

Когда жизнь и не думала умирать

А.П.Расницын

Голод, болезни, мор, войны, цунами, ураганы и т.д. — жизнь людей во все времена висела на волоске. Неудивительно, что начиная с легенды о Всемирном потопе человеческую мысль притягивали идеи мировых катастроф и вымираний. Когда же эволюция жизни на Земле стала очевидностью, изучение прошлых катастроф стало respectable, а затем и модным занятием, вылившимся в бесчисленное множество публикаций и теорий, связывающих разнообразные бедствия и кризисы с другими фактами и закономерностями эволюции. Последние десятилетия особенно популярными стали гипотезы закономерности и регулярности массовых вымираний, в том числе и космически обусловленных («астероидная зима» и подобные апокалипсические картины).

Наиболее известный и активно обсуждаемый даже в непрофессиональной среде пример массового вымирания — это, конечно, история с динозаврами в конце мелового периода. Однако самыми обоснованными, подкрепленными научными фактами и наблюдениями (парадигмальными) ученые считают события, произошедшие на границе перми и триаса, или палеозоя и мезозоя. Их издавна связывают с крупнейшим массовым вымиранием различных таксонов в море и на суше, после которого ощущалось сильное обеднение био-



Александр Павлович Расницын, доктор биологических наук, заведующий лабораторией артропод Палеонтологического института им. А.А.Борисяка РАН, научный сотрудник Музея естественного знания (Лондон). Заслуженный деятель науки РФ (2001), кавалер ордена Дружбы (2012). Область научных интересов — палеонтология, филогения и систематика насекомых, а также эволюционная теория, принципы филогенетики, таксономии и зоологической номенклатуры.

ты в течение всего раннего триаса. «Когда жизнь почти умерла» — так озаглавил книгу об этом времени британский палеонтолог М.Дж.Бентон [1].

Общепринятое мнение о пермтриасовом рубеже отражено в соответствующей главе «Википедии»: «Массовое пермское вымирание (неформально именуемое как англ. *The Great Dying* — великое вымирание, или как англ. *The Greatest Mass Extinction of All Time* — величайшее массовое вымирание всех времен) — одно из пяти массовых вымираний, сформировало рубеж, разделяющий такие геологические периоды, как пермский и триасовый, и отделяет палеозой от мезозоя, примерно 248 млн лет назад. Является одной из крупнейших катастроф биосферы в истории Земли, привело к вымиранию 96% всех морских видов и 70% наземных видов позво-

ночных. Катастрофа стала единственным известным массовым вымиранием насекомых, в результате которого вымерло около 57% родов и 83% видов всего класса насекомых. Ввиду утраты такого количества и разнообразия биологических видов восстановление биосферы заняло намного более длительный период времени по сравнению с другими катастрофами, приводящими к вымираниям. <...> В настоящее время у специалистов отсутствует общепринятое мнение о причинах вымирания. Рассматривается ряд возможных причин: катастрофические события (усиление вулканической деятельности в Сибири — наиболее вероятное предположение; падение одного или многих метеоритов либо столкновение Земли с астероидом диаметром в несколько десятков километров); постепенные изменения окружающей

© Расницын А.П., 2012



Местонахождение Исады, где за последние годы нами собрана крупнейшая в мире коллекция позднепермских насекомых (около 3.5 тыс.), расположено на обрывистом левом берегу р. Сухона недалеко от Великого Устюга. Здесь обнажаются породы верхов северодвинского яруса, нижнего подразделения верхней перми.

Фото Д.С.Копылова

среды (повышение сухости климата, изменение океанических течений и/или уровня моря под влиянием изменений климата). <...> Наиболее распространена гипотеза, согласно которой причиной катастрофы явилось излияние траппов (вначале относительно небольших эмейшаньских траппов около 260 млн лет назад, затем колоссальных сибирских траппов 251 млн лет назад). С этим могли быть связаны вулканическая зима, парниковый эффект из-за выброса вулканических газов и другие климатические изменения, повлиявшие на биосферу».

Результаты наших исследований оказались во многом неожиданными и не согласующимися с доминирующими представлениями: похоже, жизнь на перм-триасовом переходе, вопреки Бентону, и не думала умирать. По крайней мере на континентах. Мы изучали насекомых, которых, как известно, в море почти нет, зато на суше и в пресных водах они встречаются практически везде, где возможна жизнь. Работы проводились на севере и востоке Русской платформы

(Архангельская, Вологодская, Костромская, Ярославская и Владимирская области), где континентальные отложения конца перми и начала триаса образуют самую полную и подробную палеонтологически охарактеризованную последовательность в мире. Важным дополнением к этим материалам служат находки в межтрапповых отложениях Сибири, образовавшихся в промежутках между именно теми вулканическими излияниями, которые, как считается, и вызвали катастрофу. Еще один контроль — сведения о насекомых, живших в тот же временной интервал, но в совсем других местах — на древнем континенте Гондвана, на территории нынешних Австралии и Южной Африки.

