

# ГЕОЛОШКИ АНАЛИ БАЛКАНСКОГА ПОЛУОСТРВА

XLVI

Уредник  
МИЛОДРАГ АНЂЕЛКОВИЋ

---

# ANNALES GÉOLOGIQUES DE LA PÉNINSULE BALKANIQUE

Rédacteur  
MILODRAG ANĐELKOVIĆ

TOME XLVI

## ПАЛЕОНТОЛОГИЈА — PALÉONTOLOGIE

UDK 56:574.9

Оригинални научни рад  
Original Scientific Paper

### ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЈА, ЕЇ ОСНОВНЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ПРОБЛЕМИ

Владимир Петровић Макридин\*

Аутором выделяются два вида палеобиогеографических исследований, хорологическое (биогеографическое в более узком смысле) и экосистемное. В хорологическом, два направления: аэрологическое и фаунистично-флористическое. В изучении экосистем выделяются три направления: биофациальное климатическо-биогеографическое и изучение ландшафтов. Методика хорологического изучения, также как и изучение экосистем в биогеографии предметы „географической биологии“ или „биологической географии“. В последнее время вводят для этого отрасля науки и название „теоретическая биогеография“. Для каждого из выше упомянутых направлений автором дается нужное обоснование и подчеркнуто значение их применения в таксономии, биостратиграфии, геотектонике и палеогеографии.

Аутор издваја две врсте палеобиогеографског испитивања: хоролошко (биогеографско с. стр.) и екосистемно. Хоролошко испитивање има два усмерења, аеролошко и фаунистичко-флористичко. Екосистемно има три усмерења: биофацијално, климатолошко-биогеографско и изучавање предела. Методика хоролошког проучавања, као и проучавање екосистема у биогеографији, спада у „географску биологију или „биолошку географију“. У последње време за ову дисциплину предложен је и назив „теоријска биогеографија“. За сваку наведену врсту и усмерење аутор даје потребно образложење и истиче све већи значај палеобиогеографског проучавања и његове примене у таксономији, биостратиграфији, геотектоници и палеогеографији.

Биогеографија — наука о географическом распространении организмов и их сообществ, его причинах и закономерностях, структурно-функциональных и исторических особенностях живого покрова (биоты) Земли, тесно связанная со многими разделами биологии и физической географии. Обычно её подразделяют на два основных

---

\* Харьковский государственный университет имени А. М. Горького СССР.

отдела: фитогеографию и зоогеографию, различающиеся объектами исследований. Поскольку, однако, биогеография учитывает взаимодействие между разными таксономическими и экологическими группами как растительных, так и животных организмов и окружающей их средой и направлена на сравнительно-географическое исследование разнообразных экосистем, она по своей природе носит синтетический характер.

История биогеографии берет свое начало в глубокой древности (Наумов, 1969). Интерес же к географическому аспекту исследований органического мира геологического прошлого возник лишь в XIX веке, а формирование особой области знаний палеогеографии и завершается в наше время.

Под палеобиогеографией (или, по Флерову и др., 1974, эволюционной биогеографией) мы понимаем часть биогеографии в широком смысле, располагающуюся на стыке палеонтологии и палеогеографии и занимающуюся реконструкцией по ископаемым остаткам географического распространения растительных и животных организмов минувших геологических периодов, выяснением причин и закономерностей этих явлений. Следует заметить что в трактовке палеобиогеографии существуют и другие точки зрения, на которых, однако, в данной статье мы останавливаться не будем, сосредоточив внимание на направлениях и проблемах палеобиогеографических исследований.

Если вдуматься в приведенные выше формулировки био- и палеобиогеографии то становится очевидным, что главной их задачей оказывается выделение различных по своей природе и степени обоснованности подразделений — биохорий, в структуре и распределении которых отражаются закономерности географического распространения исследуемых растений (или) животных на данной территории или акватории. По существу, выделение биохорий в их соподчинении представляет собой био или палеобиогеографическое районирование любых пространств, вплоть до всей земной суши или Мирового океана. Вопрос о принципах и критериях выделения единиц палеобиогеографического районирования рассматривается во многих работах и вызывает дискуссии. Обобщенное его решение было предложено С. В. Мейеном (1976).

Анализ различаемых С. В. Мейеном 18 способов районирования приводит к представлению о существовании двух основных путей палеобиогеографических исследований: хронологического и экосистемного, каждый из которых, в свою очередь, объединяет несколько направлений.

