АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

Выпуск 517

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Ответственные редакторы
д-р геол.-мин. наук К. В. Боголепов,
д-р геол.-мин. наук М. А. Жарков

(Отдельный оттиск)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск·1981

Teilhard de Chardin P. Geobiologie et «Geobiologia».— Geobiologia, Peking, 1943, v. 1, p. 1—5.
Walther J. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. T. 1—3. Jena, 1893—1894. 1055 S.
Walther J. Allgemeine Paleontologie. T. 1—3. Berlin, 1919.
Walther J. Mediterranis. Geobiologische Untersuchungen über Gestaltung und Besiedlung des mediterranen Lebensraumes.— Petermanns geogr. Mitt., 1936.

В. А. ЗАХАРОВ

ЭВОЛЮЦИЯ МОРСКИХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ: СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПРИЗНАКОВ

ВВЕДЕНИЕ

В палеоэкологии обычно постулируется, что отношения между организмами и средой в прошлом контролировались теми же законами, что и ныне. Это положение нашло наиболее яркое воплощение в работах, посвященных адаптивной стратегии крупных таксонов, морфофилогенез которых рассматривался в связи с изменениями абиотических факторов среды. Значительно меньше внимания в эволюционной палеоэкологии уделялось эволюции сообществ (=биоценозов) как группировок видов, связанных при жизни.

В настоящее время, судя по все возрастающему числу публикаций палеобиоценозы находятся в центре внимания исследователей. Особенно интенсивно изучаются морские донные сообщества геологического прошлого. Это и не удивительно. Остатки бентоса являются основным объектом изучения в докембрии и кембрии, к ним относится подавляющее большинство морских беспозвоночных из описанных в палеозое и большая часть в мезокайнозое. Известно, что биота прошлого лишь частично сохранилась в ископаемом состоянии. При этом в ориктоценозах фанерозоя среди остатков раковинных видов и видов с твердым скелетом преобладают представители бентоса. Однако донные сообщества привлекают палеонтологов не только своим таксономическим разнообразием, но и возможностью их биотического анализа. Дело в том, что место жизни и место захоронения бентосных организмов нередко совпадают и их скопления представляют, таким образом, остатки палеобиоценозов. Несмотря на утрату многих характеристик*, палеобиоценоз сохраняет часть важных сведений об исходном биотическом сообществе: его таксономической структуре (видовом разнообразии, доминировании, выровненности), трофической структуре (способу питания, уровням питания) и функциональных особенностях (свидетельства конкуренции, комменсализма, паразитизма, хищничества, мутуализма), результатах *r*-отбора и *k*-отбора, специализации по нишам, жизненных циклах (устойчивости во времени).

Далее, изучение особенностей распространения донных сообществ в пределах единых палеобассейнов показало, что одновозрастные палеобиоценозы распределяются закономерно: в бассейнах геологического прошлого, как и в современных, они были дифференцированы по биономическим зонам, причем каждой биономической зоне были свойственны свои, специфические сообщества.

Наблюдения над последовательностью донных сообществ в непрерывных в седиментационном отношении геологических разрезах выявили

---

* В современных морских мелководных сообществах только 30% видов имеют твердый скелет и способны сохраниться в ископаемом состоянии [Johnson, 1964].

еще одну фундаментальную особенность палеобиоценозов: их экологические сукцессии, столь характерные для развивающихся современных экосистем.

СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ МОРСКИХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ В ВЕНДЕ

Древнейшими бентосными организмами следует считать синезеленые водоросли и бактерии — создателей строматолитов, первое появление которых установлено в доломитах Малмана (Южная Африка) с возрастом 2,3 млрд. лет [Cloud, Morrison, 1979].

Обладали ли примитивные сообщества структурностью? Этому пока нет доказательств. Однако не лишены оснований соображения о том, что среди древнейших прокариот и эукариот имелись не только продуценты (фотосинтезирующие аутотрофы), но и консументы (гетеротрофы), осуществлявшие утилизацию органического вещества [Hedgpeth, 1964; Simpson, 1969].

Донная биота в венде была уже достаточно структурирована (табл. 1). Об этом можно судить на основании экологического анализа беспозвоночных, определенных по отпечаткам и хитиноидным остаткам, и по следам жизнедеятельности [Глесснер, 1963; Томмотский ярус..., 1969; Соколов, 1972, 1977; Келлер и др., 1974; Палий и др., 1979; Федонкин, 1979, 1980а, б; Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Pflug, 1972]. Поражает таксономическое разнообразие вендских метазоа, насчитывающих, возможно, не менее 30 родов из более десятка классов. Отсутствие количественных данных по отдельным таксонам не позволяет выявить доминантов и оценить выровненность таксономической структуры. В пределах вендской биоты в целом доминировали, видимо, пелагические организмы [Соколов, 1976], а среди бентоса — эпифаунные. Анализ следов жизни показал, что среди бентоса были неглубоко и, возможно, временно погружавшиеся в мягкий осадок беспозвоночные [Федонкин, 1980а], но пока не найдены бесспорно инфаунные группы. Донные вендские метазоа были хорошо дифференцированы по способам и уровням питания. Вероятно, преобладали сестонофаги (седиментаторы и менее многочисленные фильтраторы) высокого трофического уровня, к которым относились сессильные кишечнополостные, погонофоры (сабеллидиты), петалонамы, аннелиды (тубулярные седентарии), крибрициаты и, возможно, губки. Сестонофаги низкого трофического уровня, питавшиеся непосредственно над дном, с достоверностью не установлены. К этой группе принадлежали, по крайней мере на ранних стадиях своего развития, гидроидные, сцифозои (сцифомедузы и конуляты), протомедузы, а также животные неизвестного систематического положения, оставившие неглубокие вертикальные следы (жилища трубкожилов?).

Детритофаги, селективно отбиравшие частицы органического материала на границах осадок — вода (собиратели высокого трофического уровня), с определенностью не выявлены. Ими могли быть моллюски, присутствие которых предполагается на основании анализа следов ползания [Соколов, 1976], и, возможно, некоторые трилобитоморфы, хотя бо́льшая часть последних наряду с илоедами — животными неясного систематического положения, разнообразные следы жизнедеятельности которых особенно широко распространены в верхней части венда, составляют другую группу детритофаг, безвыборочно заглатывавших грунт как с поверхности, так и несколько ниже границы осадок — вода (глотальщики низкого трофического уровня). Глубоко погружавшиеся животные, вероятно, отсутствовали [Федонкин, 1980а].

До настоящего времени остается открытым вопрос о возможном разнообразии вендских редуцентов. Высокий уровень экологической диф-

Таблица 1

Трофическая классификация донных вендских метазоа

Группа организмов	Сестонофаги				Детритофаги				Хищники		Мусорщики		Паразиты
	седиментаторы		фильтраторы		глотальщики		собиратели		надонные	подонные	надонные	подонные	
	низкие	высокие	низкие	высокие	низкие	глубокие	низкие	высокие					
?Альционарии (*Pteridinium Rangea, Charnia*)		×											
Гидроидные, сцифоидные и протомедузы (в стадии полипа)		×											
Конуляты сессильные (*Conomedusites*)		×											
?Погонофоры (сабеллидиты)		×											
Петалонамы (?*Baikalina*)		×											
Аннелиды (?полихеты и ?сипункулиды)													
а) сессильные (*Platysolenites*; *Planolites*)		×											
б) вагильные (*Harlandiella, Spriggina, Onega*)					×								
?Губки				×									
Крибрициаты				?×									
Артроподы (*Praecambridium, Vendia, Vendomia*)					×		?×						
?Моллюски [по следам ползания)								×					
Плоские черви (*Dickinsonia, Palaeoplatoda*)									?×				
?Немертины									?×				
Гребневики (*Tribrachidium*)									?×				

ференциации вендской биоты позволяет с уверенностью предполагать наличие в ее составе хищников и мусорщиков (падалеядов и сапрофитов), активными хищниками могли быть низшие черви: плоские (турбеллярии), вагильные полихеты и немертины [Hedgpeth, 1964], а также предки гребневиков. Присутствие первых (диккинсония) и последних (трибрахидиум) предполагается в составе фауны Эдиакары, но немертины в ископаемом состоянии пока не найдены. Следует иметь в виду, что трофическая классификация плоских червей осуществима лишь на уровне более низких таксонов, чем подтип. Многие современные морские плоские черви (класс трематод) ведут паразитический образ жизни [Догель, 1975].

Хорошая сохранность в породах венда целых экземпляров мягкотелых метазоа может быть объяснена отсутствием крупных падалеядов, неспособных к дезинтеграции тканей, а уничтожавших их in situ. Вполне возможно, что наиболее активными редуцентами тканей метазоа в танатоценозах были бактерии и одноклеточные кариотические организмы.