Процессы преобразования биоты мы анализировали, считая разными способами изменения в составе семейств насекомых в локальных палеонтологических комплексах (из конкретных местонахождений или их групп, близких по расположению и возрасту). Таких комплексов у нас было 15. Замечу, когда речь идет о континентальных отложениях,

которые образуются в условиях, гораздо более изменчивых в пространстве и во времени, чем морские осадки, стратиграфия (определение геологической и временной последовательности и их корреляции) — всегда очень сложная проблема. По сути это своего рода лоскутное одеяло, и сопоставление его лоскутков — мягко говоря, нетривиальная задача. Ведущий метод стратиграфии континентальных отложений — сравнение состава ископаемых организмов и упорядочение отложений по фауне и флоре. Семейства насекомых — сравнительно новый и мало используемый инструмент стратиграфии, однако они уже зарекомендовали себя как оптимальный объект для расчетов, поскольку достаточно многочисленны (в нашем случае их было 115) и в то же время широко распространены, чтобы можно было надеяться на получение осмысленных и устойчивых результатов. И наша попытка, предпринятая в рамках проекта, о котором идет речь, дала вполне убедительные результаты. Те, кому интересны подробности, смогут узнать их из наших публикаций, которые в скором времени выйдут из печати [2, 3]. Здесь же я обращаюсь к сложившейся в итоге картине изменений разнообразия насекомых, а также к тем следствиям и идеям, которые возникли в размышлениях над этой картиной.

Картина изменений

Из многих вариантов, подробно обсуждаемых в упомянутых публикациях, представим только те, что кажутся более надежными и информативными (рис.1). Мы выяснили, что нормированное число семейств в комплексах, приближенно отражающее их разнообразие (толстая линия на рис.1,а), сильно и хаотично колеблется вокруг некоторого постоянного уровня. Почти параллельно ему колеблется и уровень оборота фауны (тонкая линия),

показывающий интенсивность ее обновления во времени. Это означает, что суммарная доля появляющихся и исчезающих (возникающих и вымирающих) семейств сохраняется приблизительно пропорционально нормированному общему числу семейств в комплексе. Из этого следует, что вблизи пермотриасовой границы не происходило явного ускорения обновления состава насекомых.

Два других показателя, рассчитанных для нашей последовательности ископаемых комплексов (рис.1,б), позволяют детализировать картину. Отношение числа семейств древней и молодой когорты (показано толстым пунктиром) вначале снижается быстро, затем замедляется и почти достигает нуля на пограничном межтрапповом уровне, когда древних семейств практически не остается. Негативные процессы (вымирания) преобладали в конце перми (тонкий пунктир, отражающий отношение числа первых и последних находок семейств в северодвинском и особенно вятском ярусах верхней перми, уходит в правой части графика ниже единицы по оси ординат). Казалось бы, это подтверждает гипотезу позднепермского вымирания, однако ей явно противоречит резко позитивный баланс — возникновение семейств на переходном межтрапповом уровне (линия проходит выше единицы). Сомнения еще больше усилились, когда мы рассмотрели появление и исчезновение семейств порознь (рис.1,в). Оказывается, в конце перми вымирание отнюдь не усиливалось. В интервале от Нормандиена до межтрапповых отложений оно лишь колебалось вокруг некоторого устойчивого уровня. Напротив, появление новых семейств от Бельмонта к Недуброву резко падает, и лишь в межтрапповых комплексах вновь подскакивает много выше уровня вымираний. Фактически, если не учитывать относительно бедный и малопоказательный ком-



Обнажение пород недубровской пачки (вохминский горизонт, переходный пермотриасовый интервал) на левом берегу р.Кичменга у д.Недуброво Вологодской области, откуда собрана небольшая, но очень важная коллекция насекомых. Предположительно эти отложения соответствуют времени излияния сибирских траппов, т.е. пику пермотриасового события.

Фото Е.В.Карасева

плекс Соколовой, график описывает почти непрерывное сильное падение темпов возникновения новых таксонов (диверсификации) начиная с Исад, т.е. с конца предыдущего северодвинского века поздней перми.

Итак, в конце перми не было массового вымирания семейств насекомых, а было, наоборот, подавление их диверсификации. Кроме того, восстановление позитивной динамики разнообразия насекомых произош-



Самое позднее пермское местонахождение Вязники (верхи вятского яруса, обнажение у д. Балымотиха, Владимирская обл.).

