

Насекомые в палеозое: этапы большого пути

Жаңылықтар жинағы

Д.С.Аристов,

кандидат биологических наук

А.П.Расницын,

доктор биологических наук

Палеонтологический институт им.А.А.Борисяка РАН

Насекомые, как известно, составляют не менее половины всего разнообразия жизни на Земле, если считать по количеству видов. История их эволюционного успеха весьма назидательна*, ведь они пережили один из самых драматических этапов — переход от палеозоя к мезозою, когда, по мнению некоторых палеонтологов, жизнь на Земле «почти умерла».

Информация, накопленная за более чем вековую историю палеоэнтмологии, и целенаправленные экспедиции позволили проанализировать изменения в составе насекомых, оказавшиеся совершенно неожиданными. Выяснилось, что никакого массового вымирания насекомых просто не было. Разнообразие семейств (анализ велся именно на этом, давно зарекомендовавшем себя уровне) действительно падало, но падало в течение долгого времени. А главное — более внимательный анализ показал, что вымирание все время оставалось на фоновом (обычном) уровне, а снижалась скорость возникновения новых семейств. Более того, рост формообразования (возникновения новых семейств) начался на самом пермотриасовом переходе, т.е. на пике кризиса. Многие из, казалось бы, вымерших семейств воскресли, как библейский Лазарь, в палеонтологической летописи среднего и позднего триаса. Кризис в развитии насекомых, тем не менее, состоялся, но это был не коллапс, а реорганизация, в результате которой начался новый неудержимый рост разнообразия, который, судя по всему, продолжается и поныне. Непосредственные причины и детали открывшихся процессов далеко не все понятны**.

Описанная картина преобразования мира насекомых показалась нам столь важной и нежиданной, что невозможно было не поддаться соблазну расширить ее, продолжив анализ в глубь веков. А именно — проследить динамику состава семейств насекомых в перми и карбоне (изучение более далекой мезозойской истории энтомофауны — представлялась нам весьма трудной и менее реалистичной задачей). Что же удалось узнать о предыстории пермотриасового кризиса биологического разнообразия насекомых? Детальный отчет с подробным изложением материала, методов и результатов вскоре будет опубликован в профильном журнале [1]. Здесь же мы ограничимся изложением того, что нам кажется наиболее важным и интересным.

Как и в предыдущем цикле наших исследований [2, 3], мы сравнивали списки семейств насекомых по возможности в более крупных и лучше изученных местонахождениях (или их однообразных группах) карбона и перми мира. Принципы отбора и объединения местонаждений, если они производились, соответствовали принципам, изложенным в перечисленных работах, и будут подробно изложены в упомянутой будущей публикации; то же относится и к методам анализа материала. Полученные результаты отражены в основном в двух схемах (рис.1, 2), которые мы и обсудим.

На первой из них показано соотношение числа первых и последних находок насекомых, относящихся к определенным семействам, в ископаемых комплексах*** на фоне общей динамики изменений. Число первых находок, в первый раз зафиксированных в палеонтологической летописи, взято как приближенный показатель их возникновения (реальное возникновение семейств летописью не фиксируется: в начале своей истории любой таксон редок и шансы его обнаружения малы). Точно так же число последних находок принято считать отражением интенсивности вымирания (выпадение группы из летописи аналогичным образом предшествует настоящему вымиранию). Более того, группа, однажды выпавшая из летописи, впоследствии может снова в ней объ-

явиться. Это означает, что вымирание насекомых — процесс обратимый. Однако, если группа исчезла из летописи навсегда, то это свидетельствует о ее вымирании. Таким образом, вымирание насекомых — процесс необратимый. Более того, группа, однажды выпавшая из летописи, впоследствии может снова в ней объ-

* Подробнее см.: Расницын А.П. Стратегия эволюционного успеха насекомых // Природа. 2015. №2. С.14—20.

** Обсуждению возможных причин посвящена отдельная публикация одного из авторов этой статьи: Расницын А.П. Когда жизнь и не думала умирать // Природа. 2012. №9. С.39—48.

