

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 1949. Ч. 1, 2 и 3. 1381 с.
- Иванов Д.Л., Россолимо О.Л., Спиридонов В.А. Состояние и перспективы развития научных зоологических коллекций в связи с необходимостью изучения и сохранения структуры биологического разнообразия // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. 98—106.
- Кержнер И.М. Изученность и перспективы изучения фауны насекомых бывшего СССР // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 65—69.
- Линдберг Г.У., Герд А.С. Словарь названия пресноводных рыб СССР. Л.: Наука, 1972. 366 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 405 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С. Синэкологический подход к динамике численности рыб // Динамика численности промысловых рыб. М.: Наука, 1986. С. 22—36.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Лобанов А.Л., Смирнов И.С. Биоразнообразие и возможности его анализа с применением компьютерных банков данных // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. 20—41.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1973, 1976, 1979. Т. 1, 2, 3.
- Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. 1991. Т. 3, вып. 4. С. 499—507.
- Convention on Biological Diversity // Biology International. 1992. N 25. С. 22—39.
- Hawksworth D.L., Colwell R.R. Biodiversity amongst Microorganisms and its relevance // Biology International. 1992. N 24. P. 11—15.
- Orlov V.N., Bulatova N.Sh. Population cytogenetic of animals // Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol. 1989. Vol. 3, P. 61—96.
- Reshetnikov Yu.S. Coregonid fishes in recent conditions // Finnish Fish. Res. 1988. N 9. P. 11—16.
- Reshetnikov Yu.S. An overview of research on Coregonids in the USSR // Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39, N 3—4. P. 587—598.

УДК 562/569

РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЗМОВ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ПРОШЛОГО. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

В.Ю. Дмитриев, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницын

В последнее время изучение разнообразия живых организмов и особенно его динамики привлекает все большее внимание и неонтологов и палеонтологов. Для последних изменение разнообразия древней биоты оказывается не только важным результатом исследований, но и одним из наиболее существенных способов получить данные о ходе эволюции, о ее движущих силах.

Попытки оценить разнообразие вымерших организмов и его изменений в ходе эволюции предпринимались неоднократно, но неизбежно оставались гадательными из-за крайней неполноты геологической летописи. Поскольку эта неполнота тем значительнее, чем ниже ранг рассмат-

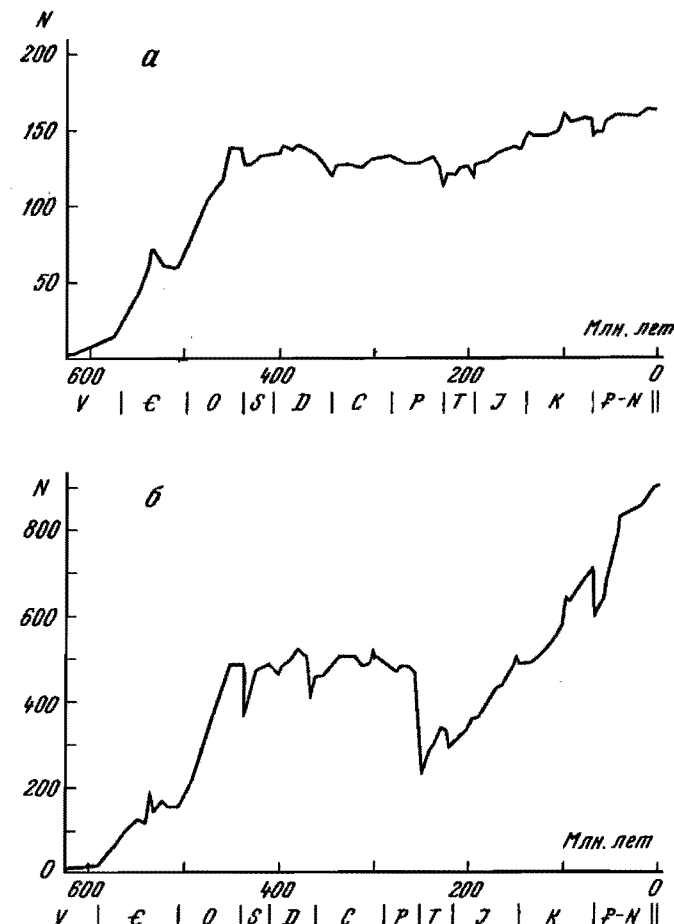


Рис. 1. Таксономическое разнообразие морских организмов в венде и фанерозое
а — число отрядов, существовавших в течение века (для силура — эпохи) (по Sepkoski, 1978); б — то же для семейств (по Sepkoski, 1984)