Фото автора

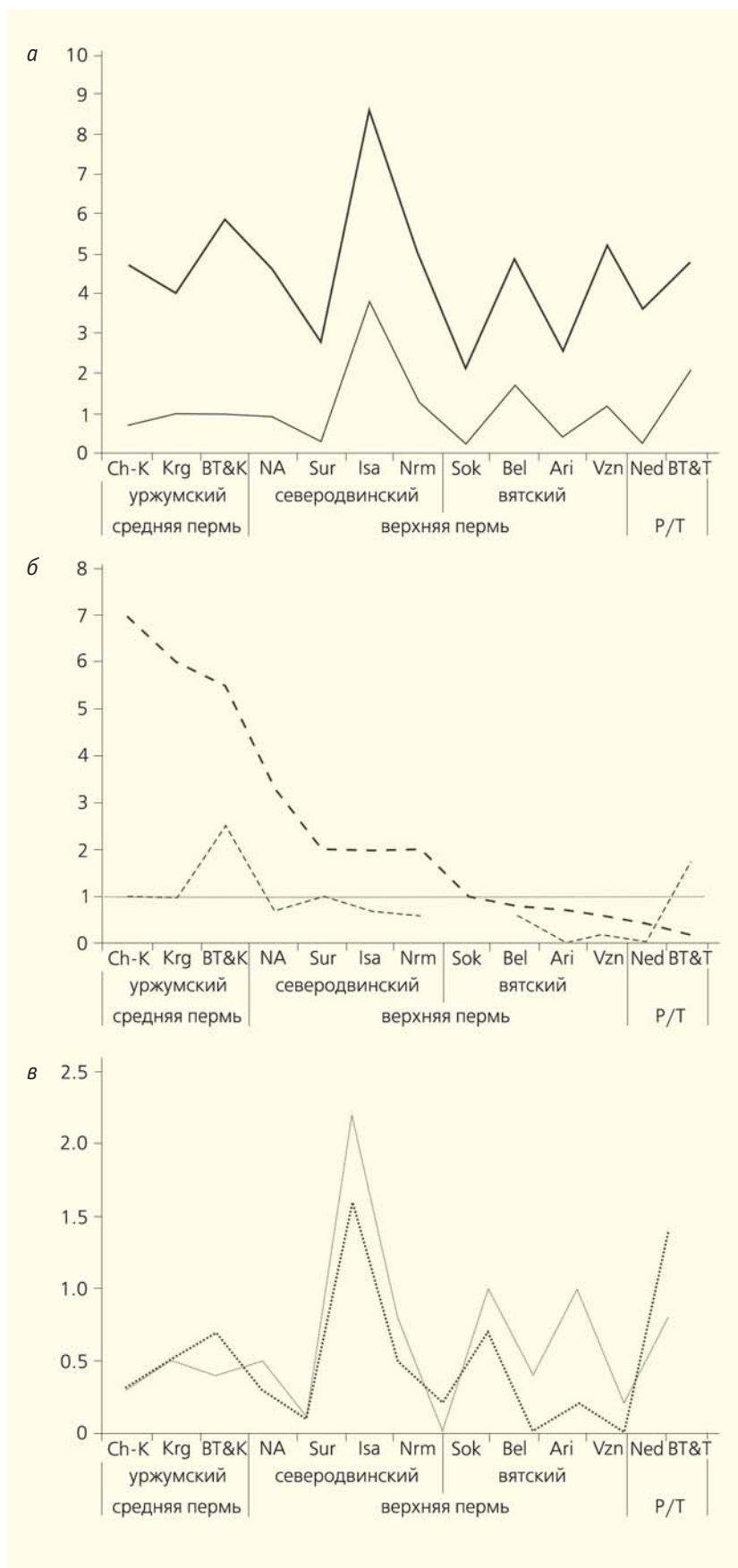


Рис.1. Динамика семейств насекомых, сокращенная последовательность комплексов (Бор-Тологой объединен с Караунгиром, Бабий Камень — с Тунгусской), выстроенная по индексу облика фауны (Pz/rPz); а: толстая линия — нормированное число семейств, тонкая линия — оборот фауны; б: — толстая штриховая линия — индекс облика фауны (Pz/rPz), тонкая штриховая линия — индекс обновления фауны (отношение числа первых и последних находок); в: толстый пунктир — нормированное число первых находок семейств (условно — число возникших семейств), тонкий пунктир — нормированное число последних находок семейств (условно — число вымерших семейств). Комплексы: Ch-K — Чепаниха + Костоваты (Удмуртия), Krg — Каргала (Оренбургская обл.), BT&K — объединенный комплекс Бор-Тологая и Караунгира, NA — Ново-Александровка (Оренбургская обл.), Sur — Суриеково (Кемеровская обл.), Isa — Исады (Вологодская обл.), Nrm — Нормандиен (Южная Африка), Sok — Соколова II (Кемеровская обл.), Bel — Бельмонт (Австралия), Ari — Аристово (Вологодская обл.), Vzn — Вязники (Балымотиха и Соковка, Владимирская обл.), Ned — Недуброво, BK&T — объединенный комплекс Бабьего Камня и Тунгуски. Pz — древняя когорта семейств (число семейств, возникших до начала изученного интервала — до уржумского века средней перми, и не переживших его конца, т.е. вымерших не позднее раннего триаса). Соответственно, rPz — молодая когорта, т.е. число семейств, возникших на изученном интервале (не раньше уржума) и переживших его конец (доживших как минимум до реднего триаса). Нормирование числа семейств того или иного типа производилось путем деления числа семейств на натуральный логарифм числа ископаемых насекомых, собранных в соответствующих местонахождениях. Объединение некоторых комплексов, близкий возраст которых достаточно хорошо обоснован, вызвано объемом расчетов, превышающим ресурс доступного оборудования, который оказался необходимым для обсчета полного набора комплексов по некоторым из использованных параметров [2, 21].

ло не в среднем триасе, как это принято считать, а на, казалось бы, самом драматическом рубеже — точно во время катастрофического излияния сибирских траппов.