Для объяснения некоторых скоплений отпечатков и следов вендских метазоа в таких местонахождениях, как Эдиакара (Южная Австралия), Нама (Юго-Западная Африка), Чарнивта (Великобритания), Подолия и Зимний берег Белого моря (Русская равнина), правомочно привлечь аналогичные прецеденты захоронения и сохранения мягкотелых и тканей скелетных животных в более поздние геологические времена, например в раннеюрских (тоарских) лагунах Гольцмадена и позднеюрских (титонских) лагунах Золенгофена (ФРГ).

При обсуждении функциональных особенностей донных биоценозов венда исследователь попадает целиком в область предположений и допущений. Даже мутуализм синезеленых и бактерий допускается не путем прямой фиксации остатков симбионтов, а по аналогии с их ассоциациями на современных строматолитах.

Наши догадки относительно таких взаимоотношений, как хищничество, паразитизм и комменсализм, как будто бы не лишены оснований, поскольку многие установленные в докембрии группы беспозвоночных в более поздних фанерозойских и современных морях находятся в разнообразных функциональных отношениях с другими группами. Правомерно также предположить, что значительная структурированность сообществ бентоса и специализация групп по нишам были достигнуты под влиянием отбора на фоне конкуренции экологически близких таксонов. Однако следы этих явлений еще должны быть вскрыты в ориктоценозах венда путем специальных тафономических наблюдений и экологического анализа реальных биоценозов.

Предстоит также выяснить пространственно-временную дифференциацию вендских и более ранних донных сообществ по биономическим зонам и их сукцессии во времени. Положительные результаты в этом направлении прямо связаны с реконструкцией палеогеографических обстановок и тектонического режима конкретных участков палеобассейнов.

РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ В ФАНЕРОЗОЕ

Сравнение трофической структуры вендских и начально-раннекембрийских (томмотских) донных сообществ не дает оснований для заключения о каких-либо существенных ее перестройках (табл. 2). В пределах сообществ сохранились способы питания сестонофагов и детритофагов. В томмотском ярусе, так же как и в венде, не встречены остатки бесспорных хищников. Можно лишь предполагать, что их функции выполняли перешедшие из венда гипотетические немертины и, возможно, гастроподы, которым приписываются следы сверлений на раковинах беззамковых брахиопод [Шельман, 1977].

Появление питателей (глотальщиков?) глубокого погружения (ниже поверхности раздела осадок — вода) — важное событие в дифференциации бентоса по уровням питания. Однако свободны от фильтраторов низкие уровни, и по-прежнему слабо эксплуатируются поддонные осадки собирателями. Значительные изменения произошли в таксономической структуре за счет резкого возрастания таксономического разнообразия: в томмотском веке появляются многие типы беспозвоночных, неизвестные в венде [Журавлева и др., 1979]. Однако даже этот, как будто объективно фиксируемый таксономический взрыв не представляется столь уж очевидным фактом, если допустить, что обнаруженные в томмотском ярусе типы беспозвоночных «существовали в венде, но были представлены бесскелетными формами или формами со слабо минерализованными покровами» [Соколов, 1976]. «Проявление» остатков этих групп в слоях нижнего кембрия могло быть результатом перестройки механизмов минерализации покровных тканей морских беспозвоночных кембрия [Соколов, 1972; Барсков, 1975].

При любом допущении этап становления основных стволов органического мира охватывает не менее 150—200 млн. лет (венд—ранний кембрий) [Журавлева и др., 1979]. Одновременно происходила быстрая диверсификация более низких таксонов. В интервале венда — раннего кембрия, по данным Д. Сепкоски [Sepkoski, 1979], число отрядов и семейств возрастало экспоненциально. Существуют разные представления отно-

Таблица 2

Трофическая классификация донных раннекембрийских (томмотских) метазоа

Группа организмов	Сестонофаги				Детритофаги				Хищники		Мусорщики		Паразиты
	седиментаторы		фильтраторы		глотальщики		собиратели		надонные	подонные	надонные	подонные	
	низкие	высокие	низкие	высокие	низкие	глубокие	низкие	высокие					
Гидроидные и сифоидные (*Dactyloides*) (в стадии полипа)	×	×											
?Погонофоры (сабеллидиты)		×											
Губки				×									
Гидроконозоа		×											
Археоциаты				×									
Крибрициаты				×									
Радиоциаты				×									
Брахиоподы (беззамковые)				×									
Хиолиты								?×					
Гастроподы							?×		?×				
Моноплакофоры								?×					
Конодонтоморфа								?×					
Аннелиды (сипункулиды и полихеты по следам жизни)													
а) сессильные	×	×											
б) вагильные					×	×							
Колеолиды								?×					
Томмотиды								?×					
Суннагинии								?×					
?Немертины									?×				
Плоские черви									?×				
Анабаритиды (Cambrotubulus, Tiksitheca, Angustiochrea)													
Хиолительминты								?×					

сительно динамики изменения числа видов в фанерозое. Однако каждая из предложенных моделей предусматривает рост видового богатства с начала раннего палеозоя [Bambach, 1977]. Резкое возрастание таксономического разнообразия беспозвоночных не могло не отразиться на структуре донных сообществ.

В течение раннего кембрия различные группы освоили все способы и уровни питания. Наиболее интенсивно эксплуатировались, вероятно, два уровня: водная масса на границе осадок — вода и участок осадка, непосредственно примыкающий к границе. С самого начала кембрия различные группы организмов освоили питание способом фильтрации в толще воды, а затем на границе осадок — вода. На этих же уровнях в кембрии, как и в венде, добывали себе пищу многочисленные седиментаторы — осаждальщики. Уровни осадок — вода и непосредственно под этой границей были освоены беспозвоночными (собирателями и глотальщиками) очень рано. В современных морях на этих уровнях достигается наиболее высокая концентрация органического материала: бентосной эпифауны, флоры, скоплений мертвых организмов и органического детрита [Walker, Bambach, 1974] (рис. 1). Представляется, что именно на этом интервале полностью или отчасти кормились известные из томмотского века группы неясного систематического положения: хиолиты, анабаритиды, колеолиды, томмотииды, суннагинии и, вероятно, конодонтоморфы. Пока еще

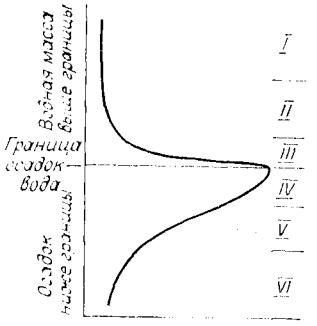

Рис. 1. Распределение пищевых ресурсов относительно границы осадок — вода в современных морях. Кривая показывает относительное количество органического материала на разных уровнях (по [Walker, Bambach, 1974]).

I — пищевые ресурсы водной толщи; растворенные и коллоидальные органические молекулы, суспензионные частицы, плавающие и парящие организмы. Органическая концентрация ниже, чем на границе осадок — вода, но в единицу времени проходят большие объемы материала. II — вода непосредственно выше границы осадок — вода: обогащение взвешенными частицами материала. III — граница осадок — вода: высокая концентрация органического материала. Сосредоточие бентосной эпифауны и всей бентосной флоры. Отложение мертвых организмов и органического детрита. IV — высокая концентрация питательного органического материала в осадке до глубины 5 см от границы осадок — вода. Все категории пищи за исключением живых растений. V — уменьшение органической составляющей с глубиной в результате бактериального разложения. Аэробные бактерии уменьшаются, а анаэробные увеличиваются с глубиной. VI — на глубине бактериальная активность уменьшается (присутствует по крайней мере до глубины 75 см). Органический материал стойкий, нет пищевых ресурсов.

неизвестны организмы — безвыборочные глотальщики, питавшиеся глубоко под дном раннекембрийских морей. Судя по следам жизнедеятельности, такие животные (вагильные полихеты?) были [Федонкин, 1980а].

К сожалению, в литературе нет анализа структуры конкретных раннекембрийских биоценозов, что неизбежно понижает ценность изложенных выше обобщений и не позволяет с достоверностью судить о таксономической структуре донных сообществ, особенно о такой важной их характеристике, как степень доминирования.

