

В.Ю. ДМИТРИЕВ, А.Г. ПОНОМАРЕНКО, А.П. РАСНИЦЫН
(Палеонтологический институт РАН)

ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НЕМОРСКОЙ БИОТЫ

В последнее время изучение разнообразия живых организмов, и особенно его динамики, привлекает все большее внимание и неонтологов и палеонтологов. Для последних изменения разнообразия древней биоты оказываются 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 рассматриваемых 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 [6-8] 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 ни в отношении полноты сведений о систематическом составе, ни их геологического распространения. Графическое представление полученных данных приведено 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 силуrom, в позднем девоне, позднем триасе и между мезозоем и кайнозоем. Периодичность вымираний определена примерно в 26 миллионов лет; в дальнейшем она была уточнена до 37 миллионов лет для палеозоя и 26 - для мезозоя. Выделяются два этапа стабилизации разнообразия - в кембрии и девоне-перми. В мезо-кайнозое разнообразие семейств нарастает все время за исключением эпизодов вымирания.

Был предложен иной метод графического представления данных о разнообразии древних организмов [1], который позволил более точно судить о характере изменений разнообразия

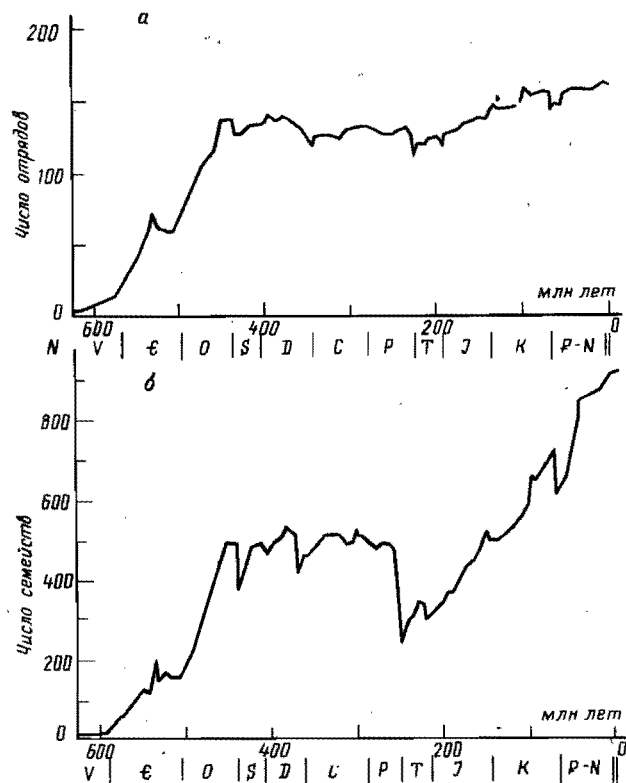


Рис. 1. Таксономическое разнообразие морских организмов в венде и фанерозое:
а - число отрядов, существовавших в течение века [6]; б - то же, для семейств [8]

(рис. 2). На вертикальной оси отложено число семейств на границах веков, а на горизонтальной - 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, выглядит 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.

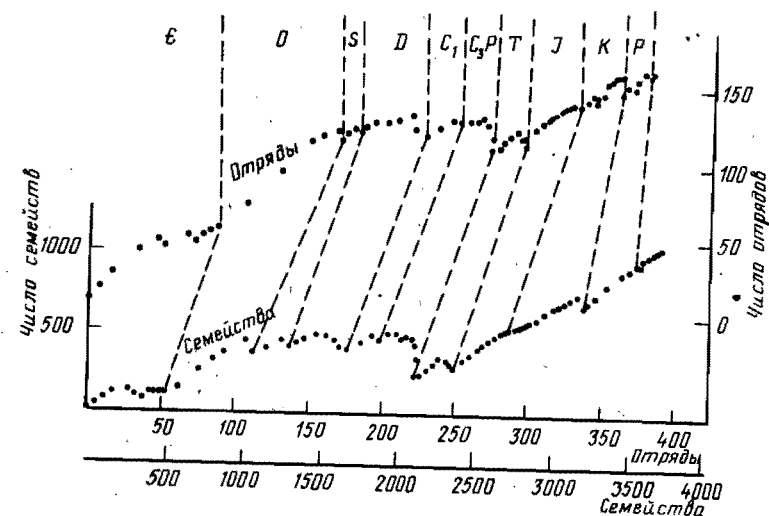


Рис. 2. Таксономическое разнообразие морских организмов в фанерозое [1].
Объяснения см. в тексте