риваемых таксонов, было естественным обратиться сначала к таксонам более высокого ранга, предполагая, что установленные для них закономерности будут действовать и на видовом или родовом уровне. Однако и для анализа изменений разнообразия таксонов высокого ранга фактическое обоснование долго оставалось недостаточным. В последнее время положение изменилось с появлением работ Дж. Сепкоского (Sepkoski, 1978, 1979, 1984), в которых были собраны и проанализированы данные о распределении по векам почти 400 отрядов, 3800 семейств и 26 тысяч родов морских организмов. Наземные и пресноводные организмы были оставлены без рассмотрения, так как данные по ним были сочтены не представительными в отношении полноты сведений о систематическом составе и их геологическом распространении. Впрочем, данные о морских организмах также неполны. Большая их часть относится к организмам,

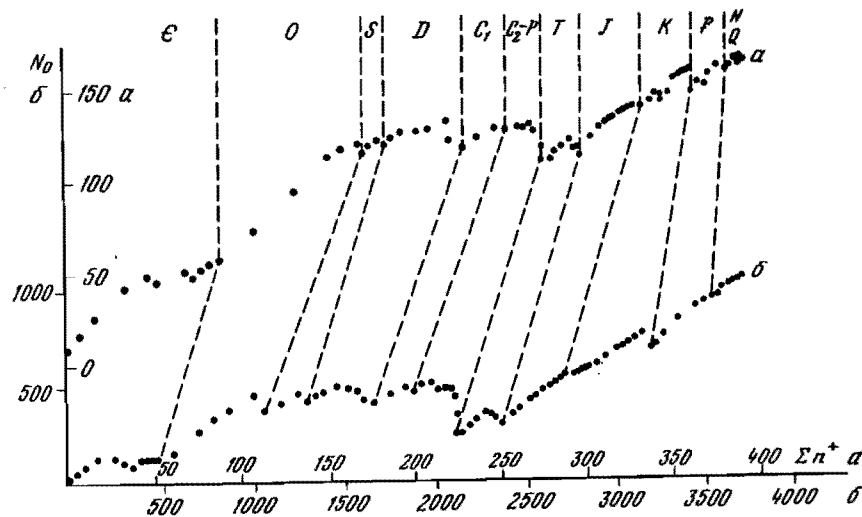


Рис. 2. Таксономическое разнообразие морских организмов в фанерозое
а – отряды; б – семейства (из Дмитриева, 1989). Пояснения в тексте

имевшим достаточно хорошо сохраняющийся минерализованный скелет. Организмы, не имевшие такового, сохраняются только в исключительных случаях, так что их состав и геологическое распространение известны очень плохо. В современной морской фауне такие "мягкотелые" организмы составляют около двух третей всех семейств, тогда как в списках морских организмов геологического прошлого их не более 15%. Так что число семейств в древних морских фаунах смело может быть увеличено почти втрое. Лишь для кембрийского периода известно, по-видимому, вследствие каких-то ландшафтно-тафономических причин необыкновенно много местонахождений "мягкотелых" морских организмов. Огромное разнообразие "мягкотелых" животных в знаменитом местонахождении сланцев Берджес одно дает резкий пик на кембрийском участке кривой разнообразия морских организмов. В докембрийских местонахождениях практически все организмы "мягкотелые". Второй лакуной в наших знаниях о морской биоте прошлого является абиссаль, обитатели которой практически неизвестны. Подавляющее большинство сведений относится к обитателям шельфа или эпиконтинентальных морей.