Проанализировать динамику разнообразия семейств насекомых на рубеже перми и триаса можно еще одним способом — сравнением числа семейств, зафиксированных на разных этапах изученного интервала. В его начале, в уржумском веке средней перми, обнаружено 59 семейств, в следующем северодвинском веке поздней перми — 87, в ее последнем, вятском, веке — 47, а на переходном пермотриасовом этапе (Недуброво и межтрапповые комплексы) плюс то немногое, что мы знаем из несомненного раннего триаса, — всего 40 семейств. Обедненность вятской и раннетриасовой фаун налицо: там найдено вдвое меньше семейств, чем в предшествующее северодвинское время (соответственно, 54 и 46%). Однако у этой обедненности, помимо напрашивающегося объяснения — позднпермского вымирания, есть еще одно. Существует довольно много так называемых проходящих семейств — найденных до и после того или иного интервала, но не на нем самом. Они, несомненно, существовали все это время, но не везде их ископаемые остатки удалось найти. Если мы учтем эти семейства, картина заметно изменится: в уржумское время общее число семейств будет 80, в северодвинское — 96, в вятское — 67, в переходное и в раннем триасе — 64. Теперь две последние цифры отличаются от предыдущей всего на треть. Если же мы нормируем все эти числа по объему изученного материала [2, 3], то картина изменится еще сильнее. Нормированные числа равны соответственно 10.4, 11.3, 8.3 и 9.4, что для вятского и раннетриасового этапов будет составлять соответственно около трех четвертей (73%) и четырех пятых (83%) северодвинского разнообразия.

Противоречия

Мы убедились, что у насекомых не было массового вымирания на рубеже перми и триаса. Этот вывод не нов [4, 5], но он, напоминая еще раз, противоречит мнению многих ученых, в том числе квалифицированных. Важно понять масштаб этого противоречия (касается ли это только пермотриасового кризиса, или же это общая картина) и его причины. Может быть, это насекомые ведут себя совсем не так, как другие организмы, или же дело в несовершенстве методов анализа и рассуждений, лежащих в основе гипотезы массовых вымираний. Или и то и другое вносит свой вклад в противоречие.

Различия динамики разнообразия у насекомых и у других, более традиционных объектов такого анализа, прежде всего морских организмов, действительно существуют (рис.2). Это ожидаемый высокий уровень динамики изменений, без которого насекомые не могли бы набрать того колоссального разнообразия, которого они достигли. Однако в нашем контексте это обстоятельство не слишком значимо. Другое бросающееся в глаза отличие — резкий скачок разнообразия в эоцене — тем более не должно учитывать-

ся. Этот скачок обусловлен ростом не исходного разнообразия, а изученности ископаемых насекомых, поскольку поздним эоценом датирована хорошо изученная и потому огромная фауна балтийского янтаря. Если бы ее не было, предшествующая часть кривой шла бы круче, т.е. сближалась бы с кривой для морских животных постепенно, а не скачком.

По существу остаются только два отличия. Во-первых, «кривая насекомых» более хаотична, что с очевидностью объясняется их недостаточной изученностью по сравнению с другими, традиционными объектами палеонтологии. Во-вторых, все минимумы на месте предполагаемых массовых вымираний морских организмов — у границ перми и триаса, триаса и юры, мела и палеогена — здесь тоже присутствуют, но гораздо слабее выражены. Это различие уже прямо относится к нашей теме, но и оно вполне объяснимо. Дело в том, что морская среда при всем ее разнообразии несравненно более стабильна, чем условия на суше и в континентальных водоемах, и гораздо менее расчленена, чем разделенные мириадами разного рода барьеров континентальные биоты и биотопы. Если мы гово-

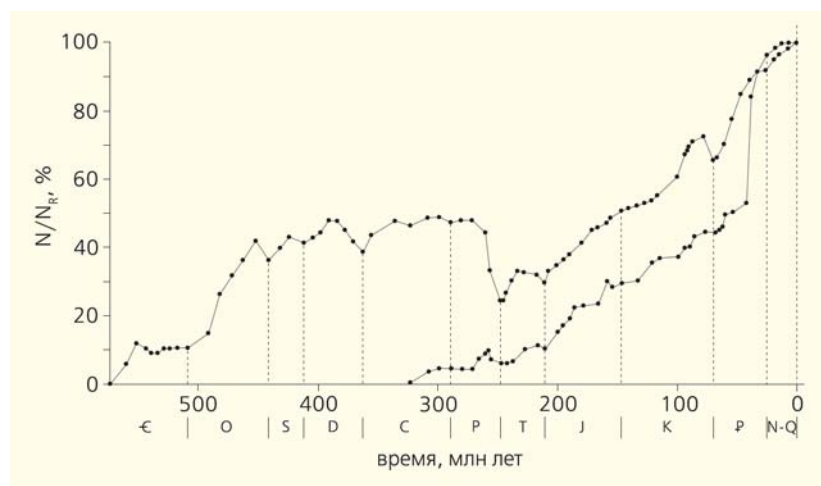


Рис.2. Разнообразие семейств морских организмов (верхняя кривая [4]) и насекомых (нижняя кривая [5]). Точки показывают число семейств на границах веков (ярусов) геологической шкалы в процентах от общего числа семейств соответствующей группы, известных в ископаемом состоянии (N/N_0).