Таким образом, становление известных ныне основных структурных признаков донных сообществ морских беспозвоночных произошло к середине кембрия. Возникшие в более позднее время группы бентосных организмов выполняли в биоценозах те же функции, что и их вендские и кембрийские предшественники. Представляется, что селективное преимущество имели те группы, у которых в ходе эволюции таксономическая диверсификация сопровождалась трофической дифференциацией. К таким группам могут быть отнесены двустворчатые моллюски, гастроподы, вагильные иглокожие, ракообразные. Например, среди двустворок имеются сестонофаги (фильтраторы) низкого и высокого уровня, детритофаги (собиратели) низкого и высокого уровня. Еще разнообразнее способы питания и характер пищи у гастропод, среди которых имеются сестонофаги-фильтраторы и седиментаторы низкого и высокого уровня, вегетарианцы, детритофаги низкого и высокого уровня, хищники, трупоеды и паразиты [Справочник по экологии, 1966, 1968]. Наоборот, вымершие или существенно сократившиеся в ходе эволюции группы организмов, такие как археоциаты, кораллы, мшанки, брахиоподы, сессильные иглокожие, характеризуются лишь одним способом питания.

СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Конкуренция является одной из фундаментальных особенностей развивающегося сообщества. Этот тип взаимоотношений между организмами в значительной мере обеспечивает эволюционный процесс. Возможно, что на ранних этапах становления сообществ отбор осуществлялся за счет преимущественного давления абиотических факторов среды (r — отбор). Но эффективность его явно повышалась в условиях конкуренции (k — отбор).

Резонно предполагать конкуренцию по линии питания и за места обитания в донных сообществах морских организмов венда, например, среди сестонофагов высокого уровня. Однако отсутствие специальных исследо-

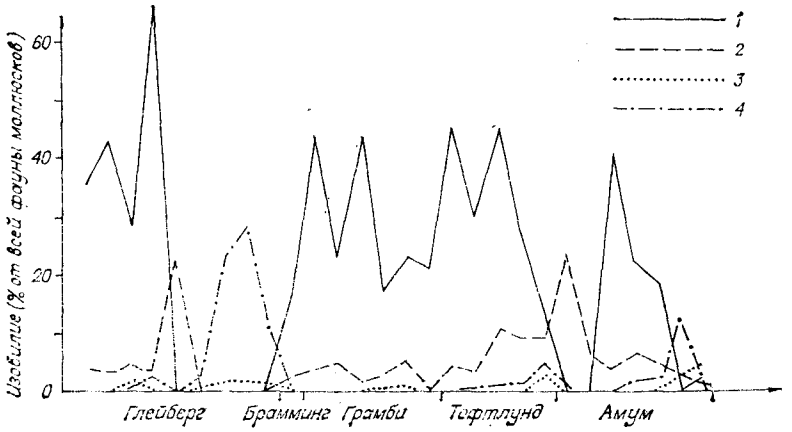

Рис. 2. Кривые, демонстрирующие взаимное исключение видов *Nassa* (гастроподы) в миоцене на юге п-ова Ютландия (Дания) (из [Ager, 1963]). *1 — Nassa cimbrica*; *2—N. schlotheimi*; *3 — N. facki*; *4 — N. fuchsi*.

ваний не позволяет идти дальше предположений. Резкий рост таксономического разнообразия крупных таксонов: отрядов и семейств в венде — раннем кембрии свидетельствует о попытке снятия экологического напряжения в морской биоте. К сожалению, нам не известны факторы, вызвавшие это напряжение. Высокие темпы вымирания семейств и отрядов в среднем — позднем кембрии больше оснований связывать с ужесточением конкурентных взаимоотношений между организмами (табл. 3). Как известно, острота конкуренции между экологически близкими животными возрастает по мере увеличения популяционной плотности сосуществующих таксонов. Вследствие этого два вида с одинаковыми экологическими требованиями не могут продолжительно сосуществовать.

Палеонтологический материал также дает многочисленные свидетельства подобных отношений экологически родственных видов. Правда, палеонтологу обычно нелегко судить, что лежало в основе межвидовой конкуренции, поскольку трудно в чистом виде вычленить регулирующий фактор. Примеры касаются мезокайнозойских моллюсков. Так, четыре вида *Nassa* более или менее взаимно исключались в среднем миоцене на юге Ютландии (Дания) [Ager, 1963] (рис. 2). Виды рода *Buchia* в позднеюрских и раннемеловых бассейнах на севере СССР сосуществовали на единых биотопах лишь при низкой популяционной плотности одного или чаще обоих видов. В моменты резкого доминирования одного из них другие были подавлены или полностью вытеснялись с биотопов [Захаров, 1980] (рис. 3). Экологическая близость не всегда предполагает таксономическую близость. Поэтому правило экологического исключения касается не только близкородственных видов, но и других экологически близких таксонов. К таким группам в раннемеловом море на севере Сибири принадлежали бухии и иноцерамы. Эти донные моллюски относились к одному экологическому типу (биссусных) и принадлежали к единой трофической группировке: фильтраторам высокого уровня. Благоприятными для их процветания были илисто-глинистые грунты в условиях средней сублиторали. В этих условиях бухии и иноцерамы конкурировали между собой; в поселениях с высокой популяционной плотностью одного рода другой был подавлен (рис. 4) [Захаров, Турбина, 1979].

Одним из следствий конкуренции является доминирование в донных сообществах одного или немногих таксонов. В палеоэкологии, так же как и в экологии, принято называть сообщества по преобладающему виду.

Появление, становление и развитие признаков морских донных

Признаки ископаемых морских донных сообществ	Геологи													
	рифей			венд			кембрий			ордовик			силур	
	н	с	в	н	с	в	н	с	в	н	с	в	н	в
I. Таксономическая структура														
Видовое разнообразие:														
а) низкое	×	×	×	×	×	×	×							
б) высокое								×	×	×	×	×	×	×
Доминирование:														
а) слабое	?	?	?	?	×	×	?×							
б) резкое								×	×	×	×	×	×	×
II. Трофическая структура (способы и уровни питания)														
Сестонофаги-седиментаторы:														
а) высокие					×	?	×	×	×	×	×	×	×	×
б) низкие					×	?	×	×	×	×	×	×	×	×
Сестонофаги-фильтраторы:														
а) высокие					×	?	×	×	×	×	×	×	×	×
б) низкие								×	×	×	×	×	×	×
Детритофаги (собиратели и глотальщики):														
а) высокие		×		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
б) низкие					×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
Илоеды (глубокопогружающиеся глотальщики)							×	×	×	×	×	×	×	×
III. Функциональные особенности														
Конкуренция:														
а) слабая	×	×	×	×	×	×								
б) жесткая							?×	×	×	×	×	×	×	×
Хищничество					?	?	×	×	×	×	×	×	×	×
Комменсализм					?	?	?	×	?×	?×	×	×	×	×
Мутуализм		×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
Паразитизм					?	?	?	?	?	×	×	×	×	×
Падальщество и другие способы утилизации органического вещества		?	?	?	?	?	?	?	×	×	×	×	×	×
IV. Топология														
Дифференциация по биономическим зонам							×	×	×	×	×	×	×	×
Специализация по нишам							×	×	×	×	×	×	×	×
V. Сукцессии														
Рекуррентные							?	?	?	×	×	×	×	×
Сингенетичные					?	?	×	×	×	×	×	×	×	×

В литературе описаны многочисленные донные биоценозы по всему фанерозою, начиная с позднего кембрия. Для каждого из этих биоценозов, оккупировавших различные участки шельфов, указаны доминирующие виды [McKerrow, 1978].

Хищничество. Последствия взаимоотношений хищник — жертва фиксируются на палеонтологическом материале в виде залеченных травм на раковине или скелете, следов сверлений (химической или механической природы), содержания желудков хищников, фоссилизированных находок хищников на своих жертвах.

Как отмечалось выше, нет прямых свидетельств присутствия хищников в венде и раннем кембрии. Наиболее ранние следы сверлений обнаружены на раковинах баззамковых брахиопод *Homotreta* из среднего кембрия Сибирской платформы [Пельман, 1977]. Такие же следы отмечаются на раковинах палеозойских замковых брахиопод [Яковлев, 1964; Геккер, 1966]. Хозяева этих следов не известны, но иногда ими считают гастропод рода *Subulites* [Cameron, 1967]. Многочисленные следы сверлений на раковинах двустворчатых моллюсков и брюхоногих мезозоя и кайнозоя обыч-

Таблица 3

сообществ метазоа, фиксированное в геологической летописи

ческое время

девон			карбон		пермь		триас			юра			мел		палеоген			неоген		квартер
н	с	в	н	в	н	в	н	с	в	н	с	в	н	в	н	с	в	н	в	
×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×

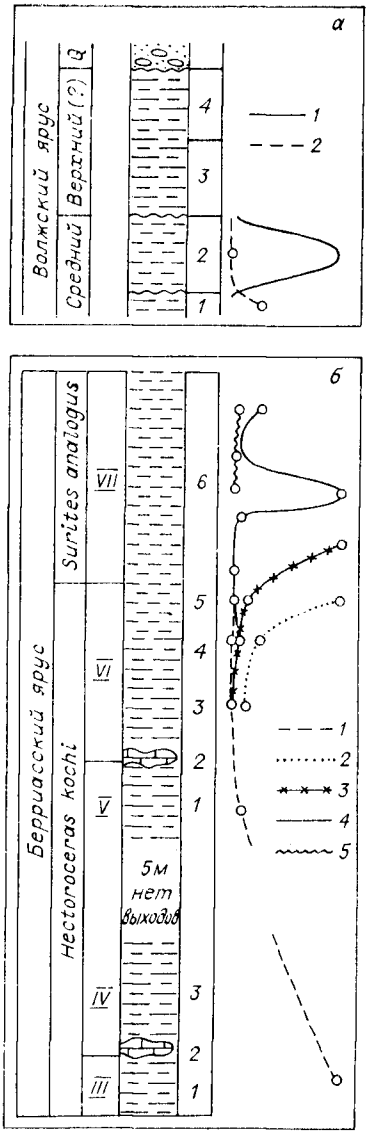

Рис. 3. Биотопическое взаимоисключение близкородственных видов бухий демонстрируют кривые частоты встречаемости.