Полученные данные представлены на рис. 1. Можно видеть рост разнообразия от позднего докембрия до современной эпохи практически на два порядка, который идет неравномерно и прерывается краткими отрезками времени, когда разнообразие значительно падает. Самое большое вымирание знаменует собой границу палеозоя и мезозоя, менее значительны вымирания на границе между ордовиком и силуром, в позднем девоне, позднем триасе и между мезозоем и кайнозоем. Периодичность вымираний была определена примерно в 26 млн лет, в дальнейшем она была уточнена до 37 млн для палеозоя и 26 млн для мезозоя. Выделяются два этапа стабилизации разнообразия – в кембрии и девоне–перми. В мезо-кайнозое разнообразие нарастает все время за исключением эпизодов вымирания.

Для объяснения наблюдаемой картины была разработана "кинетическая" теория эволюции разнообразия, в общем заимствовавшая идеологию равновесной островной биогеографии Мак-Артура и Вильсона. Согласно этим представлениям, изменения разнообразия, характеризующие некоторую степень развития экологических систем, аппроксимируются логистической кривой с быстрым ростом вначале и приблизительно постоянным разнообразием впоследствии. Постоянство обеспечивается равновесием между появлением новых таксонов и их вымиранием. Несмотря на фундаментальный характер этих выводов, они не вызвали существенной дискуссии и остались незамеченными биологами.

Был предложен модифицированный метод графического представления данных о разнообразии морских организмов (Дмитриев, 1989), который позволил более точно судить о характере изменений разнообразия (рис. 2). На вертикальной оси отложено число семейств на границах веков, а на горизонтальной оси – общее число семейств, появившихся к этому моменту с начала кембрия. Наклон кривой между соседними точками характеризует соотношение появившихся и вымерших в течение века семейств. Тем самым равновесное состояние между появившимися и вымершими семействами и простой стазис, определяющийся низким уровнем появления новых таксонов, на модифицированной кривой выглядят по-разному и иначе, чем на кривых Сепковского. Оказалось, что в силуре–раннем карбоне действительно было состояние, близкое к равновесию, тогда как в среднем–позднем кембрии и от начала среднего карбона до середины перми скорее имел место стазис. Повышенный интерес к проблеме периодичности вымираний в последние годы, по-видимому, связан с широко распространившимся в современной общей палеонтологии "событийным" подходом, относящим коренные и захватывающие значительную часть всей Земли перестройки биоты к небольшим отрезкам времени, разделенным длительными периодами относительно стабильного существования. Причины по крайней мере части этих преобразований были признаны внешними, особенно широко распространились представления об "астероидных зимах" – резких кратковременных похолоданиях в результате запыления атмосферы после падения на Землю астероидов. В дискуссии выражались сомнения в характере периодичности, даже вообще в ее наличии и в обоснованности методики выделения массовых вымираний. В результате эта методика была изменена, периодичность уточнена, осталось десять массовых вымираний разного масштаба. Однако продолжают появляться работы, доказывающие, что периодичность есть лишь артефакт, возникающий по чисто статистическим причинам.

Прокламируемый всеобщий характер вымираний морской биоты повысил интерес к одновременным событиям на суше. Было известно, что самое сильное вымирание морских организмов между пермью и триасом не сопровождалось на суше вымиранием такого же масштаба, по крайней мере среди наземных четвероногих. С мезозоя группой с наиболее высоким разнообразием становятся насекомые. Появление за последнее время значительных данных по их геологической истории позволило охарактеризовать изменения их разнообразия в мезозое и кайнозое (Жерихин, 1978; Расницын, 1988; Дмитриев, Жерихин, 1988). Оказалось, что разнообразие