рим не о видах, а об относительно широко распространенных старших таксонах, таких как семейства, то при неблагоприятных изменениях обитатели континентов гораздо чаще, чем морские, смогут найти малоизмененные убежища и избежать вымирания. Контраст между видимым резким обеднением известных нам фаун насекомых вблизи границы перми и триаса и очень скромным числом семейств, действительно вымерших в то время, хорошо иллюстрирует нашу схему. В целом же можно сделать вывод: по динамике биоразнообразия насекомых сходны с другими организмами, но по сравнению с обитателями морей менее склонны к массовым вымираниям. Изменения, коснувшиеся всей биоты суши и континентальных водоемов и отдельно насекомых, сходны [4]. Поскольку биота континентов составляет (и составляла, по крайней мере, с перми) подавляющую часть биоты Земли, именно поведение насекомых следует считать характерным для биосферы в целом.

Фазы кризиса

Теперь вернемся к вопросу, насколько особенности динамики разнообразия насекомых в окрестностях пермотриасового события свойственны другим аналогичным событиям. Единственный случай такого рода, доступный сейчас для сравнения, — меловой биоценотический кризис, которому были посвящены наши более ранние исследования [6—11]. В них охвачен значительно более широкий интервал (конец юры и весь мел), но выполнены более простыми методами и на широком, но менее детально проработанном материале, не позволяющем делать очень детальное сопоставление. Тем не менее тогда удалось выявить характерную этапность процесса. Он был интерпретирован как биоцено-

тический кризис, и были выделены четыре его фазы — подготовительная, парадоксальная, драматическая и успокоительная [9]. Подготовительной фазе свойственно быстрое снижение доли вымерших семейств (в нашем случае им соответствует когорта древних семейств). В парадоксальной замедляется появление новых семейств и временно увеличивается доля вымерших (архаизация фауны). Драматическую фазу отличает ускоренное обновление фауны, успокоительную — снижение темпа обновления фауны до фонового уровня, прежде всего за счет торможения вымирания. Особо отмечено, что в успокоительной фазе «вымирание быстро прекращается, а появление продолжается, временами даже усиливаясь. Очевидно, в результате кризиса возникли сообщества гораздо более емкие, чем прежде» [9].

Нынешние результаты показывают определенное, хотя и неполное сходство с выводами по меловому кризису. Подготовительной фазе кризиса в нашем случае, по-видимому, соответствует уржумское время, когда происходило резкое снижение доли древних семейств, но баланс смен оставался позитивным или нейтральным (см. рис.1). В северодвинское и вятское время доля древних семейств продолжала быстро снижаться, но не столько за счет появления молодых, сколько из-за продолжающегося вымирания древних, потому что новообразование было подавлено и баланс смен удерживался негативным — фауна обеднялась. Этот этап, вероятно, соответствует сильно растянутой парадоксальной фазе кризиса. Правда, архаизация фауны, описанная для мелового кризиса на этой фазе, здесь в явном виде (как временное увеличение доли древних семейств) не выражена.

Начало драматической фазы могут представлять переходные пермотриасовые комплексы, особенно межтрапповые, для

которых характерны резкое доминирование позитивных процессов над негативными и, возможно, общая активизация обновления фауны. Проверка этой гипотезы — дело дальнейших исследований. Драматическая фаза кризиса на нашем материале представлена в лучшем случае самым ее началом, а успокоительная не выражена вовсе, и о ней можно сказать немного. Ясно только, что почти полного прекращения вымирания семейств насекомых, как в палеогене и неогене, в мезозое не происходит. Однако неудержимый рост разнообразия насекомых, описанный для поздней и послемеловой ситуации, не менее ясно выражен и после пермского кризиса. В палеозое разнообразие семейств насекомых, по версии В.Ю.Дмитриева, росло медленно (нижняя кривая на рис.2) и завершилось небольшим снижением во второй половине перми и в начале триаса, а со среднего триаса и донныне происходит стабильный быстрый рост с едва заметным снижением его темпов с конца юры до конца мела.

Таким образом, события в окрестностях границы перми и триаса, отраженные в составе последовательных комплексов семейств насекомых, носили довольно сложный характер, в определенной степени сходный с многофазным меловым биоценотическим кризисом. По аналогии можно говорить и о пермотриасовом биоценотическом кризисе. Однако здесь кризис в еще большей степени, чем в мелу, проявлялся не в негативных процессах (массовом вымирании), а в преобразовании самой структуры сообществ. Возникшая после преобразования новая ценоценотическая структура оказалась настолько емкой, что дала возможность быстрому и практически непрерывному росту таксономического разнообразия насекомых в течение всего мезокайнозоя, лишь с некоторым замедлением в мелу. Поскольку картина таксономи-

Отпечатки фрагментов насекомых древнейших семейств:

a — *Protereismatidae*, характерного представителя древней когорты, существовавшего в течение почти всего пермского периода. Последние его находки, в том числе изображенный здесь фрагмент крыла, сделаны в верхнесеверодвинских отложениях в Исадах.

б — *Caloneuridae* из вымершего отряда *Caloneurida*, возникших до начала изученного интервала и не переживших его конца. Этот отряд был, вероятно, ранним ответвлением ствола, давшего начало и насекомым с полным превращением (жуки, бабочки, осы и многие другие), и хоботным и их родичам (цикадки, клопы, тли, а также трипсы, сеноеды, вши и им подобные). На фото *Eohymen maculipennis* из отложений уржумского яруса в Каргале Оренбургской обл.

