассмотрении особенностей эволюции ценотических систем (ЦС) следует учитывать, с одной стороны, целостность ЦС в отдельные отрезки времени, которая поддерживается постоянством набора *ниш* и постоянством видового состава, а с другой стороны, основное направление эволюции ЦС, которое связано с увеличением числа *ниш* и плотностью их упаковки. Развитие ЦС может проходить как в *стабильном* окружении через периоды перестроек по внутренним причинам, со сменяемостью видов, так и в *изменчивом* окружении (изменение климата, изменение потока энергии и проч.), с изменением видов. В целом, смена одной ЦС другой происходит с частичным изменением числа и состава видов.

При анализе сукцессий (С) следует учитывать, что они различаются по: масштабу, времени, степени обратимости, степени постоянства сукцессионного процесса, происхождению, тенденциям изменения видового богатства, характеру происходящих изменений. В случае «палеосукцессии» следует вносить соответствующие поправки.

С точки зрения изучения *динамики* естественных сообществ, биотические смены можно разделить на *экзогенные* и *эндогенные* [20]. Для эндогенных смен движущей силой является функционирование ассоциаций. Экзогенные воздействия обычно приводят к смене одного сообщества другим сообществом той же ЦС. После этого начинается эндогенная сукцессия, хотя возможны случаи совпадения. Надо разделять «палеосукцессии» в ЦС и «смены» в группировках видов. Первые (С) отражают исторически сложившиеся, жестко детерминированные процессы, а вторые – стохастический процесс преобразования одной группировки в другую [20].

Сейчас делаются попытки понять, как проводятся границы сообществ в пространстве, часто называемые экотонами. Резкость этих границ различна. Границы между ассоциациями одной ЦС являются обычно экологическими, а между различными ЦС – биогеографическими. По смещению во времени таких границ можно восстанавливать миграции палеосообществ и судить об обусловивших их причинах (изменение палеоклимата и проч.).

Суммируя все эти сведения, хочется прийти к пониманию – как и почему создаются в природе отдельные мериды и каким образом они эволюционируют, но пока четкое представление об этом не складывается. Скорее всего, мы в чем-то не подготовлены. Возможно, это происходит из-за того, что, рассматривая это явление, мы не можем найти его место в общем процессе эволюции разных природных систем и Биосферы. Нам часто не хватает способности понять широкие проблемы естествознания, ибо в практических исследованиях мы обычно сосредоточиваемся на относительно узких задачах. Редко кто поднимается до крупных обобщений естествознания подобно В.И. Вернадскому в прошлом столетии. Поэтому особое уважение вызывают сейчас серьезные попытки отдельных специалистов затронуть важные аспекты нашего мировоззрения (например, в книгах Г.П. Аксенова [1] – о сути понятия «время», Ю.В.Чайковского [52] – о проблемах эволюции, Б.В. Преображенского [41] – о метаморфозах естествознания, И.А. Жиркова [20] – о морских экосистемах, Л.А. Невесской [34, 35] – об особенностях развития моллюсков в фанерозое, М.А. Шишкина [54] и И.А. Вислобоковой [10] – о макроэволюции и др.).

ТРИ КЛАССА ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ

Еще в первой половине XX века В.И. Вернадский [9] выявил три класса систем, которые обычно рассматриваются практикой (геологические, геобиоценотические и биологические). Особенностью многих природных систем является то, что они принадлежат к открытым, нестационарным и – что очень важно – самоорганизующимся системам. При этом указывается на два типа эволюции таких систем – с *линейным и нелинейным* характером развития. Если *закрытые* системы (с линейным типом развития) обмениваются со средой веществом и энергией, то *открытые* системы (нелинейного типа) — веществом, энергией и, что очень важно, *информацией*. Это выпукло отражается на их необратимых качественных преобразованиях. Нелинейность развития свойственна биосистемам и геобиоценотическим системам,

поэтому она характеризует ход эволюции фактически всех блоков Биосферы (при возможно линейном типе развития ее отдельных звеньев, как и филогенезе тех или иных групп организмов). Одним из важных проявлений системной организации является многоуровневая организация гео-, био- и экосистем и сложное сочетание вероятностных и динамических закономерностей их развития [15].