В литературе часто упоминается еще один, т. наз. исторический путь исследований (историческая биогеография). Но его самостоятельность оказывается кажущейся. Следует согласиться с С. Д. Матвеевым (1971), что более правильно говорить об историческом методе исследований, который, диалектически входит в каждый из названных выше путей и объединяемых ими направлений и связывает их между собой. Такая постановка вопроса особенно актуальна для палеобиогеографии, где исторический поход, вне зависимости от особенностей того или иного направления исследований оказыва-

ется строго обязательным и приобретает характер одного из важнейших принципов.

Хорологический путь, — его можно еще назвать собственно биогеографическим, — сосредоточивает внимание на организмах и их биохориях, тогда как изучение внешней среды не находит непосредственного отражения в принципах этих исследований, хотя его результаты привлекаются для выяснения действовавших факторов эндемизма и истолкования построенных карт-схем. Хорологические исследования осуществляются в двух направлениях: ареалологическом и флористико-фаунистическом.

Ареалологическое направление состоит в изучении географических ареалов таксонов органического мира, то есть площадей земной поверхности или водных бассейнов, в пределах которых распространены данные виды, роды, семейства итд.

Методике исследований ареалов современных организмов посвящена довольно большая литература, позволяющая говорить о существовании учения об ареалах (Толмачев, 1962) или ареалологии.

К сожалению, даже самые основы ареалологии не нашли еще освещения в палеонтологической литературе, хотя они крайне важны для понимания краеугольных положений палеобиогеографии и самой сущности представлений о таксонах, поскольку ареал столь же характерен и специфичен для них, как и морфофизиологические особенности.

Наибольшее внимание привлекают ареалы видов, как основной систематической единицы, без которой невозможно изучение ареалов вышестоящих категорий.

Естественно, что палеобиогеография заимствует основные положения учения об ареалах у биогеографии, хотя специфический характер палеонтологических объектов вносит в них весьма существенные коррективы. Особенно важное значение для палеобиогеографической ареалологии имеют указания А. А. Борисьяка (1946, 1947), согласно которым ареал палеонтологического вида представляет собой не плоскую фигуру, а некое объемное тело, отображающее его пространственно — временное распространение, осложненное к тому же эволюционными изменениями.

Каждый вид (или таксон более высокого ранга) проходит в течение своего существования определенные фазы географического распространения (Дубатов, Спасский, 1973), изучение которых оказывается важной стороной ареалологических исследований, необходимой для выяснения истории самих таксонов.

Важным в изучении ареалов является картирование. Среди его приемов наиболее целесообразны два: точечный и контурный (Толмачев, 1962). Каждая карта-схема, построенная с помощью любого из этих приемов, отображает ареал на плоскости. Для получения же представлений об объемном ареале необходимо создавать серию таких карт-схем по последовательным срезам. При изучении полиморфных видов карты ареалов следует сочетать со схемами структуры этих видов, отражающими их дифференциацию на подвиды (Макридин, Кац, 1965, 1966).

Картирование ареалов родов и надродовых таксонов нуждается в применении других приемов (Макридин, Кац, 1966; Вахрамеев, Крымгольц, Месежников и др., 1972).

Палеонтологи издавна интересуются географическим распространением изучаемых ископаемых и постоянно включают эти данные в их описания. Но регистрация местонахождений все еще редко завершается картированием ареалов и последующим их анализом, хотя имеющиеся работы (Макридин, Кац, 1966; Месежников, Шульгина, 1975; и нек. др.) свидетельствуют о перспективности этого направления палеобиогеографических исследований. При этом нельзя, конечно, упустить из виду, что изучение географических ареалов на палеонтологическом материале представляет очень большие сложности. Нередко оказывается, что прямые методы фиксации ареалов не приводят непосредственно к желаемым результатам и должны быть дополнены косвенными (Флёров и др., 1974).

Обобщение результатов ареалологических исследований связано с использованием ареало-генетического принципа, предусматривающего; 1) выявление таксонов с близкими ареалами и анализ их филогенетических взаимоотношений, 2) оконтуривание коареалов — комплексов ряда относительно хорошо совпадающих ареалов (Hayden, Dolan, 1976), фиксируемых на картах-схемах как ареал-тип, т. е. некоторый реальный или абстрактный ареал, отображающий множество конкретных совпадающих ареалов таксонов, которые объединяются в один комплекс (Семенов, 1978); 3) переход от хорологических подразделений (коареалов и ареал-типов) к единицам биогеографических подразделений. С этой целью В. Н. Семенов (1978) ввел понятие  $\alpha$ ,  $\beta$  и т.д. — регион (район), понимая под ним территорию или акваторию неопределенного ранга, определяемую ареалом-типом. При этом индекс „ $\alpha$ “ указывает на видовой, „ $\beta$ “ — на родовой и т.д. уровни подразделений, принятые в данном исследовании.

