

ДИНАМИКА СЕМЕЙСТВ НАСЕКОМЫХ И ПРОБЛЕМА МЕЛОВОГО БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА

Исследование динамики таксономического состава, особенно на уровне семейства, надежно зарекомендовало себя как эффективный метод познания эволюционного процесса. Приложение этого метода к анализу истории насекомых в позднем мезозое и кайнозое позволило В.В. Жерихину [1] обосновать концепцию мелового биоценотического кризиса. Согласно этой гипотезе изменение состава растений в середине мела, оцененное палеоботаниками как рубеж первостепенной важности, маркирующий границу мезофита и кайнофита, отражает специфику эволюции не только растений, а всей биоты континентов в отличие от морской биоты, испытавшей основную смену состава на эпоху позже — на рубеже мела и палеогена, который выступает в качестве границы мезозойской и кайнозойской эр. Действительно, проведенный В.В. Жерихиным анализ показал серьезные изменения в составе рассмотренных им групп животных — различных членистоногих, моллюсков и позвоночных. Насекомые, как самая разнообразная и богатая таксонами группа, позволили уточнить важные детали процесса. Оказалось, в частности, что обновление состава группы в основном произошло в течение позднего мела, а предшествовал ему во второй половине раннего мела этап вымирания, не скомпенсированного появлением новых семейств. Эта последовательность событий позволила сопоставить фазы кризиса со схемой В.А. Красиловой [2], согласно которой нормальные условия заполненных биоценозов тормозят эволюционный процесс, оставляя возможность лишь медленной когерентной (согласованной между членами ценоза) эволюции. Основные же эволюционные преобразования совершаются на кратковременном этапе быстрой некогерентной эволюции, наступающем после опустошения биоценозов в результате массового вымирания. Этап некомпенсированного вымирания в конце раннего мела был сопоставлен В.В. Жерихиным с массовым вымиранием, спровоцировавшим некогерентную эволюцию на поздемеловом этапе, которая и восполнила потери, нанесенные вымиранием.

Прошедшее десятилетие принесло обширные новые сборы юрских и раннемеловых насекомых, но одновременно и сомнения в беспорности принятой В.В. Жерихиным стратиграфической последовательности энтомокомплексов. Поэтому была предпринята проверка концепции биоценотического кризиса на более богатом материале, с использованием более широкого набора методов расчета и с учетом стратиграфических разночтений. Изложение материала и обоснование методов расчета дано в другой работе. [3], здесь отметим только, что всего учтено распространение 540 семейств. При этом из-за недостаточной изученности мезозойских энтомофаун для юры и мела анализировались не полные фауны последовательных интервалов этих периодов, а конкретные локальные комплексы, в основном азиатские, а для раннего мела почти исключительно с территории

Забайкалья и Монголии. Соответственно этому подбирались методы расчета. Что касается стратиграфических разночтений, то на соответствующем интервале (конец верхней юры—нижний мел) показатели были рассчитаны для двух наиболее полярных версий стратиграфической последовательности. Это нашло отражение в расщеплении кривых на соответствующих участках графиков (рис. 1–3).

Первый график (см. рис. 1) отражает изменение доли вымерших семейств в составе последовательных комплексов. Этот показатель, использованный здесь вслед за В.В. Жерихиным, по существу представляет вариант лайелевых процентов [5], отличающийся от классического лишь заменой доли современных таксонов в фауне долей таксонов вымерших. График демонстрирует устойчиво высокую (около 2/3) долю вымерших семейств в юре, быстрое ее падение почти до нуля в мелу и вновь устойчивое сохранение уровня, близкого к нулевому, в течение всего кайнозоя¹. Эту схему осложняет неожиданный подъем доли вымерших семейств в конце раннего мела, четко выраженный в обоих вариантах стратиграфической последовательности, где он различается только количественно. Объяснить этот подъем помогает пример покрытосеменных растений (именно их В.В. Жерихин считал виновниками мелового кризиса, но эта сторона его гипотезы здесь не анализируется). Покрытосеменные регулярно, хотя и в очень небольшом количестве, обнаруживаются в насекомоносных отложениях первой половины раннего мела, а позже, в отложениях с повышенной долей вымерших семейств насекомых, не найдено ни одного их отпечатка и ни одного пыльцевого зерна [3]. Очевидно, в этот период как покрытосеменные, так и многие из семейств насекомых, которым предстояло просуществовать в течение всего мела и кайнозоя, почему-то временно снизили свою численность или(и) перешли в условия, неблагоприятствующие захоронению. Напротив, некоторые древние группы, в том числе явные реликты, вновь вошли в число регулярно обнаруживающихся в ископаемом состоянии. Таким образом, описанное В.В. Жерихиным "всплывание реликтов" в конце раннего мела оказалось лишь одним из проявлений общей архаизации фауны этого времени.