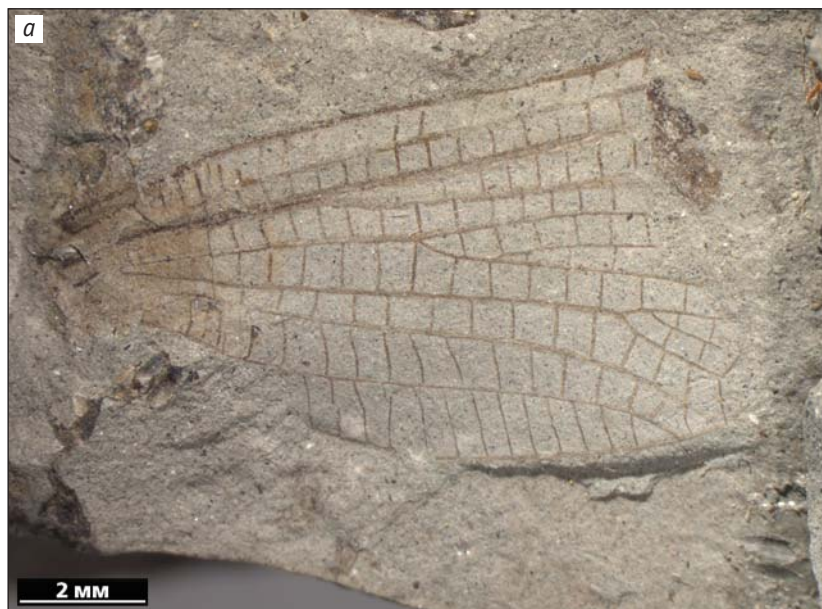
в — *Moravohymenidae* из другого вымершего отряда *Mischoptera* или *Megascoptera* (новый, еще не описанный из местонахождения Исады в Вологодской обл.). Мисхоптеридовые близки более известному, тоже вымершему отряду палеодиктиоптер.

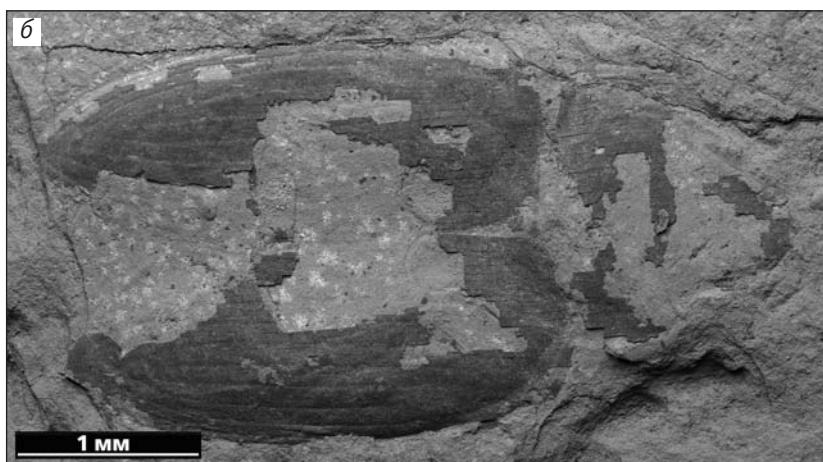
г — *Soyanopteridae* из вымершего в основном каменноугольного отряда *Eoblattida*, предкового для прямокрылообразных насекомых в широком смысле (инфраотряд *Gryllones*, иначе *Polyneoptera*). На фото *Poldarsia relicitaria* из Исад.

Фото Н.Д.Синиченковой (*a*),
А.П.Расницына (*б*) и Д.С.Аристовой (*в, г*)

ческой динамики насекомых на уровне семейства, как уже отмечалось, сходна с той, что рисуют для морских организмов (см. рис.2), можно предположить, что реорганизация сообществ не касается одних только насекомых, а была общим важным (важнейшим?) аспектом и результатом многих, если не всех кризисов в развитии биосферы.

Из всего этого следует, что биотическое событие конца перми следует считать ключевым к дальнейшему развитию биосферы Земли, даже если оно и не сопровождалось массовым вымиранием (по крайней мере в случае насекомых). Однако





Отпечатки фрагментов насекомых семейств молодой когорты, которые возникли на изученном интервале и пережили его (по крайней мере до среднего триаса): *a* — веснянка семейства Eustheniidae (отряд Perlida) из позднесеверодвинского местонахождения Исады. До сих пор эвстенииды были известны только из современной фауны и из верхнепермских отложений Австралии. Ничего удивительного: очень многие насекомые, сейчас характерные для южных материков — наследников древнего суперконтинента Гондвана (Африка, Австралия, Антарктида, Южная Америка, а также п-ов Индостан), в прошлом были распространены более или менее всесветно.

б — жук семейства Trachyrachidae, близкого к обычным жужелицам. Трахипахиды впервые появляются в межтрапповых отложениях Сибири и доживают донныне как малочисленные и мало разнообразные реликты.

в — ручейник вымершего семейства Cladochoristidae (отряд Phryganeida, или Trichoptera), известного начиная с конца северодвинского века средней перми (Исады, Нормандиен) и до позднего триаса (в Киргизии и Австралии). Изображенное крыло найдено в Исадах.