а — *Buchia russiensis* (*1*), *B. mosquensis* (*2*) в пограничных слоях между средне- и верхневолжским подъярусами, Северное Притиманье, р. Волонга. *б* — *B. unschensis* (*1*), *B. okensis* (*2*), *B. jasikovi* (*3*), *B. volgensis* (*4*), *B. tolmatschowi* (*5*) в берриасе, север Сибири, р. Боярка. Римские цифры — номера слоев в опорном разрезе неокома, арабскими обозначены номера слоев в обнажениях. M_B 1 : 400 (по В. А. Захарову [1980]).

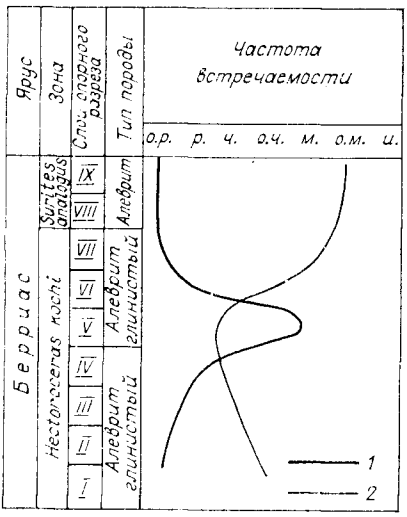

Рис. 4. Кривые отражают биотопическое исключение бухий (*1*) и иноцерамов (*2*) в берриасе в условиях средней сублиторали на р. Боярка, Хатангская впадина, север Сибири (по В. А. Захарову, А. С. Турбиной [1979]). о. р.— очень редко, р.— редко, ч.—часто, о. ч.—очень часто, м.— много, о. м.—очень много, и.— изобилие. Слои опорного разреза даны по В. А. Захарову [1970].

ские отношения обычно устанавливаются между автотрофами и гетеротрофами. Мы уже упоминали о симбиозе прокариот: синезеленых водорослей и бактерий в докембрийских строматолитах. Этот тип симбиоза обнаружен у мшанки *Fenestella* и бурой водоросли из позднего палеозоя Америки, а также у каменноугольной мшанки *Thamniscus pinnatus* и красной водоросли [Elias, 1973]. Предполагается, что мельчайшие (диаметром обычно 2—15 мкрон) шаровидные или овальные образования, встреченные в мезозойских и третичных жгутиковых, являются остатками симбионтов типа современных зооксантелл или зоохлорелл [Eiesenack, 1966].

Очень полно освещен в палеоэкологической литературе другой тип симбиоза — комменсализм. Заключения об этом типе связи основываются обычно на закономерном расположении скелета гостя-комменсала на раковине хозяина. Выделяется несколько ситуаций, фиксирующих комменсальные биотические взаимоотношения [Геккер, 1966].

1. Нарастание (цементация) одних форм на другие. Например, трубки аулопор (кораллы-табуляты), серпул и спирорбиса покрывают девонских

брахиопод [Яковлев, 1964; Геккер, 1957, 1966; Марковский, 1966; и др.]; колонии мшанки *Berenicea* инкрустировали раковины среднеюрских гастропод при их жизни, а затем вступали в симбиотические отношения с раками-отшельниками, селившимися в пустых раковинах [Palmer, Hancock, 1973]; отмечается симбиоз морских уточек (усоногие раки) и аммонитов в раннемеловом море на Северном Кавказе [Друщиц, Зевина, 1969]; устриц и аммонитов [Захаров, Месежников, 1974; Merkt, 1966; Holland, 1971].

2. Внедрение одних форм в твердые образования других. Среди инквилинистов-комменсалов отмечаются фораминиферы, например в оксфордских кремниевых губках [Kaźmierczak, 1973], а также многощетинковые черви, например *Palaeosabella* в раковине позднедевонской брахиоподы *Cyrtospirifer* [Геккер, 1966] и *Polydora* в раковинах палеогеновых устриц [Геккер и др., 1962] и раннемеловых пектинид [Захаров, 1966б].

3. Обрастание одних форм другими. Обрастание или иммурация гостя-комменсала при тесном совместном проживании с организмом-хозяином широко распространено у колониальных животных. Например, черви-комменсалы в колониях ордовикских мшанок [Геккер, 1966] и силурийских табулят [Соколов, 1948]; симбиоз позднедевонских строматопороидей и сирингопорид [Дубатолов, 1959].

4. Мягкое прикрепление (разновидность эпибиоза) гостя-комменсала к раковине хозяина. Свидетельства этого типа взаимосвязи (прикрепление биссусом двустворок, ножкой брахиопод, ногой гастропод и др.), как правило, утрачиваются. Однако описано несколько случаев симбионтов-гастропод. Например, поселение платицератид вблизи анального отверстия карбоновой морской лилии [Яковлев, 1964] и поселения калиптреид (гастропод) и брахиопод на раковине крупных раннемеловых пектинид [Захаров, 1966б].

Паразитизм. К документальным свидетельствам паразитизма среди организмов геологического прошлого обычно относятся такие случаи внедрения одних организмов в другие, которые сопровождаются аномальным развитием раковины хозяина.

Видимо, этот тип взаимосвязей возник очень рано, вслед за симбиозом, но тому пока нет документальных свидетельств в докембрии. Следствием паразитизма кольчатого червя из подкласса Myzostomidae в стебле мезозойских и палеозойских морских лилий явилось утолщение стебля, изменение формы и расположения члеников [Яковлев, 1964; Геккер, 1957, 1966]. Рачка *Canceripustula nocens*, внедрившегося в панцири юрского морского ежа *Collyrites elliptica*, рассматривают как эндопаразита [Соловьев, 1961]. Предполагается паразитизм червя *Mycelites* в раковинах юрских аммонитов из ФРГ и центральной части европейской территории СССР. Обнаруженные плотные скопления нитей на протравленных поверхностях перегородок и раковин были интерпретированы как гифы паразитических грибов [Schindewolf, 1963; Wetzel, 1964]. Однако не всегда можно провести четкую грань между действием инквилиниста-комменсала и инквилиниста-паразита.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СООБЩЕСТВ ПО БИОНОМИЧЕСКИМ ЗОНАМ ПАЛЕОБАССЕЙНОВ

Дифференциация по биономическим зонам различных типов сообществ является следствием специализации по экологическим нишам составляющих видов. Наличие биономических зон в современных морях связано с «эффектом берега»: суша оказывает существенное влияние на обстановки обитания донных организмов, по мере удаления в сторону моря влияние суши ослабевает.