Из сказанного следует, что каждый из упомянутых регионов (районов) характеризуется только ему свойственными эндемичными таксонами, совокупность которых играет роль биогеографического индикатора. Очевидно, что ареал вышестоящего таксона больше каждого из ареалов подчиненных таксонов и получает поэтому в схеме ареало-генетического районирования более высокий ранг.

Хотя номенклатура биохорий вызывает еще дискуссии, большинство специалистов пользуется иерархией, включающей царство, область, подобласть, и провинцию, а при наиболее детальных исследованиях также подпровинцию и округ.

Соотношения названных биохорий и таксонов-индикаторов, обычно выдерживаются при ареало-генетическом районировании мезозойских и кайнозойских морских бессейнов, приведены в наших работах (Макридин, 1973, 1974). Нельзя, однако, думать, что биогеографический ранг таксонов-индикаторов биохорий постоянно оставался неизменным. Наоборот, в процессе развития Земли и жизни на ней, несомненно, происходили перестройки в географической дифференциации органического мира, обуславливавшие опре-

деленные изменения таксономического состава индикаторов биохорий (Макридин, 1973, 1974; Липина, 1978).

Вопрос о соотношении ранга биохорий и ранга свойственных им таксонов весьма сложен и дискуссионен, т.к. в процессе совершенствования систематики ранг очень многих таксонов неоднократно пересматривается и имеет отчетливо выраженную тенденцию к повышению. Вместе с тем анализ критики ареало-генетического способа палеозоогеографического районирования (Мейен, 1968; Собоцкий, 1978, и др.) свидетельствует, что она относится, по сути, не к его основным принципам, а к многочисленным издержкам, являющимся следствием формального отношения к рангу используемых в построениях таксонов. Нельзя, однако, не признать, что весь круг затронутых выше вопросов составляет одну из наиболее актуальных проблем палеобиогеографии.

Ареалологическое направление, являясь, как и другие рассматриваемые ниже направления, самостоятельным, теснейшим образом сочетается и питает своими данными флористико-фаунистическое направление, соответствующее, таким образом, заключительному этапу хронологического пути палеобиогеографических исследований.

Флористико-фаунистическое направление, возникшее в биогеографии раньше других (Наумов, 1969), все чаще находит применение и в палеобиогеографии.

Каждая современная и ископаемая флора и фауна представляет собой весьма сложное, исторически сформировавшееся явление, составные элементы которого тесно взаимосвязаны друг с другом и окружающей средой. Поэтому их изучение предусматривает прежде всего выяснение систематического состава и биогеографической структуры, под которой понимают взаимосвязанную систему групп (ассоциаций, комплексов) видов и других таксонов, развивающихся в пределах данной территории или акватории различными путями. Естественно, что для характеристики флоры и (или) фауны и занимаемого её (ими) биохория наиболее важное значение приобретают региональные формы, возникшие более или менее одновременно и существующие (существовавшие) здесь автохтонно, в отличие от космополитных и викариантных форм, особенно тех, которые проникли позже, в том числе случайно из соседних райнов.

Исключительно важную роль в познании истории формирования флор, фаун и их биохорий играет генетический и экологический анализ объединяемых ими видов, родов и вышестоящих таксонов.

Кроме районирования по составу флор и (или) фаун может быть использован и другой способ — по степени значимости границ выделяемых биохорий, приводящий к существенно иным результатам.

Поскольку систематический состав каждой флоры и фауны обычно очень разнообразен, для объективной характеристики его качественных изменений, — как положительных, так и отрицательных, — имеющих место на рубежах смежных биохорий, большое значение приобретает статистический метод, заключающийся в применении разнообразных эмпирических формул (Cheetham, Hazel, 1969), составлении диаграмм, таблиц и т.п. Несомненно, что по мере накопления материала значение статистического метода и в

целом формализации и математизации палеобиогеографии будет возрастать (Мейен, 1976). При этом, однако следует обратить внимание на недопустимость механического пользования этими данными без анализа исторически сложившихся родственных отношений между видами сравниваемых флор и фаун.

Обоснование выделения биохорий составляет начало флористико-фаунистических исследований. Следующий, не менее сложный шаг состоит в определении их биогеографического ранга, иначе говоря в выяснении соотношения биохорий разных порядков в принятой иерархии и присвоении им соответствующих наименований — царство, область и т.д. Решение этого вопроса связано с сопоставлением всей суммы данных, характеризующих каждую из оконтуренных биохорий.