*** Подробные данные об ископаемых комплексах см. в [1].

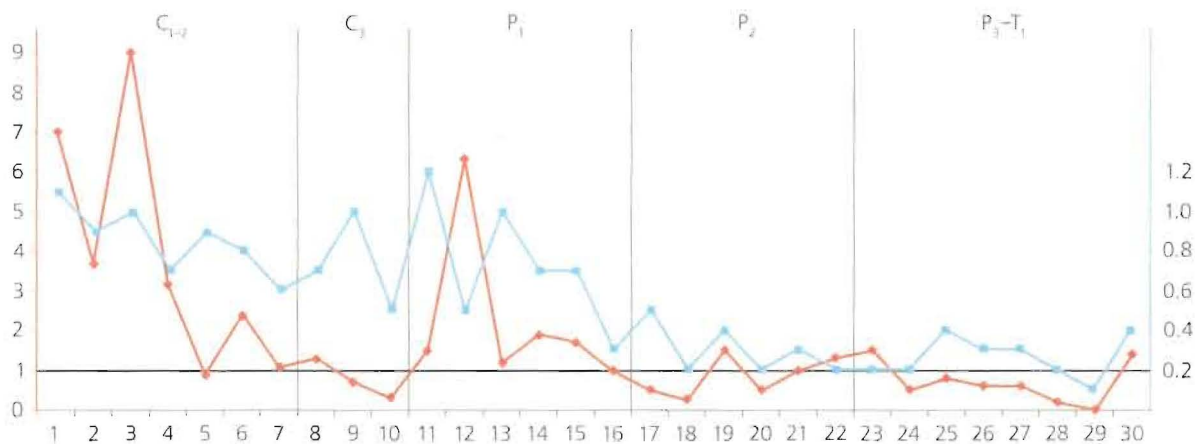


Рис. 1. Динамика состава семейств насекомых в последовательных ископаемых комплексах в течение палеозоя. Красная кривая и ось ординат слева — отношение числа первых и последних находок семейств как показатель направления изменений разнообразия: его роста или падения относительно нейтрального уровня (отмечен черной горизонтальной чертой), который соответствует равному числу первых и последних находок семейств в последовательных ископаемых комплексах насекомых. Синяя кривая и ось ординат справа — показатель интенсивности изменений независимо от их направленности (сумма первых и последних находок семейств, отнесенная к общему числу семейств в соответствующем комплексе). Геологическое время: C₁₋₂ — конец раннего и средний карбон; C₃ — поздний карбон; P₁ — ранняя пермь; P₂ — средняя пермь; P₃-T₁ — поздняя пермь и ранний триас. Местонахождения и комплексы ископаемых насекомых: 1 — Намюр А-В (Бельгия); 2 — Хаген-Форхалле и Кюхенберг (Германия); 3 — свита Тупо (Китай); 4 — Вестфал А-В (Германия); 5 — Вестфал С; 6 — Мазон-Крик (США); 7 — Вестфал D; 8 — кассимовский ярус (Россия); 9 — Коммантри (Франция); 10 — Монсо-ле-Мин (Франция); 11 — Каризо Аройо (США); 12 — Обора (Россия); 13 — сакмарский и артинский ярусы Южной Америки; 14 — Эльмо и Мидко (США); 15 — Кошелевская свита (Россия); 16 — Уфинский ярус (Россия); 17 — Сояна и Тихие Горы (Россия); 18 — Китяк (Россия); 19 — Калтан и Сарбала (Россия); 20 — Чепаниха и Костоваты (Россия); 21 — Каргала (Россия); 22 — Бор-Тологой (Монголия) и Караунгир (Казахстан); 23 — Ново-Александровка (Россия); 24 — Сурикова (Россия); 25 — Исады (Россия); 26 — Нормандиен (Южная Африка); 27 — Бельмонт (Австралия); 28 — Вязники (Россия); 29 — Вохминская свита (Россия); 30 — Бабий Камень и Тунгуска (Россия).

виться, но такие случаи сравнительно редки (эти группы называют *Lazarus taxa* — таксоны-Лазари). В итоге все количественные данные, основанные на палеонтологическом материале, носят приближенный характер, но иных данных у нас нет. Однако мы оперируем достаточно большим объемом наблюдений, поэтому результаты подтверждают друг друга и оказываются в итоге достаточно надежными. Действительно, в начале геологической истории разнообразие (число семейств насекомых) еще мало и роль случайных пропусков и находок велика, поэтому кривая в левой части графика неустойчивая (зубчатая), но дальше становится все более спокойной. Интенсивность изменений (оборот фауны) оценивается как сумма первых и последних находок, отнесенная к общему числу семейств в соответствующем комплексе ископаемых.

В общих чертах можно предположить, что в самом начале истории насекомых, до вестфальского века по европейской шкале, смена фауны носила позитивный характер — первые находки гораздо многочисленнее последних (высокое положение кривой). Затем следует постепенное снижение (относительный рост числа последних на-

ходок, свидетельствующий об интенсивном вымирании). При этом оборот фауны остается высоким гораздо дольше — до конца или почти до конца ранней перми. Если же приглядеться к деталям, можно заметить еще один короткий, но сильный всплеск формообразования в начале перми. Кроме того, отчетливо различаются периоды, когда преобладали умеренно позитивные и негативные смены (кривая проходит выше и ниже нейтрального уровня, соответственно). Умеренно позитивный характер смен наблюдался в среднем карбоне и, возможно, захватывал начало позднего (данные недостаточно надежны), и далее в ранней перми (включая уже упомянутый скачок в ее начале). Негативные смены замечены преимущественно в период средней и поздней перми. Новый этап позитивных смен наметился в конце изученного интервала в комплексах, датируемых в непосредственной близости границы перми и триаса. В первом приближении позитивная направленность смен (рост разнообразия насекомых) происходит на фоне общей интенсификации изменений (высокий оборот фауны), а негативная (обеднение фауны) — при ослабленной динамике.