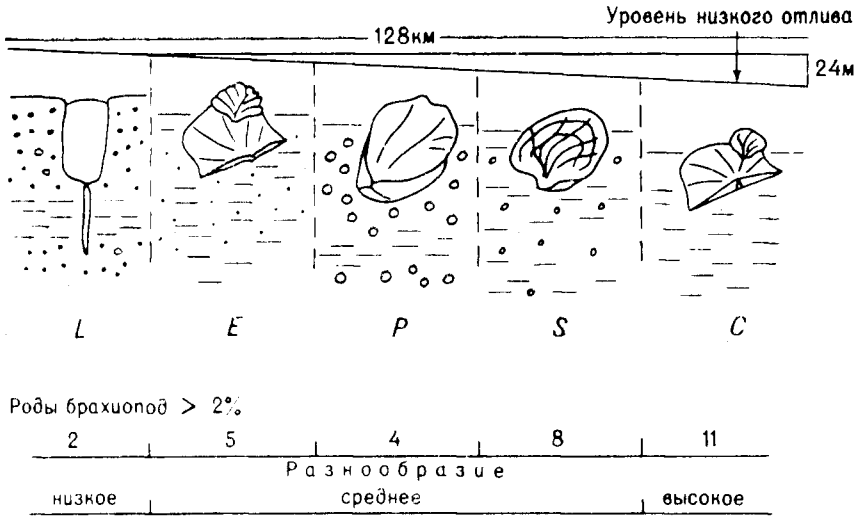

Рис. 5. Нормальный ряд (гамма) из пяти бентосных сообществ пологого дна раннесилурийского моря в области спокойного тектонического режима и устойчивой береговой линии. На абсолютной (верхняя линия) и относительной (нижняя линия) шкалах показано разнообразие наиболее распространенных родов брахиопод. Изображены преобладающие роды: *Lingula* (*L*), *Eocoella* (*E*), *Pentamerus* (*P*), *Stricklandia* (*S*), *Clorinda* (*C*). Уклон дна на рис. 5 и 6 показан приблизительно: для раннего силура он составляет 30—120 см на 1,6 км, для позднего ордовика — 120—360 см на 1,6 км (приведены только минимальные цифры) (из [Anderson, 1971]).

Распределение бентосных сообществ в прошлом, как и ныне, контролировалось факторами среды. Суммарный эффект факторов обусловливал размещение их, субпараллельное палеоберегу. Если удаление от палеоберега сопровождалось углублением дна, границы палеосообществ были также субпараллельными. В морской палеоэкологии ряды биоценозов, прослеживающиеся от палеоберега в сторону моря, были названы «гаммами» [Геккер, 1957]. Число сообществ, образовавших нормальный ряд (гамму), лимитировалось тектонической обстановкой, типом береговой линии и уклоном дна: в областях со спокойным тектоническим режимом, устойчивой береговой линией и пологим дном гаммы сообществ были многочисленнее (рис. 5), чем на участках с изменчивой тектонической обстановкой, изрезанной береговой линией и крутыми уклонами дна (рис. 6). Большинство исследователей склоняются к выводу о прямом контроле сообществ гидродинамикой: как правило, тип сообщества был связан с определенным типом грунта, который в свою очередь опосредован гидродинамикой (в условиях нормально падающего профиля равновесия дна).

Исследованию латеральных рядов палеобиоценозов в бассейнах геологического прошлого в связи с фациями уделялось исключительное внимание. Нормальную последовательность палеобиоценозов в принципе можно восстановить не только в результате сравнительного изучения синхронных отложений по латерали, но и по последовательности наслоения в едином разрезе, имея в виду, что контактирующие в нормальном залегании слои формировались в палеобассейне в пограничных фациальных обстановках (закон Головкинского — Вальтера).

Возможно, наиболее ранняя дифференциация донных морских организмов по биономическим законам установлена в раннем кембрии Сибирской платформы [Репина, 1968; Репина, Жаркова, 1974; Журавлева, 1979].

Закономерное распределение бентосных сообществ в бассейнах геологического прошлого отмечается по всему фанерозою [McKerrow, 1978].

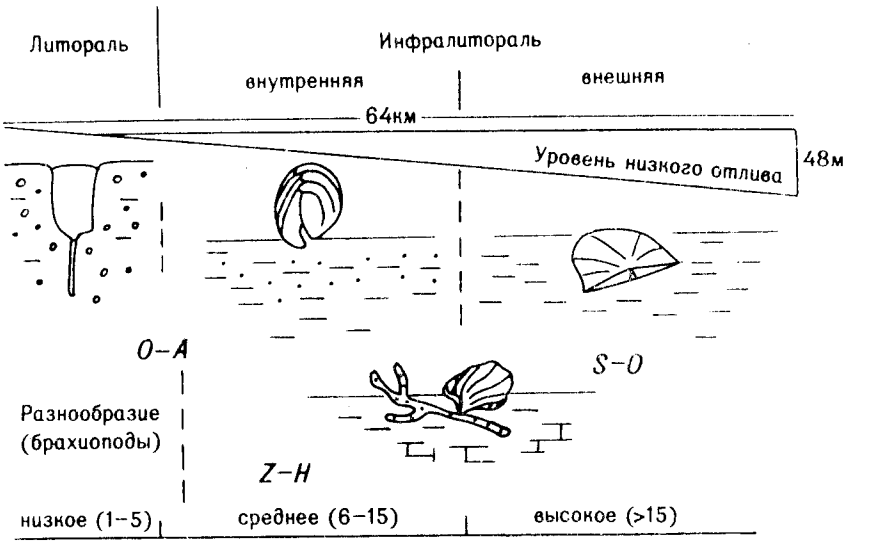

Рис. 6. Нормальный ряд (гамма) из трех или двух бентосных сообществ позднеордовикского моря с относительно крутым уклоном дна, изменчивой тектонической обстановкой и изрезанной береговой линией. Разнообразие наиболее распространенных родов брахиопод показано на относительной шкале. Изображены формы трех сообществ: *Orthorhynchia — Ambonychia* (*O — A*), *Sowerbyella — Ohniella* (*S — O*) и *Zygospira — Hebertella* (*Z — H*). Сообщество (*O — A*) разделяется на два, сообщество (*Z — H*) замещает два других в инфралиторали при слабом поступлении кластического материала (из [Anderson, 1971]).

В пределах палеошельфов обычно удается установить три зоны с характерными для них биоценозами: прибрежную, мелководную шельфовую и удаленную от палеоберега. Иногда число этих зон увеличивается до пяти.

Так, в позднем ордовике Центральных Аппалачей выделены три морских бентосных сообщества, которые прослеживаются отчасти или полностью в течение всего палеозоя [Bretsky, 1969]. Эти сообщества группируются в пять ассоциаций: 1) лингулоидно-моллюсковую (ордовик — пермь), 2) строфоменидо-трилобитовую (ордовик — девон), 3) атрипидо-мшанковую (ордовик — девон), 4) продуктидо-хонетидовую (девон — пермь), 5) фузулинидо-палеотекстулариидовую (пенсильваний — пермь). В прибрежных сообществах в течение всего палеозоя доминировали нукулоидные двустворки, беллерофонтиды (гастроподы) и лингулиды (беззамковые брахиоподы), в то время как в удаленных от берега сообществах преобладали замковые брахиоподы.

Замечено, что смена систематического состава в удаленных от берега (и более глубоководных) сообществах происходила гораздо быстрее (высокие темпы эволюции таксонов), чем в прибрежных мелководных сообществах. Любопытно, что позднекембрийские прибрежные сообщества, описанные из Западного Висконсина и Восточной Миннесоты (США), представленные лингулоидами, акретоидами (?), моноплакофорами (?) и крупными вертикальными трубками (следами жизнедеятельности червей), очень сходны с ордовикско-пермскими лингулоидно-моллюсковыми ассоциациями Центральных Аппалачей. В то же время удаленные от берега сообщества, состоящие почти исключительно из разнообразных ассоциаций трилобитов, отличаются от известных в более позднее время преимущественно брахиоподовых ассоциаций [Bretsky, 1969].

Двустворчатые моллюски силура (лудлов) Уэльса также были дифференцированы по биономическим зонам: в зоне волноприбойных илов обитали эндобиссантные формы, а на глинистых грунтах глубоководной

части шельфа со спокойными условиями осадконакопления преобладали свободно зарывающиеся нукулиды [Watkins, 1978]. Раннедевонские сообщества брахиопод занимали две главные биономические зоны в бассейнах западной и арктической частей Северной Америки; внешнюю относительно глубоководную (биофация *Gypidula — Atrypa — Schizophoria*) и внутреннюю относительно мелководную (акроспириферидо-лептоцелиидовая биофация) [Johnson, 1974]. В раннекаменноугольных морях на Русской платформе выделено 12 сообществ брахиопод, пять — кораллов, два — бесскелетных животных (по следам жизнедеятельности) и одно — двустворчатых моллюсков. Эти сообщества существовали в широком спектре местообитаний: от краевых лагун с песчано-глинистыми илами до открытого моря с чистыми известковыми осадками [Осипова и др., 1978].

Четкая картина дифференциации бентоса по биономическим зонам наблюдается и в морях мезозоя. В течение всей юры и неокома в море на севере Средней Сибири существовали от двух до трех биономических зон (*прибрежная мелководная, умеренных глубин и относительно глубоководная*), занятых специфическими донными биоценозами из двустворок (доминирующая группа), гастропод и брахиопод [Захаров, Юдовный, 1974; Захаров, Шурыгин, 1979].

В кайнозойских морях расселение бентосных сообществ в значительной степени сходно с таковым современных морских бассейнов, поскольку преобладают общие таксоны родового и более высокого ранга [Гладенков, 1969].