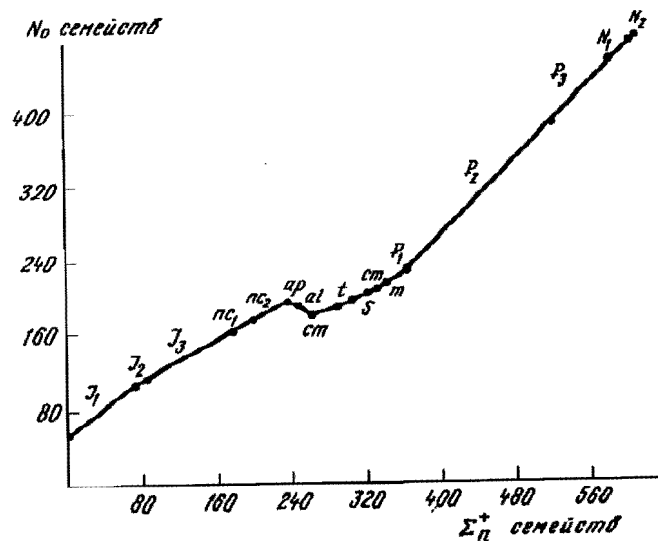


Рис. 3. Таксономическое разнообразие насекомых в юре – неогене (из Дмитриева, Жерихина, 1988)

насекомых нарастает во временном интервале массового вымирания в морской биоте близ границы мела и палеогена (второй по масштабу кризис морской биоты), но зато происходит резкое падение их разнообразия в середине мела (рис. 3), когда возникает значительный экологический кризис, который был связан с распространением покрытосеменных растений. Изменения разнообразия насекомых во временных окрестностях среднемелового кризиса были исследованы различными способами (доля вымерших семейств в фаунах, соотношение появления и вымирания с помощью индекса когерентности), результаты подробнее всего освещены в статье А.П. Расницына. Таким образом, можно утверждать, что основные закономерности изменения разнообразия наземных животных существенно отличаются от таковых для морских организмов. Время вымираний не совпадало, что заставляет сомневаться в их катастрофическом характере и внешних причинах. Разнообразие насекомых на изученном отрезке времени нарастало постоянно, за исключением периода кризиса. Следует подчеркнуть, что разнообразие насекомых составляет настолько большую часть всего разнообразия наземных животных, что при статистическом подходе иные тенденции в изменении разнообразия других групп, по-видимому, не смогут превозмочь тенденций, задаваемых изменениями разнообразия насекомых. Впрочем, и большинство других наземных и пресноводных групп, скорее всего, развивались сходным с насекомыми образом. Так, многие ракообразные, ящерицы, змеи, черепахи, пресноводные рыбы не обнаруживают значительного вымирания на границе мела и палеогена. Лишь гипотетическое воздействие вымирания на этом рубеже динозавров позволяет говорить о великом вымирании и на суше.

Составление достаточно полной базы данных о таксономическом разнообразии населения древней суши встречает значительные трудности.

Обитатели разных ландшафтов представлены в геологической летописи совершенно неравномерно. В захоронения почти не попадают обитатели гор и пустынь. Мало что известно о почвенных организмах, несмотря на достаточно широкое распространение ископаемых почв. Обитатели рек известны много хуже обитателей озер. Перечисленные характеристики исходного материала делают его все более трудным для изучения с движением в глубь времен. Для плейстоцена горные захоронения почти норма, для мезозоя они редкость, для палеозоя – сверхестественная редкость. Знание тафономических закономерностей позволяет если не компенсировать неполноту геологической летописи, то хотя бы оценить ее масштаб в конкретном случае и, следовательно, соотнести наблюдаемое разнообразие ориктоценозов с реальным разнообразием биоты прошлого.

Вторая трудность – катастрофическая нехватка специалистов по древним континентальным организмам, в связи с чем уровень как первичной инвентаризации континентальных фаун, так и их таксономического осмысления совершенно ничтожен. Лишь палеонтология наземных позвоночных и высших растений более или менее изучена, остальные группы организмов на большей части территории Земли не изучались. Эта неполнота изученности заставляет использовать при анализе не характеристики разнообразия биоты на определенных отрезках ее истории, а разнообразие ориктоценозов отдельных местонахождений.