Фото Н.Д.Синиченковой (*a*), Р.А.Ракитова (*б*), Д.С.Аристова (*в*)

при всей его важности мы не можем сказать, в чем конкретно оно состояло и чем было вызвано или хотя бы спровоцировано. Для мелового события была предложена гипотеза биоэкологического кризиса, вызванного широким распространением покрытосеменных растений, перхвативших ранние стадии мезозойских сукцессий и тем опрокинувших всю систему мезозойских биоценозов [6, 7, 12]. Однако эта гипотеза, получившая достаточно широкую известность [13], столкнулась с определенными трудностями. «Ангиоспермизация мира» [14, 15] реально началась в середине мелового периода (в альбском веке), а меловое событие («меловой биоэкологический кризис») — в конце юры [8, 9]. Не помогает даже, если к объяснению привлечь, следуя логике К.Ю.Еськова [13], проангиоспермов («предпокрытосеменных» — голосеменных, сходных с покрытосеменными по некоторым, часто по многим признакам [14]). Их развитие идет весьма постепенно, и некоторые функции покрытосеменных (например, энтомофилия) появляются у голосеменных по крайней мере в ранней перми [16]. С другой стороны, основное событие в море произошло в самом конце мела, 40 млн лет после начала активной ангиоспермизации мира, и объяснять его как афтершок ангиоспермизации — все-таки некоторая натяжка.

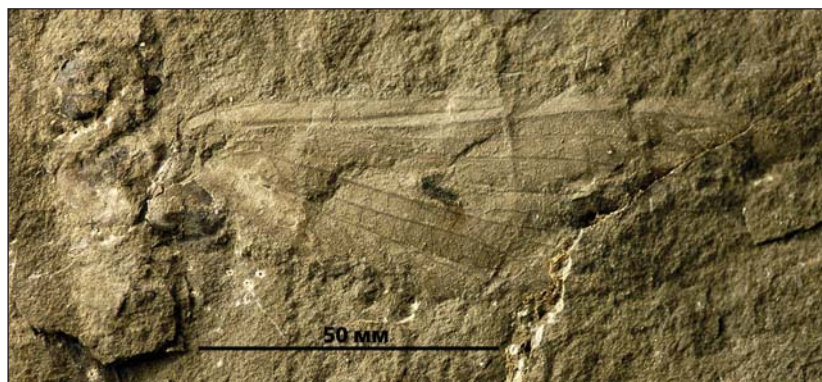
Самая главная проблема состоит даже не в этом. И не в том, что для позднепермского события пока не находится сколько-нибудь убедительного аналогичного объяснения. На мой взгляд, главная проблема в том, что оба разбираемых события происходили на этапе подавленной диверсификации накануне вспышки возникновения новых семейств, причем этот этап охватывает около 10 млн лет — чуть ли не всю позднюю пермь. Привычные палеонтологические и эволюционные факторы никак не объясняют этот

феномен, поскольку это даже не стазис, а избирательное торможение только возникновения новых семейств, тогда как вымирание продолжается в прежнем темпе. Без объяснения, хотя бы самого предварительного, этого парадокса трудно сконструировать гипотезу о причинах позднепермского и мелового событий.

В действительности такое объяснение, как оказалось, уже предложено, причем довольно давно. Удивительно, но предложил его я уже после обнаружения парадокса, однако вне всякой связи с парадоксальной фазой кризиса. Эту связь я усмотрел, увы, только сейчас. Но сначала придется отвлечься, поскольку речь пойдет об эпигенетической теории эволюции и в частности о гипотезе адаптивного компромисса. К сожалению, здесь невозможно дать обоснование этой далеко не общепринятой гипотезе [17, 18], можно лишь попытаться ее очень кратко очертить.

Реалистичная гипотеза

Эпигенетическая теория (на самом деле, конечно, гипотеза, но такова привычная терминология) признает важнейшим онтогенетический, а не молекулярный уровень организации живого. Ее основу составляют морфогенетические механизмы, формирующие пути развития (креоды), а молекулярные механизмы выполняют важную функцию переключателей и модераторов, сопрягающих креоды в целостную систему, регулирующие и тонко настраивающие их деятельность. Эволюционно важный аспект эпигенетики составляет концепция адаптивного компромисса. Из-за упомянутых тесных связей между структурами организма при их становлении и функционировании организация живого существа оказывается напряженным компромиссом между необходимостью одновремен-



Найденный в межтрапповых отложениях Тунгусского бассейна отпечаток крыла насекомого семейства *Tunguskapteridae*, которое относится к отряду тараканосверчков (*Grylloblattida*), обильному в перми, а ныне редкому, малозаметному, и в отличие от древних форм, совершенно бескрылому. Тунгускаптериды тоже давно вымерли, но появились еще в пределах изученного нами интервала и перешагнули его верхнюю границу, дожив до позднего триаса, поэтому семейство *Tunguskapteridae* тоже отнесено к молодой когорте.