В течение всего фанерозоя сообщества каждой биономической зоны сохраняют свою таксономическую структуру [Bambach, 1977]. Так, наиболее близкие к палеоберегу (приливно-отливная зона и верхи верхней сублиторали) донные сообщества постоянно характеризуются низким видовым разнообразием, но высокой представительностью составляющих видов. Прибрежные мелководные сообщества умеренно разнообразны. Наиболее разнообразны сообщества открытых морских обстановок. Эти сообщества характеризуются, как правило, низкой выровненностью. Имеющие место колебания среднего числа видов для каждой биономической зоны по эрам не оказывают никакого влияния на описанную ситуацию.

Один из выводов, полученных на основании анализа главным образом палеозойских донных сообществ, состоит в том, что таксономическое разнообразие растет с удалением от палеоберега и углублением субстрата. Этот вывод не вызывает сомнения для батиметрических моделей в условиях верхней сублиторали. Однако более широкое обобщение: разнообразие растет с глубиной, так как стабильность среды увеличивается [Dorning, 1976] — вряд ли справедливо. Наблюдение за шестью донными сообществами из среднего ордовика в центральной и северо-восточной частях штата Нью-Йорк показали, что разнообразие действительно растет до определенной глубины, а затем убывает на глубоководье, где среда была наиболее стабильна [Tutus, Cameron, 1976].

В современной гидробиологии преобладает мнение о том, что общее разнообразие в сообществах снижается как в полностью стабильной среде, так и в часто изменяющейся. Максимальное видовое разнообразие присуще средам с оптимальной частотой колебаний физических факторов. К такому заключению склоняют также данные экспериментальной экологии [Goodman, 1975]. Наши наблюдения над мезозойскими бентосными преимущественно моллюсковыми сообществами подтверждают это заключение [Захаров, Юдовный, 1974; Захаров, Шурыгин, 1979].

Менее полно освещены в литературе вопросы становления и развития трофической зональности. На современных морских шельфах устанавливается от двух (в олиготрофных условиях) до трех (в эвтрофных условиях)

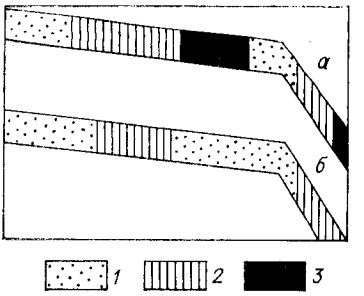

Рис. 7. Схема трофической зональности на широком плоском шельфе в эвтрофных (*а*) и олиготрофных (*б*) условиях (из книги Океанология. Биология океана, 1977]).

Зона преобладания: *1* — фильтраторов, *2* — детритофагов, *3* — глотающих детритофагов.

трофических зон (рис. 7). Каждую зону занимают организмы преимущественно определенного типа питания: сестонофаги, собирающие (детритофаги) или детритофаги-глотальщики. Как отмечалось выше, практически все известные ныне способы и уровни питания были освоены беспозвоночными по крайней мере с начала кембрия (см. табл. 3). Можно предполагать, что существовавшая в кембрии дифференциация донных сообществ по биономическим зонам была отражением трофических адаптаций морских беспозвоночных. Известно также, что господствующее положение среди бентоса в кембрии занимали трилобиты. Однако пока отсутствуют общепринятые экологические классификации этих членистоногих по трофическим признакам.

Наиболее ранняя трофическая зона детритофагов описана для силура. Бесспорными представителями детритофагов этого времени являются двустворки-палеотаксодонты [Levinton, 1974]. В мезозое и кайнозое представители именно этой группы хорошо фиксируют трофические зоны в палеобассейнах: прибрежные мелководные участки были заняты преимущественно фильтраторами, а удаленные от берега участки населяли главным образом детритофаги-собиратели, иногда совместно с эпибиссатными группами [Гладенков, 1969; Салин, 1972; Захаров, Юдовный, 1974; Захаров, Шурыгин, 1979; Кузнецов, 1980; Wright, 1974]. Однако при анализе донных сообществ палеозоя несколько обескураживает тот факт, что дифференцированные по биономическим зонам беспозвоночные представлены в палеонтологической летописи преимущественно сестонофагами. Притом ядра большинства сообществ составляют замковые брахиоподы-сестонофаги высокого трофического уровня. Остается предполагать, что трофические зоны детритофагов-собирателей и глотальщиков были заняты мягкотелыми и плохо фоссилизирующимися животными, не сохранившимися в ископаемом состоянии. Возможно также, что начавшееся сравнительно недавно интенсивное изучение трофических зон в недалеком будущем более четко выявит их присутствие в фанерозойских морях.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ МОРСКИХ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Последовательность автохтонных элементов ориктоценозов в геологическом разрезе позволяет судить о смене сообществ во времени. В палеоэкологии наземных растений такую последовательность иногда называют палеосукцессией [Красилов, 1972]. В морской палеоэкологии различают два разных по природе типа последовательностей: один связан с рекурренцией сообществ, другой — с собственно сукцессией. Рекуррентное сообщество почти не меняется во времени ни по таксономическому составу, ни по структуре. Повторное появление остатков такого сообщества в разрезе обычно объясняется возвратом условий обитания, чрезвычайно сходных по параметрам с предшествующими. Примером может

служить бентосное сообщество, повторявшееся 49 раз в свите Макохета (ордовик, Миннесота, США). Остатки сообщества, состоявшего главным образом из брахиопод и двустворок, заключены в глинистые органогенные известняки и полностью отсутствуют в чередующихся с ними доломитах [Bayer, 1967]. Для контактирующих рекуррентных сообществ характерны резкие границы и отсутствие переходной зоны хроноэкотона.

Сообщества, развивающиеся сукцессионно, как правило, проходят последовательные стадии от пионерных до климаксных. Обычно они образуют композиционно-структурный континуум во времени, поэтому границы между контактирующими сообществами нечеткие. Первые стадии сукцессии проходят под преимущественным контролем абиотических факторов (преобладает *r*-отбор), позднее состав и структура сообществ формируются при существенном влиянии биотических составляющих среды (возрастает роль *k*-отбора). Процесс сукцессии сообществ характеризуется следующими чертами, зафиксированными в серии соответствующих ориктоценозов: постепенным возрастанием видового разнообразия и дифференциацией по уровням питания, усилением доминирования на главных трофических уровнях немногих видов, уменьшением выровненности, появлением группы крупнораковинных видов и усилением их роли, сокращением экологических ниш ряда видов, усилением роли комменсалов, хищников и другими признаками всеобщего гомеостаза. Предполагается, что экологические сукцессии должны смягчать стрессовые воздействия среды обитания и увеличивать в целом стабильность экосистем [Одум, 1975].

Сукцессии морских донных сообществ наиболее полно представлены в трансгрессирующих сериях (рис. 8). В литературе описаны экологические сукцессии морского бентоса, сопровождавшиеся постепенными преобразованиями биотопов; медленной литификацией морского дна [Goldring, Kazmierezak, 1974; Fürsich, 1979] или заменой мягкого илистого биотопа более жестким песчаным в условиях усиления донных течений [Bretsky P., Bretsky S., 1975]. При сукцессии рифовых сообществ активную роль в преобразовании биотопов играют сами организмы.

Так, анализ экологической сукцессии в восьми древних рифах из ордовика и силура США, из силура — девона Пакистана, из верхнего девона Бельгии и из верхнего мела Антильских островов показал присутствие четырех вертикальных зон, соответствующих стадиям формирования рифовых сообществ: стадии подготовки субстрата (скопление остатков иглокожих), стадии колонизации (поселение рифостроящих организмов), стадии диверсификации (рост разнообразия рифостроителей, возрастание сложности пищевых цепей и дифференциация по экологическим нишам), стадии доминирования (резкое усиление роста немногих таксонов) [Walker, Alberstadt, 1975].

В литературе пока не описаны сукцессии докембрийских морских донных сообществ, однако заслуживает внимания указание Б. С. Соколова [1976] на крупные размеры (до нескольких десятков сантиметров) некоторых средневендских (эдиакаровых) книдарий и аннелидоморф. Не свидетельствуют ли они о климаксных состояниях сообществ в венде?