Все это еще не всегда осознается биостратиграфами. Иначе накануне XXI века не появлялись бы публикации, в которых – пусть даже неосознанно – отстаиваются идеи, в частности, прямолинейного ламаркизма или катастрофизма; мысли о прямом и преимущественном влиянии внешних факторов на развитие биоты, например – импактов, тектоники (орогенеза), климата и т.п. Это является следствием того, что многие из нас еще, видимо, не поняли, что мы анализируем специфические системы (Биосферу и ее части) – открытые и самоорганизующиеся, а многие законы (в частности, законы, использующиеся в классической физике), которые применимы для стационарных систем закрытого типа, здесь не могут быть использованы. В то же время открытие законов неравновесной термодинамики [42] позволяет по-новому оценивать механизмы и пути эволюции живого (с учетом, в частности, запрета системам на возврат к состоянию с меньшей энтропией и др.).

Конечно при этом нельзя забывать об определенной роли *триггеров* – толкателей в эволюции и вымираниях, но оценивать их роль следует очень осторожно и с пониманием тех промежуточных, часто нераскрытых и опосредованных явлений, которые приводят к смене состояний и структуры экосистем (когерентный и некогерентный характер эволюции, увеличение и уменьшение числа экологических ниш, изменение плотности популяций и проч.). В конце концов, решающая роль в смене темпов и характера эволюционных преобразований биоты принадлежит, видимо, определенным изменениям процессов саморазития экосистем.

Важно отметить, что все системы развиваются *циклически необратимо и непрерывно-прерывисто*. При этом качественные изменения в них происходят часто скачками (по закону аллометрического развития), при ограниченном наборе типов системных трансформаций. Сейчас становятся понятными многие особенности развития Биосферы, экосистем и их «живой компоненты». Постепенно мы привыкаем к представлениям об определенной метахронности гео-, био- и экосистем, что является, видимо, следствием наложения (констелляций) разнородных факторов, которые отличаются неоднородными сферами влияния. При этом тренды и скорость эволюции различных палеосистем менялись в пространстве-времени.

Сейчас уже ясно, что «былые биосферы» играли громадную роль в становлении оболочек Земли по многим направлениям – энергетическому, концентрационному, транспортному, средообразующему и проч. При этом живое уже не рассматривается по отношению к внешним факторам как пассивное. Многие пришли к мысли, что биота сама часто использует и формирует среду, прежде всего в фанерозое, а не только испытывает ее давление. Это согласуется, в частности, с известным принципом Брауна – Ле Шателье: при возникновении внешних возмущений в биоте возникают процессы, компенсирующие эти возмущения (вот как сказывается потенциал самоорганизующихся систем!). И не случайно многие делают вывод, что наблюдаемая на Земле окружающая среда в значительной мере представляет собой *результат деятельности биоты* по всем существенным для жизни параметрам (состав океана и атмосферы и др.). К этому можно добавить, что информационная емкость биоты более чем на порядок превышает доступную человеку совокупность информационной емкости.

Есть мнение, что так называемые кризисы в развитии отдельных палеонтологических групп являются, прежде всего, результатом саморазвития систем. Это может сказываться, в частности, в упрощении структуры сообществ, приводящем к смене доминантов, что часто и фиксируется в геологической летописи. Сейчас по-новому воспринимаются некоторые идеи автогенетической концепции или номогенеза в отношении эволюции биосферы на всех ее этапах, включая кризисные периоды, с тенденцией ее самоорганизации в направлении увеличения экологической емкости, адаптационных ресурсов и энергетической эффективности экосистем и их блоков. Эволюция при этом воспринимается не только как последовательность реакций на внешние воздействия, а как совокупность актов самоорганизации. В последние 20–30 лет этим проблемам посвящены специальные работы многих исследователей (Л.П. Татаринов, Л.А. Невесская, В.А. Красилов, А.П. Расницын и др. [36]).