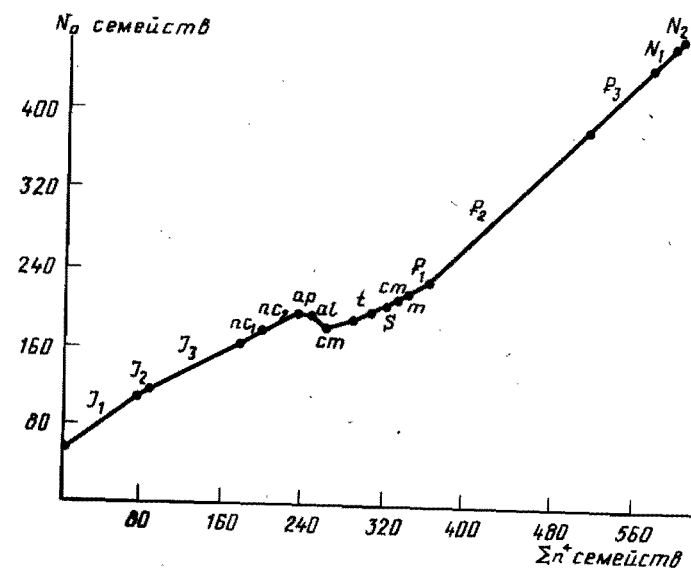


Рис. 3. Таксономическое разнообразие насекомых в юре - неогене [2]

Прокламируемый всеобщий характер вымираний повысил интерес к одновременным событиям на суше [9]. С мезозоя группой с наиболее высоким разнообразием становятся насекомые. Появление за последнее время значительных данных позволило охарактеризовать изменения их разнообразия в мезозое и кайнозое [2-4]. Оказалось, что разнообразие 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, связанный с распространением покрытосеменных растений. 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 внезапных 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 преодолеть 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. Все 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 - сверхестественное событие.

Вторая трудность - катастрофическая нехватка специалистов по древним континентальным организмам, в связи с чем уровень первичной инвентаризации континентальных фаун 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.

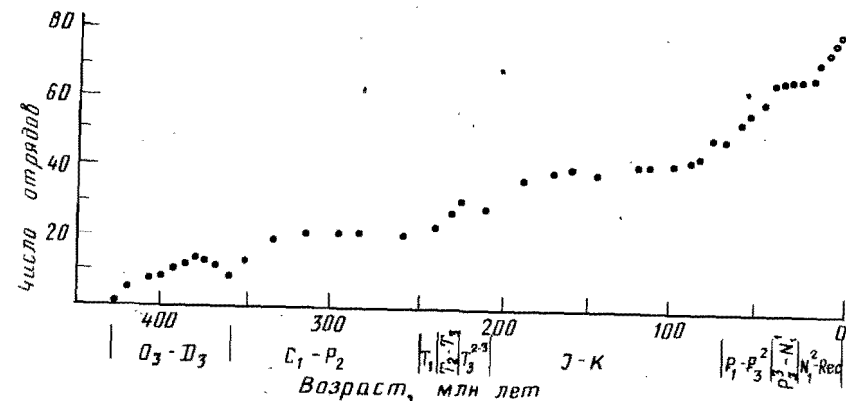


Рис. 4. Таксономическое разнообразие обитателей континентальных водоемов в ордовике - неогене (число отрядов на границах веков)

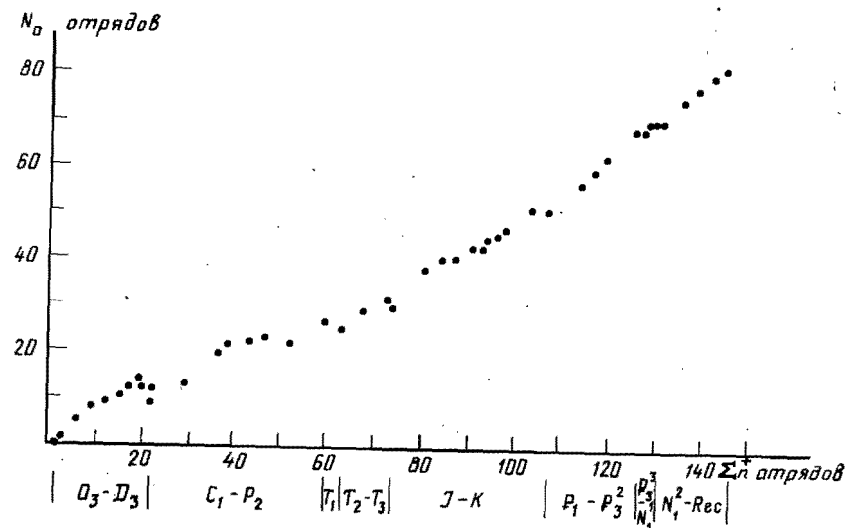


Рис. 5. Таксономическое разнообразие обитателей континентальных водоемов в ордовике - неогене (число отрядов на границах веков, по горизонтальной оси - накопленное число отрядов)

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 оказываются неизвестными. 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 сотен отрядов, которые можно рассматривать в качестве обитателей континентальных водоемов. Эта работа была спровоцирована опубликованием Дж. Грей [5] обзора геологической истории пресноводных экосистем. Почерпнутые оттуда 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. Стабильное 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 период массовых морских вымираний. В юре и мелу число отрядов поддерживается примерно на одном уровне, медленно возрастая, особенно во второй половине мела. Вымирания нет ни близ границы раннего и позднего мела, ни в его конце. При этом в юре поддерживается состояние, близкое к равновесному, тогда как в мелу - скорее к стазису за счет низкого уровня появления новых таксонов 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 с почти полным прекращением 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 (например, у насекомых) мигрантов нет вовсе, в других (например, у моллюсков) число их велико. Отсутствие на графике заметных вымираний не может быть объяснено просто малым 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 континентальных водоемов можно видеть два относительно стабильных уровня организации - палеозойский и мезозойский; второй характеризуется примерно вдвое более высоким разнообразием на уровне отрядов. Единственное значительное вымирание происходит в конце девона на фоне уже почти достигнутого разнообразия, характерного для палеозоя. В кайнозое рост разнообразия продолжается вплоть до настоящего времени.