Смену водорослевых строматолитовых биогермов венда (юдомий) раннекембрийскими археоциатовыми рифами в пределах Сахайской биогенной зоны (Сибирская платформа) нельзя рассматривать как сукцессию в строгом смысле [Журавлева, 1979]. Классические сукцессионные серии (гаммы, катены) образуют только сосуществующие биоценозы. Тем не менее в смене водорослевых поселений венда археоциатовыми раннего кембрия проявляется важнейший признак сукцессии: изменение одного из свойств среды (субстрата) предшествующим биоценозом в направлении, благоприятном для поселения последующего биоценоза. Такие сукцессии, в процессе которых происходит таксоногенез, В. А. Кра-

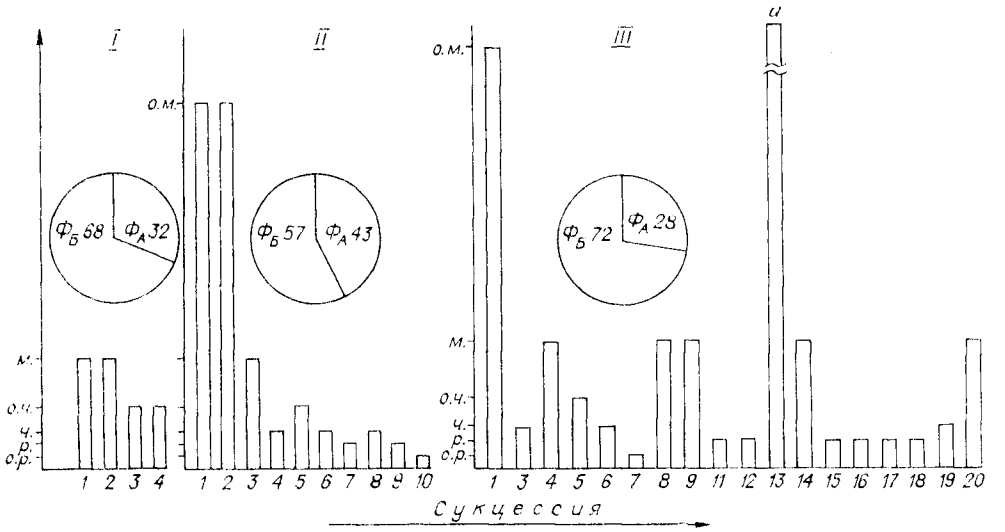

Рис. 8. Таксономическая (столбчатые графики) и трофическая (циклограммы) структура развивающихся во времени мелководных донных сообществ.

I — пионерное сообщество; выровненное, с низким таксономическим разнообразием, слабой дифференцировкой по уровням питания, отсутствием резко доминирующего звена таксонов; II — промежуточное сообщество: выровненность нарушена, возросло таксономическое разнообразие, доминируют два таксона (астарте и устрицы), возросла дифференцировка по уровням питания; III — зрелое сообщество: слабая выровненность, высокое таксономическое разнообразие, резкое доминирование одного таксона (арктотис) на V трофическом уровне, значительная дифференцировка по уровням питания. Реконструкция по ориктоценозам: Северный Таймыр, бассейны рек Ленинградская, Каменная, Надежда. Средневолжский подъярус, возможно основание верхневолжского подъяруса.

Условные обозначения: по оси абсцисс — показатель частоты встречаемости (о. р.— очень редко, р.— редко, ч.— часто, о. ч.— очень часто, м.— много, о. м.— очень много, и.— изобилие), по оси ординат — род беспозвоночного (1 — астарте, 2 — устрица, 3 — бухия, 4 — трибратулиды, 5 — плевромия, 6 — мускулус, 7 — изогномон, 8 — арктика, 9 — борейонектес, 10 — борейокситома, 11 — псевдолимеа и лимеа, 12 — агилерелла, 13 — арктотис, 14 — энтолиум, 15 — модиолус, 16 — грамматодон, 17, 18 — два рода ринхонеллид, 19 — лингулида, 20 — пескожил).

$Ф_А$ — фильтраторы низкого уровня, $Ф_Б$ — высокого уровня.

силов [1972] предложил называть мутационными палеосукцессиями в отличие от миграционных — классических [Одум, 1975; Риклефс, 1979]. В этом смысле сукцессионное состояние является перманентной особенностью эволюционирующей экосистемы Земли: каждая предыдущая биота изменяла среду обитания в направлении, благоприятном для экспансии последующей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структурные и функциональные признаки, а также особенности пространственно-временных изменений морских донных сообществ сформировались по крайней мере к началу среднего кембрия. Фанерозойские сообщества характеризовались теми же основными признаками, что и современные: таксономической и трофической структурностью, функциональными особенностями, дифференциацией по биономическим зонам, сукцессиями и, вероятно, энергетикой. Неизвестны какие-либо другие черты, характерные только для донных сообществ геологического прошлого. Фанерозойский таксоногенез способствовал росту разнообразия морских донных биоценозов (адаптивная радиация во все более усложняющиеся среды) и их сложности на стадиях климаксов (возрастание числа видов из-за роста многообразия ниш), однако таксономическая диверсификация не внесла коренных изменений в структуру донных сообществ и не повлияла на особенности их пространственно-временных из-

менений. Таксоногенез и синтенез (эволюция сообществ) — это формы эволюции биоты Земли. В самом деле, если процесс таксоногенеза рассматривать как адаптивную стратегию биоты, направленную на ослабление стрессового воздействия непрерывно изменяющейся среды, то процесс синтенеза — продолжение той же стратегии иными средствами.

ЛИТЕРАТУРА

Барсков И. С. Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии.— В кн.: Стратиграфия. Палеонтология. Т. 6. Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ, 1975 с. 5—59.

Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 126 с.

Геккер Р. Ф. О прижизненных связях организмов геологического прошлого.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966, с. 14—30.

Геккер Р. Ф., Осипова А. И., Бельская Т. Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие. Кн. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 332 с.

Гладенков Ю. Б. Сравнительная биоценология и трофическая зональность в стратиграфии палеогеновых и неогеновых отложений Камчатки.— В кн.: Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. М.: Наука, 1969, с. 149—153.

Глесснер М. Древнейшие бесскелетные организмы.— Природа, 1963, № 11, с. 73—78.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1975. 559 с.

Друщиц В. В., Зевина Г. Б. Новые представители усоногих раков из нижнемеловых отложений Северного Кавказа.— Палеонтол. ж., 1969, № 2, с. 73—85.

Дубатолов В. Н. Табуляты, гелиолитиды и хететиды силура и девона Кузнецкого бассейна. Л.: Гостоптехиздат, 1959. 292 с.

Журавлева И. Т. Сахайская органогенная полоса.— В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Вопросы экостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1979, с. 128—154.

Журавлева И. Т., Мешкова Н. П., Лучинина В. А., Пельман Ю. Л. Этапность в развитии органического мира в начале фанерозоя.— В кн.: Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири. Новосибирск: Наука, 1979, с. 3—24.

Захаров В. А. Беспозвоночные, прижизненно захороненные в валанжинских песках Хатангской впадины.— В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966а, с. 31—54.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. Ч. 1. (Отряд Anisomyaria). М.: Наука, 1966б. 189 с.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. Ч. 2. (Сем. Astartidae). М.: Наука, 1970. 143 с.

Захаров В. А. Бухииды (Bivalvia) и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М.: Наука, 1980. 400 с.

Захаров В. А., Месежников М. С. Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск: Наука, 1974. 214 с.

Захаров В. А., Турбина А. С. Ранненеокомские иноцерамиды Северной Сибири и их роль в донных сообществах.— В кн.: Условия существования мезозойских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 23—36.

Захаров В. А., Шурыгин Б. Н. Юрское море на севере Средней Сибири (по данным анализа сообществ двустворчатых моллюсков).— В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979, с. 56—81.

Захаров В. А., Юдовный Е. Г. Условия осадконакопления и существования фауны в раннемеловом море Хатангской впадины.— В кн.: Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974, с. 127—174.

Келлер Б. М., Меннер В. В., Степанов В. А., Чумаков Н. М. Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы.— Изв. АН СССР. Серия геол., 1974, № 12, с. 130—134.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток: изд. Дальневосточного научного центра АН СССР, 1972. 210 с.

Кузнецов А. П. Экология донных сообществ Мирового океана. Трофическая структура морской донной фауны. М.: Наука, 1980. 244 с.

Марковский Б. П. Методы биофациального анализа. М.: Недра, 1966. 271 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. 399 с.

Осипова А. И., Бельская Т. Н., Кабакович Н. В. Опыты реконструкции донных сообществ в морях карбона.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1978, т. 53, № 3, с. 150.