На новой основе выявляются новые подходы в интерпретации биособытий прошлого. Например, сравнительно недавно анализируя пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризисы биоты, которые приводятся обычно как наиболее яркие примеры внешних воздействий на ее преобразование, Л.А. Невесская [37] отметила, что реорганизация биотических комплексов была обусловлена, скорее всего, внутренними для биоты причинами, а другие факторы (катастрофические абиотические события, вызванные земными или

неземными факторами) только усиливали и ускоряли этот процесс.

Одновременно с этим появляются новые интересные работы по разным аспектам развития органического мира – по эволюции как эпигенетическом процессе [54], по макроэволюции или эволюции надвидовых таксонов с выделением «эконов» как единиц развивающегося палеобиосферного пространства [10] и проч.

В данной заметке осталась необсужденной одна важная тема – отношение В.И. Вернадского к «эволюционной теории» Ч. Дарвина. Общее представление Вернадского о живом и его развитии не укладывалось в дарвинскую парадигму, которая исходила из случайности и вероятностного механизма эволюции. В целом, принципу «борьбы» за существование Ч. Дарвина он противопоставлял принцип скорее солидарности, о котором когда-то говорили К.Ф. Кестнер и П.А. Кропоткин (например, [12, 52, др.]). При этом он отвергал монофилетическую эволюцию с ее идеей о происхождении жизни от одного или немногих предков, ибо, 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, которое отмечал Ч. Дарвин, являлось следствием не его родословной, а *общностью его пространственно-временной и материально-энергетической базы*. Можно еще добавить, что неприятие дарвинского селекционизма нашло отражение в концепции эволюции в 1920-х годах Л.С. Берга [6], известной под названием «номогенез» или эволюции на основе закономерностей (вместе с Л.С. Бергом здесь нельзя не упомянуть «номогенезцев» Д.И. Соболева, А.А. Любищева [32], С.В. Мейена [33] и др.). Не освещая подробно эти проблемы далее, отметим, что идеи В.И. Вернадского и его сторонников представляются базовыми для направления «структурализма», о котором речь шла выше и которое ориентирует на изучение эволюционных процессов в экосистемах и биотических сообществах как *целостных единиц*, в рамках Геомериды и Биосферы. Однако оценка тех или иных идей мировоззренческого уровня с соответствующей серьезной аргументацией еще только обсуждается и будет дана, видимо, лишь в будущем.

В последнее время делаются попытки рассматривать биологический эволюционизм в русле принципов «универсального эволюционизма» [31]. Этот термин употребляется для обозначения общих законов и особенностей мирового эволюционного процесса, которые присущи всем процессам развития, независимо от их природы. Например, термин «отбор» часто ассоциируется с понятием Ч. Дарвина «естественный отбор», связанным с открытым им механизмом биологической эволюции. Но в мире вообще действуют принципы отбора, выделяющие из всех возможных состояний ограниченное количество допустимых. Отбор действует на всех уровнях – физическом (законы сохранения), химическом (реакционная способность вещества), биологическом (наследственность. изменчивость, естественный отбор) и даже социальном (смена общественно-экономических формаций).

И еще одно, что относится непосредственно к стратиграфии. Системный анализ позволяет с новых позиций подойти к трактовке стратиграфических подразделений – стратонов и их границ: *стратон* с этих позиций соответствует отложениям, сформировавшимся в период подвижно-равновесного состояния системы, а *границы* фиксируют события, обусловившие смену одного квазистабильного состояния системы другим. Эта смена, видимо, и фиксируется в изменении биосообществ стратиграфических горизонтов и комплексных зон, о которых речь шла выше.

Намеченная периодичность в смене бентосных сообществ кайнозоя Камчатки, позднего палеозоя Северо-Востока и других объектов может рассматриваться, видимо, на фоне более крупных природных процессов (возможно, с другой цикличностью). Но игнорировать *пульсационные преобразования* палеобиоты в масштабах отдельных экосистем было бы неправильным.