Приведенные общие положения не должны создавать ложного представления о возможности совершенно идентичного подхода к палеобиогеографическому изучению ископаемых растений и животных. Наоборот, возникшее еще во второй половине XVIII века деление биогеографии на фито — и зоогеографию, укоренилось позже и в палеобиогеографии, причем развитие этих отделов протекает и сейчас собственными путями. Вместе с тем в биогеографии всё отчетливее дает о себе знать тенденция к слиянию их в, по существу, совершенно новое направление исследований. Весьма вероятно, что это дает о себе знать и в палеобиогеографии, хотя здесь положение обстоит более сложно.

Гораздо более глубоким оказывается различие между биогеографией суши и моря, имеющее прямое отношение и к палеобиогеографии. Вследствие этого мы лишены возможности осуществлять районирование материковой суши и морских бассейнов на основании единого подхода (Зенкевич, 1951).

Исходя из особенностей морских организмов, биогеографические исследования литорали, батиали и других зон морей и океанов ведутся отдельно, причем их районирование, как правило, не может основываться на одновременном учете планктонных, nektonных и бентосных организмов, географическое распространение которых контролируется разными факторами. Естественно, что это нужно принимать во внимание при палеобиогеографических исследованиях, хотя палеонтологи все еще часто испытывают серьезные затруднения при определении принадлежности пород и содержащихся в них ископаемых остатков организмов к той или иной зоне моря.

Экосистемный путь, в отличие от хорологического, состоит в районировании распределения организмов в непосредственной связи с экологическими (палеоэкологическими) условиями их существования. Экосистемные исследования осуществляются в биофациальном, стоящем несколько особняком климатобиогеографическом и ландшафтно-географическом направлениях.

Биофациальное направление, являющееся в палеобиогеографии традиционным, состоит в изучении фациального распределения остатков организмов.

Основным подразделением, рассматриваемым при этих исследованиях, является „биофация“ („биологическая фация“). Сущность

этого понятия дискуссионна. С нашей точки зрения, ископаемая биофация представляет собой совокупность остатков организмов, приуроченную в пределах ограниченного района к осадочным породам определенного литологического состава, в сочетании которых запечатлена исторически сложившаяся и экологически неразрывная связь биотических и абиотических условий осадконакопления и существования рассматриваемого комплекса организмов. Несомненно прав В. А. Собоцкий (1978), подчеркнувший, что ископаемые биофации не отражают среду на синхронной поверхности того или иного участка Земли, а оказываются лишь приближенными их реконструкциями.

Методика биофациального анализа детально разработана Р. Ф. Геккером и его последователями. Она состоит в комплексных палеоэколого-литологических исследованиях целых бассейнов геологического прошлого (или их крупных частей), либо других палеогеографических регионов с охватом значительной части их геологической истории (Геккер, 1957). Характер и распределение биофаций в пространстве и времени испытывают более или менее частые изменения, поэтому одним из краеугольных положений этой методики является исторический подход к изучению разрезов пород, вмещающих окаменелости. Особенно большие сложности вызывают исследования континентальных и лагунных отложений, причем во многих случаях даже при тщательном изучении разрезов не удастся закартировать отдельные биофации и приходится ограничиваться фиксацией их комплексов. Поэтому вопрос о классификации и номенклатуре последних заслуживает особого внимания.

Климатобиогеографическое направление, располагающееся на рубеже био — и палеобиогеографии с климатологией (палеоклиматологией), предусматривает изучение географического распределения организмов в зависимости от климатических факторов.

Основным биохорием рассматриваемых исследований чаще всего считают „биогеографический пояс“, под которым понимают подразделение, флора, фауна и отложения которого указывают на принадлежность к определенной климатической зоне (Юферев, 1969, 1973).

Известно, что изменениями географической широты обусловлены наиболее общие, имеющие глобальные масштабы, изменения систематического состава растительных и животных организмов. Однако состав флор и фаун биогеографических поясов, положение и контрастность их границ не сохранялись постоянными, а претерпевали изменения, обусловленные эволюцией климата и органического мира, а также палеогеографической обстановки в целом. Поэтому исторический подход к палеоклиматобиогеографическим наблюдениям столь же важен, как и в ранее рассмотренных направлениях исследований.