Палий В. М., Пости Э., Федонкин М. А. Мягкотелые метазои и ископаемые следы животных венда и раннего кембрия.— В кн.: Палеонтология верхнедокембрий-

ских отложений Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1979, с. 49—82.
Пельман Ю. Л. Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1977. 168 с.
Репина Л. Н. Биогеография раннего кембрия Сибири по трилобитам.— В кн.: XXIII сессия Международного геологического конгресса. Докл. сов. геол. Проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1968, с. 46—55.
Репина Л. Н., Жаркова Т. М. Об условиях обитания трилобитов в раннекембрийском бассейне Сибири.— В кн.: Среда и жизнь в геологическом прошлом. Палеоэкологические проблемы. Новосибирск: Наука, 1974, с. 100—108.
Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
Салий Ю. С. Количественные методы в палеоэкологии и биостратиграфии. Новосибирск: Наука, 1972. 123 с.
Соколов Б. С. Комменсализм у фавозитид.— Изв. АН СССР. Серия геол., 1948, № 1, с. 101—110.
Соколов Б. С. Вендский этап в истории Земли.— В кн.: Палеонтология. Докл. сов. геологов к XXIV сессии Международного геологического конгресса. М.: Наука, 1972, с. 114—124.
Соколов Б. С. Metazoa докембрия и вендо-кембрийский рубеж.— Палеонтол. ж., 1976, № 1, с. 3—18.
Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации.— В кн.: 250 лет АН СССР. Докл. и материалы юбил. торжеств. М., 1977, с. 423—444.
Соловьев А. Н. Паразит *Canceripustula nocens* у позднеюрского морского ежа.— Палеонтол. ж., 1961, № 4, с. 115—119.
Справочник по экологии морских двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1966. 349 с.
Справочник по экологии морских брюхоногих. М.: Наука, 1968. 169 с.
Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 379 с.
Федонкин М. А. Палеоихнология докембрия и раннего кембрия.— В кн.: Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979, с. 183—192.
Федонкин М. А. Ископаемые следы докембрийских Metazoa. Изв. АН СССР. Серия геол. 1980а, № 1, с. 39—46.
Федонкин М. А. Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы.— Палеонтол. журн., 1980б, № 2, с. 7—15.
Яковлев Н. Н. Организм и среда. М.—Л.: Наука, 1964. 148 с.
Ager D. V. The epifauna of a Devonian Spiriferid.— Quart J. Geol. Soc. London, 1961, v. 117.
Ager D. V. Principles of Paleoecology. N. Y., San Francisco, Toronto, London, 1963. 371 p.
Anderson E. Environmental models for Paleozoic communities. — Lethaia, 1971, v. 4, N 3, p. 287—307.
Bambach R. K. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic.— Paleobiology, 1977, v. 3, p. 152—167.
Bayer Th. N. Repetitive benthonic community in the Maguoketa Formation (Ordovician) of Minnesota.— J. Paleontol., 1967, v. 41, N 2, p. 417—422.
Bretsky P. W. Evolution of Paleozoic benthic marine invertebrate communities.— Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1969, v. 6, N 1, p. 45—59.
Bretsky P. W., Bretsky S. S. Succession and repetition of Late Ordovician fossil assemblages from the Nicolet River Valley, Quebec.— Paleobiology, 1975, v. 1, N 3, p. 225—237.
Cameron B. Oldest carnivorous gastropod borings, found in Trentonian (Middle Ordovician) brachiopods.— J. Paleontol., 1967, v. 41, N 1, p. 147—150.
Cloud P., Morrison K. On microbial contaminants, micropseudofossils and the oldest records of life.— Precambrian Res., 1979, v. 9, N 1—2, p. 81—91.
Dorning K. J. Trends in palaeoecological assemblage dynamics.— J. Univ. Sheffield Geol. Soc., 1976, v. 7, N 1, p. 20—23.
Dudley E. C., Vermeij G. J. Predation in time and space: drilling in the gastropod Turritella.— Paleobiology, 1978, v. 4, N 4, p. 436—441.
Eiesenack A. Symbionten in fossilen Protisten.— Paläontol. Z., 1966, Bd 40, N 1—2, s. 103—107.
Elias M. K. Algal-bryozoan symbiosis in the Late Paleozoic of America.—In: 7 ème congr. stratigr. et geol. carbon., Krefeld, 1971. Compte rendu. Bd. 22, 1973, p. 449—465.
Fürsich F. Th. Genesis, environments and ecology of Jurassic hardgrounds.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1979, Bd 158, N 1, S. 1—63.
Glaessner M. F., Daily B. The geology and Late Precambrian fauna of Ediacara fossil reserve.— Res. South Austral. Mus., 1959, v. XIII, N 3.
Glaessner M. F., Wade M. The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia.— Palaeontology, 1966, v. 9, p. 599—628.
Goldring R., Kazmierezak J. Ecological succession in intraformational hardground formation.— Palaeontology, 1974, v. 17, N 4, p. 949—962.
Goodmann D. The theory of diversity-stability relationships in ecology.— Quart. Rev. Biol., 1975 v. 50, N 3, p. 237—266.

Hedgpeth J. W. Evolution of community structure.— In: Approaches to Paleoecology. N. Y., 1964, p. 11—18.
Holland C. H. Some conspicuous participants in Palaeozoic symbiosis.— Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., 1971, v. 4, N 2, p. 15—26.
Johnson J. G. The community approach to paleoecology.— In: Approaches to Paleoecology. N. Y., 1964, p. 107—134.
Johnson J. G. Early Devonian brachiopod biofacies of western and arctic North America.— J. Paleontol., 1974, v. 48, N 4, p. 809—819.
Kazmierezak J. *Tolypammina vagans* (Foraminiferida) as inhabitant of the oxfordian siliceous Sponges.— Acta palaeontol. Pol., 1973, v. 18, N 1, p. 95—115.
Levinton J. S. Trophic group and evolution in bivalve molluscs.— Palaeontology, 1974, v. 17, N 3, p. 579—585.
McKerrow W. S., Edit. The ecology of fossils. Duckworth, 1978. 384 p.
Merkt J. Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1966, Bd 125, N 1—3, s. 467—479.
Pflug H. D. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest Africa.— Palaeontographica, 1972, Abt. A., Bd 139, S. 134—170.
Palmer T. J., Hancock C. D. Symbiotic relationships between ectoprocts and gastropods, and ectoprocts and hermit crabs in the French Jurassic.— Palaeontology, 1973, v. 16, N 3, p. 563—566.
Plusquellec Y. De quelques commen saux de Coelentérés paléozoiques.— Ahh. Soc. geol. Nord. 1968, t. 88, N 4, p. 163—172.
Schindewolf O. H. Pilze in oberjurassischen Ammoniten-Schalen.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1963, Bd 118, N 2, s. 177—181.
Sepkoski J. S. A kinetic model of Pharozoic taxonomic diversity. II Early Phanerozoic taxonomic families and multiple equilibria.— Paleobiology, 1979, v. 5, N 3, p. 222—251.
Simpson G. G. The first three billion years of community evolution.— Brookhaven Symp. Biol., 1969, N 22, p. 162—176.
Tutus R., Cameron B. Fossil communites of the Lower Trenton Group (Middle Ordovician) of central and horthwestern New York. State.— J. Palaeontol., 1976, v. 50, N 6, p. 1209—1225.
Walker K. K., Alberstadt K. P. Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities.— Palaeobiology, 1975, v. 1, N 3, p. 238—257.
Walker K. K., Bambach R. K. Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for palaeoecological analisis.— Lethaia, 1974, v. 7, p. 67—78.
Watkins R. Bivalve ecology in a silurian shelf environment.— Lethaea, 1978, v. 11, N 1, p. 41—56.
Wetzel W. Schalen-Parasitismus bei Ammoniten (auf grund Schleswig-Holsteinischer Funde).— Meyniana, 1964, Bd 14, S. 66—69.
Wright R. P. Jurassic bivalves from Wyoming and South Dakota: a study of feeding relatioships.— J. Paleontol., 1974, v. 48, N 3, p. 425—433.

Ю. И. ТЕСАКОВ

РАЗВИТИЕ ЭКОСИСТЕМ ДРЕВНИХ ПЛАТФОРМЕННЫХ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ БАССЕЙНОВ

Экосистемный анализ позволяет во всей широте представить абиотические и биотические компоненты среды с их связями и структурными соотношениями. Интерес к изучению современных и древних экосистем с каждым годом все более возрастает. Связано это с тем, что экосистемные исследования важны не только для познания истории биосферы, но и для понимания процессов осадконакопления и развития органического мира в каждом седиментационном бассейне.

В ближайшем будущем экосистемный анализ может стать основой «бассейновой» стратиграфии, поскольку при своем развитии каждая экосистема оставляет свой сукцессионный «след» в виде осадков и захороненных в них органических остатков, что позволяет конкретизировать критерии выделения местных стратиграфических подразделений. Отсюда вытекает одна из основных задач экосистемного анализа для целей стратиграфии — установление экосистем разного ранга с их ареалами развития и межэкосистемными связями и, прежде всего, установление элементар-