Конечно, многие вопросы затронутой проблемы (в том числе о периодичной смене ископаемых комплексов в разрезах) остаются не до конца освещенными. Например, даже вопрос о проявлении определенной *этапности* в развитии органического мира и ее масштабности понимается в разных аспектах. Так часто под этапностью понимаются значительные изменения в развитии органического мира в целом (например, мезозой считается временем абсолютного господства пресмыкающихся, а кайнозой – млекопитающих) [53]. С другой стороны, в литературе разбирается также этапность в смене таксонов в пределах какой-либо большой биотической группы (например, моллюсков или брахиопод) на всем протяжении ее существования. Прекрасным примером является сводная работа по моллюскам всего фанерозоя – палеозоя, мезозоя и кайнозоя – Л.А. Невесской [34, 35]. Вместе с тем в ряде случаев (как в данной заметке) описывается смена комплексов в разрезах конкретных районов, связанная с определенными этапами эволюции определенных экосистем. Этот случай является на общем фоне лишь одним из аспектов данной проблемы. Наконец, бывает, что этапность эволюции выявляется для отдельных таксонов – низкого или высокого ран-

га. В прошлом веке в литературе этому были посвящены многие публикации. Автор когда-то разбирал такую этапность при анализе моллюсков рода *Yoldia* в кайнозое – с выделением этапов его становления, расцвета и угасания [14].

Однако при всей неоднородности трактовок этапности в развитии биосферы все чаще в литературе делаются попытки выявить *биосферные ритмы* разного масштаба, отражающие направленность и периодичность эволюции биосферы. Частным выражением этого процесса могут считаться массовые вымирания биоты, которые происходили, видимо, с определенной периодичностью [58]. 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 [2]. Конечно, эти расчеты весьма интересны для представления общей картины эволюции биосферы. Но когда мы узнаем, что продолжительность глобальных биотических кризисов оценивается до 10–15 млн лет (они отражают упрощение структуры сообществ, сокращение биоразнообразия и проч.), то становится ясным – эти данные для детальных стратиграфических построений мало пригодны или недостаточны. Именно поэтому обращение к выявлению более мелкой периодичности смены биотических сообществ в разрезах древних толщ представляется одним из перспективных направлений дальнейших исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение хочется еще раз повторить, что палеонтологи имеют в своем распоряжении громадный банк данных по палеосообществам всего фанерозоя, которые характеризуют ценозоны (экозоны), комплексные зоны и горизонты стратиграфических схем. Целенаправленный синтез этих данных мог бы реально продвинуть проблему эволюции сообществ к ее освещению. Пришло время не просто изучать стратиграфическое положение отдельных видов, а восстанавливать ход и направление изменений экосистем с их биосообществами. Эта проблематика могла бы стать одним из приоритетных направлений палеонтологических исследований настоящего времени.

Из рассмотренного материала следует, что каждая экосистема прошлого имеет свою особую геологическую историю, но, рассматривая синтез этих данных, мы пытаемся рассмотреть изменения экосистем в едином биосферном процессе. И каждый раз мы задаемся вопросом: с чем связана этапность их развития – с саморазвитием биосообществ в сложившихся природных обстановках или с влиянием на Геомериду и Биосферу космических процессов, роль которых пока остается не вполне понятной, но, видимо, чрезвычайно важной [7, 39]. Возможно, мы недооцениваем (или, точнее, не умеем 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 палеоэкосистем и Биосферы в целом, с полным правом можно назвать «*биосферной*» [15], ибо, в конце концов, она занимается решением важнейшей общегеологической проблемы – выявлением естественной периодичности геологического развития Земли.

Идеи по биологической структуре и биогеоценологии современного и древнего Океана, в той или иной мере отраженные в замечательных обобщениях последних десятилетий океанологов [21 и др.], биологов [51] и палеонтологов [19, 33, 34, 35 и др.), в свете новых представлений о развитии палеосистем могут получить новое движение. Возможно, Российской Академии наук следовало бы организовать специальный проект по этой серьезной проблематике. Во всяком случае – палеонтологам пришло время изучать закономерности эволюции не только отдельных таксонов (видов), но и *сообществ*.