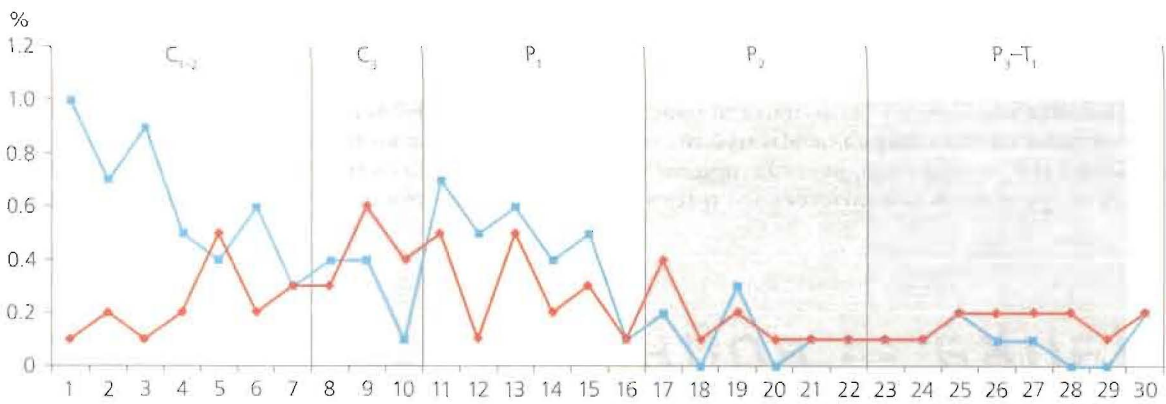


Рис. 2. Динамика появления и вымирания семейств насекомых в палеозое. Синяя кривая — доля первых находок семейств в составе последовательных ископаемых комплексов, красная — доля последних находок. Заливкой выделены этапы преимущественно негативной динамики, когда доля последних находок была выше доли первых.

Полученная картина оказалась не слишком понятна и потребовала более детального анализа. С этой целью процессы появления и вымирания семейств насекомых были рассмотрены отдельно (рис.2) и получены парадоксальные результаты. Если отвлечься от зубчатости кривой (обусловленной не всегда достаточным материалом и, вероятно, влиянием локальных условий), мы увидим низкий уровень вымирания в самом начале истории насекомых и в течение средней-поздней перми (кроме самого начала этого интервала). А более высокий уровень последних находок столь же стабильно поддерживался приблизительно с середины среднего карбона до начала средней перми. Уровень позитивных изменений (нормированное число первых находок) устойчиво снижается к концу карбона, подскакивает в начале перми, снова постепенно падает к концу ранней перми и остается на минимальном уровне до ее конца, чтобы снова немного подняться на самом пермотриасовом переходе.

Так, мы в очередной раз убедились, что знаменитое пермотриасовое событие по крайней мере в случае насекомых было, во-первых, не событием, а длительным процессом, занявшим примерно

20 млн лет (начало средней перми датируется 272.3 ± 0.5 , а конец поздней — 252.2 ± 0.5 млн лет*). Во-вторых, состояло оно не в массовом вымирании насекомых, а наоборот, в длительном торможении их диверсификации (дивергентной эволюции — образования в процессе исторического развития нескольких новых групп от одной предковой). В-третьих, кризис биоразнообразия из-за торможения диверсификации в конце перми оказывается не уникальным событием. В конце карбона, опять-таки на пороге серьезных изменений в фауне насекомых, когда появляется много новых отрядов и надотрядов [4], произошел такой же, только более кратковременный этап преобладания негативных тенденций в эволюции класса. Уж не с общим ли правилом мы столкнулись?

Здесь, конечно, напрашивается вопрос — почему?! Что может затормозить дивергентную эволюцию организмов, если усиленного вымирания не происходит, т.е. нет серьезных оснований предполагать ухудшения условий и вообще какого-то внешнего давления? Пока на этот счет существует только гипотеза, основанная на эпигенетической теории эволюции и предложенная одним из авторов этих строк (А.П.Расницыным), о чем уже рассказывалось три года назад в статье «Когда жизнь и не думала умирать».

* stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2015-01.pdf

Литература

1. *Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A.* Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian // *Paleontological Journal*. 2015. V.49. №12. (in press).
2. *Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al.* Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontological Journal*. 2013. V.47. №7. P.641—832.
3. *Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А.* Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский — оленекский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия // *Журн. общ. биол.* 2013. Т.74. №1. С.43—65.
4. *History of Insects / Eds. A.P.Rasnitsyn, D.L.J.Quicke.* Dodrecht, 2002.