И, наконец, последнее, но, возможно, важнейшее препятствие. Геохронологическая и даже стратиграфическая привязка остатков наземных организмов очень плоха. Не только точный геологический возраст континентальных фаун, но даже сама их последовательность часто оказывается неизвестной. Это обстоятельство заставляет рассматривать несколько вариантов последовательностей и предпочитать методики, позволяющие сравнивать разнообразие в отдельных местонахождениях. Низкое геохронологическое разрешение затрудняет выявление закономерностей эволюции разнообразия континентальных фаун.

Уже первая попытка проанализировать изменения разнообразия континентальной биоты показала, что его эволюция существенно отличается от эволюции разнообразия морских фаун. Были собраны данные о геологическом распространении примерно полутора сот отрядов, которые есть основание рассматривать в качестве обитателей континентальных водоемов. Эта работа была спровоцирована публикацией Дж. Грей (Gray, 1988) обзора геологической истории пресноводных экосистем. Почерпнутые отсюда сведения были детализированы и дополнены в первую очередь данными по насекомым, предоставленными сотрудниками Лаборатории палеоэнтомологии Палеонтологического института. На рис. 4 и 5 показана графическая интерпретация полученных результатов. На графике видно, что число отрядов неморских водных организмов в позднем ордовике – силуре довольно быстро достигает характерного для палеозоя уровня около двадцати, но к концу девона испытывает единственное за всю историю значительное снижение. Этот кризис в общем совпадает по времени с массовым вымиранием морской биоты. В карбоне начинается новый быстрый рост, но установившийся уровень, который сохраняется до конца перми, лишь незначительно превышает достигнутый в девоне. Стабиль-

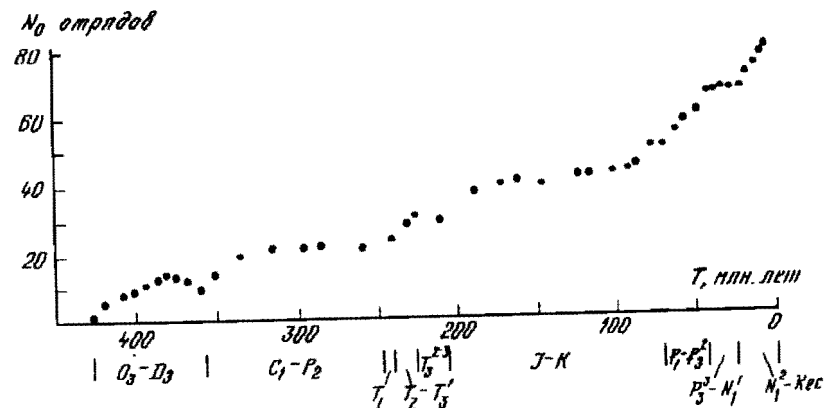


Рис. 4. Таксономическое разнообразие обитателей континентальных водоемов в ордовике – неогене, число отрядов на границах века