Работа выполнена по теме государственного задания № 0135-2018-0033 и частично при поддержке проекта РФФИ № 16-05-00199 и Программы № 17 Фундаментальных исследований Президиума РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенов Г.П. Причина времени. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 300 с.
2. Алексеев А.С. Массовые вымирания и их место в развитии биосферы // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука, 1989. С. 27–34.
3. Атлас фауны и флоры неогеновых отложений Дальнего Востока. Точилинский опорный разрез Западной Камчатки. М.: Наука, 1984. 335 с.
4. Беклемишев В.Н. Организм и сообщество: (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та, Пермь. 1928. С. 128–143. (Т. 1. Вып. 2–3).
5. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 3. С. 3–30.
6. Берг Л.А. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 388 с.
7. Бочкарев Н.Г., Гиндилис Л.М. Астробиология глазами астрономов // Палеонтология. Стратиграфия. Астробиология / К 80-летию А.Ю. Розанова. М.: ПИН РАН, 2016. С. 103–123.
8. Вернадский В.И. Биосфера. Л.: Гостехиздат, 1926. 147 с.
9. Вернадский В.И. Философские мысли натуралиста. М.: Наука, 1988. 520 с.

10. Вислобокова И.А. Макроэволюция как системный процесс развития жизни // Палеонтология. Стратиграфия. Астробиология / К 80-летию А.Ю. Розанова. М. ПИН РАН, 2016. С. 137–165.
11. 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.
12. Ганелин В.Г. Принципы конкуренции и кооперации в эволюции позднепалеозойских сообществ на Северо-Востоке Азии: Материалы LXII сессии Палеонтологического общества. СПб.: ВСЕГЕИ, 2016. С. 49–50.
13. Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 126 с.
14. Гладенков Ю.Б. Морской верхний кайнозой северных районов. М.: Наука, 1978. 194 с.
15. Гладенков Ю.Б. Биосферная стратиграфия (проблемы стратиграфии начала XXI века). М.: ГЕОС, 2004. 120 с.
16. Гладенков Ю.Б. Северотихоокеанская область в палеогене и неогене как пример полузамкнутой морской экосистемы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2015. Т. 23, № 4. С. 91–105.
17. Гладенков Ю.Б., Синельникова В.Н. Моллюски и климатические оптимумы миоцена Камчатки. М.: Наука, 1990. 174 с.
18. Гоманьков А.В. О причинах смены флористических комплексов в геологической летописи (на примере пермо-триасовых отложений Восточно-Европейской платформы) // Ископаемые растения в стратиграфии позднего палеозоя Ангариды и сопредельных территорий: Материалы коллоквиума (Москва, Главный ботанический сад РАН, 31 марта–3 апреля 2009 г.). М.: ГЕОС, 2009. С. 10-12.
19. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2003. 542 с.
20. Жирков И.А. Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2010. 453 с.
21. Зенкевич Л.А. Избранные труды. Т. 2. Биология океана. М.: Наука, 1977. 244 с.
22. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
23. Красилов В.А. Дискуссионные проблемы классификации и номенклатуры в экостратиграфии // Экосистемы в стратиграфии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 8–15.
24. Красилов В.А. Глобальные события как основа экостратиграфической корреляции // Теория и опыт экостратиграфии. Таллин: Изд-во Валгус, 1986. С. 19–24.
25. Крашенинников В.А. Зональная шкала кайнозоя континентов и океанов // Стратиграфия в исследованиях Геологического института АН СССР. М.: Наука, 1980. С. 162–207.
26. Крашенинников В.А., Басов И.А. Стратиграфия палеогеновых отложений Мирового океана и корреляция с разрезами на континентах. М.: Науч. мир, 2007. 313 с.
27. 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.
28. Кузнецов А.П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 272 с.
29. Кузнецов А.П., Осипова А.И., Геккер Р.Ф. Трофический облик донного населения Ферганского залива палеогенового моря Тетис и его изменения в связи со сменой палеоэкологической обстановки (палеоэкологические реконструкции по данным трофического анализа) // Экология донного населения шельфовой зоны. М., 1979. С. 78–87.
30. Кузнецов А.П. Экология донных сообществ Мирового океана. Трофическая структура морской донной фауны. М.: Наука, 1980. 244 с.
31. Леонов В.Е. Концепции современного естествознания. СПб.: ИГ Невский проспект, “Вектор”, 2007. 222 с.
32. Любищев А.А. Понятие номогенеза // Природа. 1973. № 10. С. 42–47.
33. Мейен С.В. О соотношении номогенетических и тихогенетических аспектов эволюции // Журн. общей биологии. 1974. Т. 35, № 3. С. 353–364.
34. Невесская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 503 с.
35. Невесская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 501 с.
36. Невесская Л.А., Курочкин Е.Н. История и состояние исследований в Палеонтологическом институте РАН (к 70-летию института) // Палеонтол. журн. 2000. № 5. С. 3–15.
37. Невесская Л.А. Пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризисы биоты: различие и сходство // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 2004. Вып. 6. С. 51–56.
38. Объяснительная записка к унифицированной региональной стратиграфической схеме неогеновых отложений южных районов европейской части России. М.: ПИН РАН, 2004. 83 с.
39. 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.
40. Попов С.В., Невесская 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.
41. Преображенский Б.В. Метафизика и метаморфозы естествознания. Владивосток: Изд-во Эмахо, 2010. 526 с.
42. Пригожин И.Р. От существующего к возникающему. Время и сложность в физических науках. М.: Наука, 1985. 328 с.
43. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
44. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 333 с.
45. Решения Рабочих Межведомственных региональных стратиграфических совещаний по палеогену и неогену восточных районов России – Камчатки, Корякского нагорья, Сахалина и Курильских островов. М.: ГЕОС, 1998. 147 с.
46. Соколов Б.С. Биосфера как биогеомерида и ее биотоп // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2010. Т. 18, № 3. С. 3–8.