Фото автора

ной оптимизации каждой из его адаптивных функций. Перед лицом отбора живые существа предстают не мягкой глиной в руках гончара, а хрупким и капризным материалом, из-за чего вымирание популяций и видов происходит постоянно и повсеместно, а успешная эволюция оказывается непредсказуемой. Даже в изменчивой среде некоторые виды не меняются многие миллионы лет (эволюция забуферена), потому что «эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменению» [19. С.353]. Однако это блокирование эволюции не может быть фатальным: «Сколь высоко ни поднялась бы устойчивость (забуференность) эпигенотипа даже заметной части обитателей нашей планеты, даже большие катаклизмы вряд ли будут серьезно угрожать разнообразию жизни на Земле, если, конечно, иметь в виду эволюционно значимые отрезки времени. Даже <...> когда заметная часть биоразнообразия, «закосневшая» в совершенстве и, стало быть, жесткости своих эпигенотипов, окажется существенно «прореженной»

очередным субглобальным оледенением, астероидной либо ядерной зимой или подобным апокалипсисом, выжившие виды попадут в ситуацию неполных сообществ с существенно ослабленными конкурентными отношениями. Это будет провоцировать быструю инадаптивную эволюцию, и тем более быструю, чем более обширной была «прополка» ... Правда, наш оптимизм не распространяется так далеко, чтобы обещать новые сообщества похожими на прежние. Как известно, вымирание даже в окрестностях границы перми и триаса было хотя и масштабным, но не подавляющим... Очевидно, сама структура морских сообществ радикально изменилась, дав место гораздо большему росту биоразнообразия» [20. С.20—21].

Последняя цитата, написанная 10 лет назад вне всякой связи с периодизацией этапов кризиса, похоже, предлагает гипотетический механизм его парадоксальной фазы. По-видимому, обновление биоты в подготовительную фазу кризиса (вымирание многих семейств древней когорты) существенно увеличивает в ее составе долю групп, «закосневших в совершенстве» своей организации. Дальнейшие

изменения условий, даже вполне ординарные по своему характеру, продолжают снимать свой урожай вымирания, но диверсификация, заторможенная хорошо сбалансированной структурой эпигенотипа многих групп, не восполняет эти потери. Биота беднеет, ее упаковка становится все более рыхлой и неполной, что снижает требования к приспособленности ее членов, и в частности к сбалансирован-

ности их эпигенотипа. Когда это снижение приближается к некоторому критическому значению, любое дальнейшее изменение может оказаться триггером, спусковым крючком, запускающим лавинообразную диверсификацию, и при счастливых обстоятельствах — более или менее глубокое преобразование структуры сообществ.

Конечно, мы пока ничего не знаем ни о положении упомя-

нутого рубежа, ни тем более о существе преобразований биоты, которые могли бы значительно увеличить ее емкость. Но высказанная гипотеза по крайней мере указывает направление, где можно искать и где есть шанс приблизиться к ответу на эти вопросы. Нужно работать дальше, но хорошо было бы, если бы кто-то еще из коллег присоединился к нашим поискам. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект 09-04-01241.

Литература

1. *Benton M.J.* When life nearly died: the greatest mass extinction of all time. L., 2005.
2. *Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А.* Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский-оленекский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия // Журнал общей биологии. 2013. Т.74 (в печати).
3. *Aristov D.C., Bashkuev A.S., Vasilenko A.S. et al.* Fossil insects of the Middle and Upper Permian of the European Russia // *Paleontol. Journ.* 2013 (in press).
4. *Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г.* Эволюция таксономического разнообразия. М., 2001.
5. *Dmitriev V.Yu., Ponomarenko A.G.* Dynamics of insect taxonomic diversity // *History of Insects / Eds A.P.Rasnitsyn, D.L.J.Quicke.* Dordrecht, 2002. P.325—331.
6. *Родендорф Б.Б., Жерихин В.В.* Палеонтология и охрана природы // *Природа.* 1974. №5. С.82—91.
7. *Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В.* Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // *Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых.* М., 1988. С.208—215.
8. *Расницын А.П.* Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // *Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых.* М., 1988. С.191—207.
9. *Расницын А.П.* Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // *Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология / Ред. Б.С.Соколов.* М., 1989. С.35—40.
10. *Расницын А.П.* История палеоэнтомологии и история насекомых // *Природа.* 1990. №6. С.66—80.
11. *Бугдаева Е.В., Волынец Е.Б., Голозубов В.В. и др.* Флора и геологические события середины мелового периода (Алчанский бассейн, Приморье). Владивосток, 2006.
12. *Zberikhin V.V.* Ecological history of terrestrial insects // *History of Insects / Eds A.P.Rasnitsyn, D.L.J.Quicke.* Dordrecht, 2002. P.331—388.
13. *Еськов К.Ю.* История Земли и жизни на ней. М., 2000.
14. *Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989.
15. *Пономаренко А.Г.* Палеобиология ангиоспермизации // *Палеонтологический журнал.* 1998. №4. С.3—10.
16. *Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P.* Plant remains from the guts of fossil insects: evolutionary and paleoecological inferences // *Proceedings of the First Palaeoentomological Conference.* Moscow, 1998. Bratislava, 1999. P.65—72.
17. *Расницын А.П.* Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоценотические кризисы / Ред. Л.П.Татаринов, А.П.Расницын.* М., 1987. С.46—64.
18. *Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и эволюционная теория // *Эволюция и биоценотические кризисы.* М., 1987. С.76—124.
19. *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
20. *Расницын А.П.* Процесс эволюции и методология систематики // *Труды Русского энтомологического общества.* СПб., 2002. Т.73.
21. *Rasnitsyn A.P., Aristov D.C., Rasnitsyn D.A.* 3.1. Insects of the permian and early triassic (urzhumian-olenekian ages) and the problem of the permian-triassic biodiversity crisis // *Fossil insects of the middle and upper permian of the european Russia // Paleontol. Journ.* 2013 (in press).