Полученные достаточно оригинальные данные об 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 требует значительного времени и привлечения довольно большого коллектива специалистов по отдельным группам организмов. В настоящее время собрана часть материалов о таксономическом разнообразии пресноводных организмов на уровне семейств. Принципиальная картина совпадает с ходом эволюции разнообразия отрядов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дмитриев В.Ю. О диверсификации морских животных фауны // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. - М.: Наука, 1989. - С. 6-13.
2. Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. Изменение разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценоотический кризис в эволюции насекомых. - М.: Наука, 1988. - С. 208-215.
3. Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (Трахейные и хелицерные). - М.: Наука, 1978. - (Тр ПИН АН СССР. Т. 165).
4. Расницын А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценоотический кризис в эволюции насекомых. - М.: Наука, 1988. - С. 191-207.
5. Gray J. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* - 1988. - V. 62 - P. 1-214.
6. Sepkoski J.J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // *Paleobiol.* - 1978. - V. 4. - N. 3. - P. 223-251.
7. Sepkoski J.J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiol.* - 1979. - V. 5. - N. 3. - P. 222-251.

8. Sepkoski J.J. Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction // *Paleobiol.* - 1984. - V. 10. - N. 2. - P. 246-267.
9. Valentine J.W., Tiffney B.H., Sepkoski J.J. Jr. Evolutionary dynamics of plants and animals: A comparative approach // *Palaos.* - 1991. - V. 6. - N 1. - P. 81-88.

УДК (567 + 568)(551.73 + 551.76)

Н.Н. КАЛАНДАДЗЕ, А.С. РАУТИАН
Палеонтологический институт РАН)

СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ НАЗЕМНЫХ И ВОДНЫХ ТЕТРАПОД КОНЦА ПАЛЕОЗОЯ - НАЧАЛА МЕЗОЗОЯ

Самым слабым местом в наших представлениях о юрском экологическом кризисе в сообществе наземных (не морских) тетрапод [6, 10] является отсутствие систематического анализа его исторических предпосылок. Часть из них рассматривается в этом кратком сообщении. В дальнейшем мы предполагаем проанализировать и предыдущий, меньший по масштабам, экологический кризис в сообществе наземных позвоночных самого конца перми. Часть событий временной окрестности этого кризиса кратко описана в диссертации А.Г. Сенникова (1991), часть - в настоящем сообщении.

Материал. Основу нашего исследования составляет ценотическая интерпретация динамики таксономического и экологического разнообразия тетрапод конца палеозоя и мезозоя (рисунок). Первичные данные о таксономическом составе фаун и стратиграфическом распространении составляющих их таксонов заимствованы из многочисленных литературных источников [18, 20]. В целом вновь построенная динамика разнообразия качественно согласуется с ранее выполненными подсчетами [6, 17-19].

Методика экологической интерпретации динамики таксономического разнообразия. Вероятность обнаружения и степень таксономического разнообразия той или иной группы организмов в палеонтологической летописи в данный момент геологического времени прямо пропорциональны всем основным критериям биологического прогресса, предложенным А.Н. Северцовым [12]: 1) фактическому таксономическому разнообразию группы в это время; 2) численности (биомассе); 3) широте адаптивной зоны и географического распространения [1, 22]. Таким образом,

ГОСУДАРСТВЕННАЯ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКАЯ ПРОГРАММА
"ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДЫ И КЛИМАТА"

Российская Академия наук
Палеонтологический институт
Геологический институт
Институт географии
Объединенный институт геологии
геофизики и минералогии СО РАН

ЭКОСИСТЕМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

ВЫПУСК 1

Отв. редакторы: д-р геол.-минер. наук,
проф. А.Ю. Розанов,
академик РАН М.А. Семихатов

NATIONAL SCIENTIFIC-TECHNICAL PROGRAMME
"GLOBAL ENVIRONMENTAL AND CLIMATIC CHANGES"

Russian Academy of Sciences
Palaeontological Institute
Geological Institute
Institute of Geography
United Institute of Geology, Geophysics
and Mineralogy of the Siberian Branch of the RAS

ECOSYSTEM RESTRUCTURES AND THE EVOLUTION OF BIOSPHERE

ISSUE 1

Editors: Dr. of geol.-mineral. sc.,
Pr. A.Yu. Rozanov,
Academician of the RAS, M.A. Semikhatov



МОСКВА "НЕДРА" 1994



MOSCOW "NEDRA" 1994