Нельзя упускать из виду то, что реакция различных групп организмов на явления географической зональности была и остается сейчас неодинаковой. Наиболее чутко реагируют на него наземные флоры и фауны, в связи с чем на суше биогеографические пояса

выражены значительно более резко, чем в Мировом океане. В свою очередь, для прослеживания поясов в морских бассейнах особенно важными оказываются пелагические фауны, тогда как бентосные организмы более тесно связаны с эдафическими и другими фациальными факторами, а глубоководные — находятся вне непосредственного воздействия климатических изменений.

Если для существования наземных растений большое значение имеют все климатические факторы, то для морских организмов наиболее важным является температурный режим. Позвоночные организмы суши, хотя и испытывают влияние климата сильнее и разнообразнее морских, обладают в силу более высокой организованности способностью в той или иной степени избегать неблагоприятных воздействий климата (С и н и ц и н, 1967).

Итак, огромная роль климатических факторов в географическом распространении организмов и в целом эволюции на Земле бесспорна, что и определяет важность дальнейшей разработки данного направления.

Нельзя, однако, согласиться с предложением ряда специалистов (Ю ф е р е в, 1969; С а к с и др. 1971) рассматривать биогеографические пояса в качестве наиболее крупного палеобиогеографического подразделения вообще (М а к р и д и н, 1974; Л и п и н а, 1978). Если пояса представляют собой биохории, контролируемые климатом, то возникновение царств, областей и других подразделений хорологического районирования связано с выявлением не только климатических, но и многих других факторов (географических преград, конкуренции в борьбе за пространство и пищу, характера рельефа, глубины, солёности и газового режима бассейнов, действия течений и т. д.).

Мы полагаем, что дальнейшее развитие климатобиогеографического направления должно идти прежде всего своим путём в направлении выяснения или уточнения положения, характера и степени контрастности границ биогеографических поясов и их дифференциации на зоны, различные промежутки геологического времени и выяснения на этом основании общих закономерностей эволюции климата и его влияния на географическое распространение флор и фаун, а также отдельных таксонов. Это, безусловно, не исключает возможности использования полученных данных для решения вопросов, связанных с другими направлениями исследований, но вместе с тем позволяет избежать эклектического подхода в решении одного из узловых вопросов палеобиогеографического районирования.

Номенклатура климатобиогеографических подразделений нуждается в дальнейшем уточнении и детализации. С этой точки зрения представляет несомненный интерес работа В. Н. Семеновы (1977), предложившего новую широтно-зональную номенклатуру прибрежной морской биоты, вполне приложимую и в палеобиогеографии.

Л а н д ш а ф т н о - г е о г р а ф и ч е с к о е н а п р а в л е н и е р а с п о л а г а е т с я н а с т ы к е, с о д н о й с т о р о н ы, б и о и п а л е о б и о г р а ф и и и, с д р у г о й — с о о т в е т с т в е н н о ф и з и ч е с к о й г е о г р а ф и и и п а л е о г е о г р а ф и и. О н о п р е д у с м а т р и в а е т в ы я с н е н и е р а с п р о с т р а н е н и я о р г а н и з м о в п о

биогеоценозам (палеобиогеоценозам) и географическим (палеогеографическим) ландшафтам.

Если объектами биогеографических исследований являются современные ландшафты, доступные всесторонним наблюдениям, то палеобиогеография изучает лишь сохранившиеся в ископаемом состоянии фрагментарные, притом часто косвенные признаки, анализ которых позволяет воссоздавать общие черты ландшафтов геологического прошлого. В практическом осуществлении исследований палеоландшафтов важную роль обычно играют фактор геологического времени и степень вторичных изменений пород и содержащихся в них остатков организмов.

Методика рассматриваемого направления палеобиогеографического районирования очень многообразна и сложна и заметно превосходит в этом отношении другие, ранее рассмотренные направления (Ф л ё р о в и др., 1974).

Теоретически все организмы являются равноправными элементами ландшафта. Практически же значение разных групп для выявления палеогеографических ландшафтов не одинаково. Как правило, наиболее важную роль играют растения, наряду с которыми развивались наиболее тесно связанные с растительным покровом беспозвоночные. Из позвоночных животных для характеристики позднепалеозойских и мезозойских ландшафтов особенно интересны рептилии и амфибии, а кайнозойских — млекопитающие, среди которых жвачные, а также птицы. При этом нужно учитывать, „что образование ландшафтов и флор почти всегда предвляло развитие фаунистических комплексов, которые образовывались в новой, но уже ранее окончательно сформированной среде“ (Ф л ё р о в и др., 1974, с. 13).