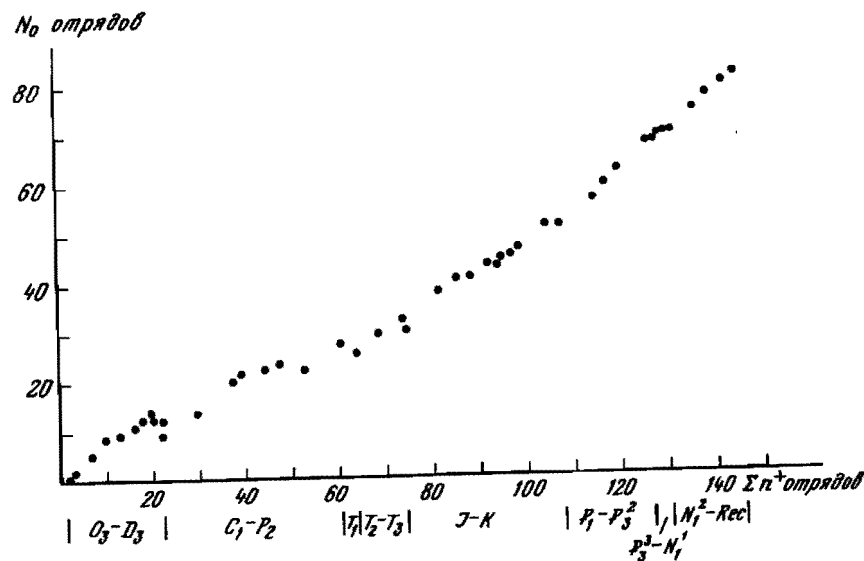


Рис. 5. Таксономическое разнообразие обитателей континентальных водоемов в ордовике – неогене, число отрядов на границах веков
По горизонтальной оси – накопленное число отрядов

ное состояние в карбоне и перми поддерживается за счет равновесия при невысоком уровне обновления фауны. В триасе происходит рост числа отрядов, сокращения разнообразия нет на границе перми и триаса, оно незначительно в верхнем триасе, в периоды массовых морских вымираний. В юре и мелу число отрядов поддерживается на примерно одном уровне, медленно возраста. Ощутимого вымирания нет ни близ границы раннего и позднего мела, ни в его конце. При этом в юре поддерживается состояние, близкое к равновесию, а в мелу скорее к стазису за счет низкого

уровня как появления новых таксонов, так и их вымирания. В кайнозое можно видеть быстрый рост числа отрядов до уровня вдвое более высокого, чем в мезозое, вымираний отрядов практически не происходит. Близ границы палеогена и неогена число отрядов стабилизируется за счет почти полного прекращения появления новых отрядов.

Следует учитывать, что в отличие от ситуации в морских фаунах рост числа отрядов, представленных в континентальных водоемах, происходил не только за счет возникновения новых отрядов, но и за счет миграции из моря. В одних группах, как в насекомых, мигрантов нет вовсе, в других, как например в моллюсках, оно велико. Отсутствие на графике заметных вымираний не может быть объяснено просто низким числом рассмотренных отрядов. Хотя общее число отрядов обитателей континентальных водоемов сильно уступает числу отрядов, известных в морских фаунах, в каждый отдельный момент времени число морских отрядов больше лишь вдвое. Таким образом, в истории экосистем континентальных водоемов можно видеть два относительно стабильных уровня их организации, палеозойский и мезозойский, причем второй характеризуется примерно вдвое более высоким разнообразием на уровне отрядов. Единственное значительное вымирание происходит в конце девона на фоне уже почти достигнутого уровня разнообразия, характерного для палеозоя. В кайнозое рост разнообразия продолжается вплоть до настоящего времени.

Полученные результаты по эволюции разнообразия в континентальных водоемах делают более обоснованными попытки получить более детальные данные как по обитателям водоемов, так и по континентальной биоте в целом на семейственном уровне. Однако сбор таких данных, проводящийся в настоящее время, требует значительного времени и привлечения довольно большого коллектива специалистов по отдельным группам организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Дмитриев В.Ю. О диверсификации морских животных фанерозоя // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука, 1989. С. 6–13.
- Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. Изменение разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценотический кризис в эволюции насекомых. М.: Наука, 1988. С. 208–215.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов: (Трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Расницын А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис в эволюции насекомых. М.: Наука, 1988. С. 191–207.
- Gray J. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1988. Vol. 62. P. 1–214.
- Sepkoski J.J.Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // *Paleobiol.* 1978. Vol. 4, N 3. P. 223–251.
- Sepkoski J.J.Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiol.* 1979. Vol. 5, N 3. P. 222–251.
- Sepkoski J.J.Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction // *Paleobiol.* 1984. Vol. 10, N 2. P. 246–267.
- Sepkoski J.J.Jr., Sheehan P.M. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician Radiation // *Biotic interaction in recent and fossil benthic communities* / Ed. M.J. S. Teversz, P.L. McCall. New York: Plenum press, 1983. P. 673–717.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА

БИОРАЗНООБРАЗИЕ

Степень таксономической изученности



МОСКВА
"НАУКА"
1994