47. Старынкевич К.Д. Строение жизни. Прага: POLITIKA, 1931. 50 с.
48. Степанов Д.Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований // Труды ВНИГРИ. Вып. 113. Л.: Гостоптехиздат, 1958. 180 с.
49. Стратиграфический кодекс России. Издание третье. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 96 с. (Межведомственный стратиграфический комитет).
50. Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. 1942. № 1–3. С. 5–17.
51. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
52. Чайковский Ю.В. Эволюция. М.: Центр системных исследований – ИИЕТ, 2003. 472 с.
53. Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 5–45.
54. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 179–198.
55. Berggren W.A., Kent D.V., Swisher C.C.III, Aubry M.-P. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy // Geochronology time scales and global stratigraphic correlation / Eds. W.A. Berggren, D.V. Kent, M.-P. Aubry, J. Hardenbol // SEPM Spec. Publ. 1995. N 54. P. 129–212.
56. Clements F.E., Shelford V.E. Bioecology. New York: J. Wiley & Sons, inc., 1939. 170 p.
57. Gleason H.A. The individualistic concept of plant association // Am. Midland Natur. 1939. V. 21. P. 92–110.
58. Sepkoski J.J., Jr. A compendium of fossil marine families // Milwaukee Public Museum Contribution in Biology and Geology.1982. N 51. P. 1–125.
59. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and term // Ecology. 1935. V. 16. P. 284–307.
60. Thorson, G. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Treatise on marine ecology and palaeoecology / Ed. J.W. Hedgpeth. Geol. Soc. Am. Mem. 1957. V. 67. P. 461–535.

Рекомендована к печати Л.И. Попеко

Yu.B. Gladenkov

Startigraphic horizons and problems of biotic communities' evolution of the marine ecosystems within Geomeridia and Biosphere

The change of paleocommunities in stratigraphic horizons and complex areas of the regional Phanerozoic sections reflects certain stages of organic evolution of separate ecosystems of Geomerida and Biosphere as a whole. Two concepts (continuance and structuralism) of the biota evolution in the ecosystems are considered. The importance of studying the replaacementof paleocommunities in geological time not only of individual species, but also of a biocommunity as a whole is emphasized.

Key words: **stratigraphic horizons, marine paleocommunities, paleoecosystems, Geomerida, Biosphere, stages of the paleobiota evolution.**