Ландшафтно-географическое районирование широко используется в биогеографии суши и является здесь, пожалуй, ведущим. Изучение же ландшафтов дна Мирового океана делает только первые шаги. Примерно также обстоит дело и в палеобиогеографии, где известны только единичные попытки реконструкции палеоландшафтов морского мелководья и примыкающей к нему суши (Г о л ь б е р т и др., 1968).

Первым этапом экосистемных исследований в палеобиогеографии оказывается биофациальное направление. В дальнейшем оно вместе с климатобиогеографическим сочетается с ландшафтно-географическим направлением, учитывающим, как мы видели, весь круг биотических и абиотических факторов, определяющих характер природных ландшафтов геологического прошлого.

Климатобиогеографическое направление связано не только с экосистемными, но и с хорологическими исследованиями. Оно отбирает таксоны, флоры и фауны, приуроченные к определенным биогеографическим поясам и использует их для последующего разделения поясов на более дробные биохории. В свою очередь, хорологические направления учитывают влияние климата, на ряду с другими факторами, на формирование ареалов и различных регионов (районов) эндемизма.

Хорологические и экосистемные исследования отражают существующие в биогеографии магистральные пути развития, известные

под наименованием географической биологии и биологической географии, дискуссия между которыми способствует прогрессу этой науки уже около 200 лет. Лишь в последнее время названные пути все чаще рассматривают не как самостоятельные, а в качестве этапов разработки общей проблемы и объединяют в теоретическую биогеографию, задачи которой состоят в изучении распространения растений, животных и их сообществ на фоне геологической среды, подходя к этому с разных позиций (Матвеев, 1971). По всей видимости, в этом же направлении будет развиваться и палеобиогеография, роль которой в решении проблем систематики, биостратиграфии, геотектоники, палеогеографии и некоторых других наук неуклонно возрастает.

Получено 28. X 1981.

#### ЛИТЕРАТУРА — BIBLIOGRAPHIE

1. Борисьяк А. А. — Проблема филогенеза в палеонтологии. Изв. АН СССР, сер. биол., 1946, № 6.
2. Борисьяк А. А. — Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М. — Л., изд. АН СССР, 1947.
3. Вахрамеев В. А., Крымгольц Г. Я., Месежников М. С., Сакс В. Н., Шульгина Н. И. — К методике составления палеобиогеографических карт. В сб. „Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири“. Тр. Ин-та геол. и геофиз. Сиб. отд. АН СССР, вып. III, 1972.
4. Геккер Р. Ф. — Введение в палеоэкологию. М., Госгеолтехиздат, 1957.
5. Гольберт А. В., Маркова Л. Г., Полякова И. Д., Сакс В. Н., Телсенко Ю. В. — Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу на палеогене. М., „Наука“, 1968.
6. Зенкевич Л. А. — Некоторые проблемы биогеографии моря как части общей географии. Вопр. геогр., 1951, вып. 24.
7. Дубатовол В. Н., Спасский Н. Я. — О принципах палеобиогеографического районирования морей. Тр. Ин-та геол. и геофиз. Сиб. отд. АН СССР, 169, 1973.
8. Липина О. А. — Некоторые принципы и методы палеобиогеографического районирования. В сб. „Вопросы палеобиогеографии“. Уфа, изд. БФ АН СССР, 1978.
9. Макридин В. П. — Принципы выделения и номенклатура подразделений палеозоогеографического районирования морских бассейнов. Палеонтол. ж., 1973, № 2.
10. Макридин В. П. — Основы учения о палеозоогеографическом районировании морских бассейнов. Зап. Српског геолошког друштва за 1973. годину. Белград, 1974.
11. Макридин В. П., Кац Ю. И. — Некоторые вопросы методики палеобиогеографических исследований. В сб. „Организм и среда в геологическом прошлом“. М., „Наука“, 1966.
12. Матвеев С. Д. — Биогеографическое районирование, его этапы и критерии. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 5, 1971.
13. Мейен С. В. — Принципы палеобиогеографического районирования. В сб. „Междунар. геол. конгресс. XXV сессия. Докл. сов. геологов. Палеонтология. Мор. геология“. М., „Наука“, 1976.
14. Месежников М. С., Шульгина Н. И. — К экологии позднерюрских и неокомских березальных аммонитов. В сб. „Палеобиогеология донных

- беспозвоночных прибрежных зон моря". сб. 4. Владивосток, Ин-т биол. моря ДВНЦ АН СССР, 1975.
15. Наумов Г. В. — Краткая история биогеографии. М., „Наука“, 1969.
  16. Сакс В. Н., Басов В. А., Дагис А. А., Дагис А. С., Захаров В. А., Иванова Е. Ф., Меледина С. В., Месежников М. С., Нальняева Т. И., Шульгина Н. И. — Палеозоогеография морей борейального пояса в юре и неокоме. В кн. „Проблемы общей и региональной геологии“. Новосибирск, „Наука“, 1971.
  17. Семенов В. Н. — Биогеография широтно-зональная номенклатура прибрежной морской биоты. Океанология. т. ХУП, вып. I, 1977.
  18. Семенов В. Н. — Хорология бентоса южноамериканского шельфа в зависимости от распределения прибрежных водных масс. Океанология, т. ХУШ, вып. I, 1978.
  19. Синицин В. М. — Введение в палеоклиматологию. Л., „Недра“, 1967.
  20. Собоцкий В. А. — Донные сообщества и биогеография позднемеловых платформенных морей Юго-Запада СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 166. М., „Наука“, 1978.
  21. Толмачев А. И. — Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Л., изд. ЛГУ, 1962.
  22. Флеров К. К., Беляева Е. И., Яновская Н. М., Гуреев А. А., Новодворская И. М., Корнилова В. С., Шевырева Н. С., Курочкин Е. Н., Жеризин В. В., Чхиквадзе В. М., Мартинсон Г. Г., Толстикова Н. В., Чапалыга А. Л., Фотьянова Л. И. — Зоогеография палеогена Азии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 146. М., „Наука“, 1974.
  23. Юферев О. В. — Палеобиогеографические пояса и подразделения ярусной шкалы. Изв. АН СССР, сер. геол., 1969, № 5.
  24. Юферев О. В. — Карбон Сибирского биогеографического пояса. Новосибирск, „Наука“, 1973.
  25. Cheethman A. H., Hazel J. F. — Binary (presence-absence) similarity coefficients. J. Paleontol., 1969, v. 43, N5.
  26. Hayden B. P., Dolan R. — Coastal marine fauna and marine climates of Americas. J. Biogeogr., 3, N1, 1976.

## Резиме

### Палеобиогеографија, задаци и проблеми

Владимир Петрович Макридин\*

Заједнички задатак биогеографије и палеобиогеографије представља издвајање биохорија, тј. био- и палеобиогеографско издвајање и ограничавање мањих и већих регија са животињским или биљним светом карактеристичним само за издвојену област (регију).

Интерес за географски аспект испитивања органског света јавно се крајем XIX века. Међутим, коначно формирање палеобиогеографије као научне дисциплине припада савременом добу. По аутору овог прилога Палеобиогеографија (или „еволуциона биогеографија“, по Флерову, и др., 1974) представља део биогеографије у ширем смислу, граничну област између палеонтологије и палеогеографије,

\* Универзитет „А. М. Горки“, Харков, СССР.

која на основу фосила врши реконструкцију географског распрострањења биљног и животињског света из геолошке прошлости, и тумачи узроке и законитости ове појаве.

Постоји две врсте палеобиогеографског испитивања: *А.-хоролошко* (путем хорологије) и *Б.-палеоеколошко* (путем анализе екосистема).

*А. Хоролошки* начин испитивања (или биогеографски у ужем смислу) има два усмерења: *ареолошко* испитивање и *фаунистичко-флористичко* испитивање.

1. *Ареолошко* усмерење бави се издвајањем ареала појединих већих или мањих таксона организама. Највећу пажњу привлаче ареали распрострањења врсте без којих није могуће тумачити ареале распрострањења виших таксона.

Ареали у палеобиогеографији имају нешто друкчији облик и садржај него у биогеографији, јер садрже у себи и „димензију“ геолошког времена („тродимензионални ареали“, прим. преводиоца П. С.). Ограничавање ареала врши се путем *ареолошког* картирања (граница ареала представља се тачкама или пуном линијом). *Картирање* ареала родова је нешто друкчије него *картирање* врста.

Процес *картирања* ареала таксона не завршава се простом регистрацијом налазишта. Код свођења резултата при издвајању ареала потребно је применити и генетски принцип, уочавати везу издвојеног ареала са суседним ареалом, *оконтурити* и *коареале*, *ареале* других таксона који се просторно подудару са издвојеним, и др.

Ареал вишег од врсте таксона (рода, фамилије, и др.) по правилу је већих размера од ареала врсте, *подврсте*.

У номенклатури *биохорија* уведена је следећа „хиерархија“: царство, област, надобласт, провинција, подпровинција, округ, али је питање поделе на ове категорије још увек предмет дискусије. Однос између таксона и наведених категорија *биохорија* је сложен, јер многи таксони после њихове ревизије мењају ранг, прелазећи обично у виши ранг: *врста* у *род*, *род* у *фамилију*, и др.

2. *Фаунистичко-флористичко* усмерење старијег је датума. Највећи значај имају облици живог света који су регионално ограничени, тј. аутохтони облици постали приближно у исто време; *космополити* и *случајни имигранти* су од мањег значаја.

Код примене ове методе неопходна је детаљна генетска и еколошка анализа *врста*, *родова*, и др. уз примену статистичке методе. После детаљног *флористичко-фаунистичког* испитивања потребно је утврдити *биогеографски ранг* (категорију), тј. разјаснити односе међу различитим *биохоријама* (царство, област, и др.).

У методолошком погледу постоје разлике код проучавања *биљака* и *животиња*. Због тога се *биогеографија* и *дели* на *фито-и зоогеографију*. Адекватно томе дели се и *палеогеографија* на *палеофитогеографију* и *палеозоогеографију*.

*Палеогеографско* *зонирање* у области некадашњег мора и копна не може се вршити на исти начин (Зенкевич, 1951). У првом случају

не може се истовремено користити као полазна основа планктон, нектон и бентос. Сем тога, морају се посебно картирати литорална област, неритикум, батијал, итд.

**Б. Истраживање екосистема** (палеоеколошки приступ). Овај приступ има три усмерења, биофацијално, климатобиогеографско и регионално-геоморфолошко (палеогеографско).

1. **Биофацијално усмерење.** Истраживање се врши путем анализе биофација. По аутору, биофација обухвата све фосилне организме у некој седиментној стени одређеног састава једног дела копна или мора. Преко биофације могу се открити сви биотички и абиотички фактори у басену приликом седиментације као и организми који насељавају животну средину. Методику биофацијалне анализе детаљно је разрадио Р. Ф. Гекер са сарадницима. У ствари кроз то се врши палеоеколошко-литолошко испитивање неког басена. То је историјско-геолошки приступ проучавању појединих профила. Примена методе биофацијалне анализе налази на тешкоће код континенталних и лагунских наслага.

2. **Климатолошко-биогеографско усмерење,** — метода на граници палеобиогеографије и палеоклиматологије којом се открива географски распоред организама који је условљен климом. Основни „биофор у овом случају представља „биогеографски појас“ настао као резултат климатског утицаја. Састав биогеографског појаса и његове границе непрестано се мењају под утицајем промена климе и органског света. Најосетљивији организми на промену климе, односно биогеографског појаса, су копнена флора и фауна. У мору најосетљивији на климу су пелашки облици, али самим тим и најподеснији при издвајању биогеографских појасева (провинција), док су организми на дну више зависни од едафског фактора. Међу абиотичким факторима у мору велики значај има и температура.

Климатолошко-биогеографско истраживање треба да допринесе пре свега детаљнијем утврђивању граница неког „биогеографског појаса“ (провинције). Питање назива (номенклатуре) мањих и већих климато-биогеографских одељака захтева детаљнију обраду. У том погледу истиче се рад В. Н. Семенова (1977).

3. **Регионално геоморфолошко-палеогеографско усмерење** (изучавање предела). Ова метода истраживања бави се изучавањем распрострањења организама на основу палеобиогеоценоза и палеорелефа. Ова метода истраживања, с обзиром да је у питању копно, веома је сложена. Теоријски узето сви су организми у неком пределу на копну равноправни чланови. Међутим, сви организми нису подједнако подесни за откривање палеорелефа, одн. реконструкцију некадашњег предела. Најважнију улогу по правилу има вегетација и с њом удружени бескичмењаци, тек потом кичмењаци копна. Запажено је да током геолошке историје неки предео с новим квалитетом флоре увек претходи развоју нове копнене фауне, пре свега сисара.

Примена геоморфолошко-палеогеографске методе при реконструкцији „предела“ на морском дну дала је тек почетне резултате.

\*  
\*   \*  
\*

Методика изучавања хорологије и екосистема (описаних под „А“ и „Б“ у биогеографији припада „географској биологији“ или „биолошкој географији“, односно посебној дисциплини *теоријској биогеографији*, како је предложено у последње време. Задатак је ове дисциплине, по С. Д. Матвејеву (1971), да проучава под различитим углом распрострањење биљака, животиња и њихових заједница узимајући при том у обзир геолошку подлогу и њене особине. По свему судећи тако ће се развијати и палеобиогеографија чији је удео при решавању проблема таксономије, биостратиграфије, геотектонике, палеогеографије и др. све већи („Макрићин“, *ibi*).

(П. Ст.)

---