Следующая кривая когерентности (см. рис. 2) отражает баланс смен, т.е. относительную роль вымираний и появлений новых семейств насекомых на соответствующих этапах их истории. Индекс когерентности, введенный В.В. Жерихиным, здесь модифицирован таким образом, чтобы характеризовать изменения на интервалах, разделяющих последовательные локальные комплексы: $I_k = (n_t^+/N_t - n_{t-1}^-/N_{t-1}) : (n_t^+/N_t + n_{t-1}^-/N_{t-1})$, где n_t^+ — число семейств, найденных впервые в их истории в комплексе, отнесенном к моменту геологического времени t ; N_t — общее число семейств в том же комплексе; n_{t-1}^- — число семейств, найденных в последний раз в их истории в комплексе, отнесенном к предыдущему (в рамках данной последовательности) моменту времени $t-1$; N_{t-1} — общее число

¹ Здесь и далее намеренно даются приближенные датировки обсуждаемых событий, поскольку состояние стратиграфии многих наиболее важных из использованных насекомоносных отложений, особенно раннемеловых, позволяет сколько-нибудь уверенно судить лишь об их последовательности, но не об их корреляции со стандартной морской шкалой.

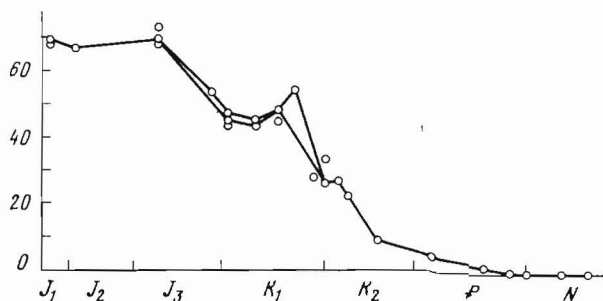


Рис. 1. Изменение доли вымерших семейств в мезозое и кайнозое

Точки, соответствующие комплексам насекомых, описаны в работе [3, рис. 309], остальные объяснения в тексте

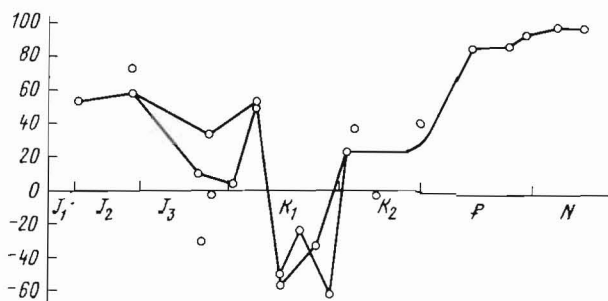


Рис. 2. Изменения индекса когерентности (ордината) на интервалах между последовательными комплексами насекомых (абсцисса)

Точки, отражающие значения индекса на соответствующих интервалах, расшифрованы в работе [3, рис. 310], остальные объяснения в тексте

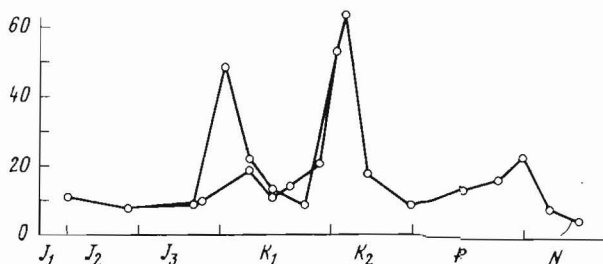


Рис. 3. Изменение темпа оборота фаун (ордината) на интервалах между последовательными комплексами насекомых (абсцисса)

Значение точек см. [3, рис. 311], остальные объяснения в тексте

семейств в том же комплексе. Таким образом, индекс равен +1 (+100%), если в течение интервала, разделяющего сравниваемые комплексы, фиксируются только появления (только первые находки в комплексе N_t); равен -1 (-100%), если фиксируются только вымирания (последние находки в комплексе N_t); равен нулю, если роль первых находок в комплексе N_t и последних находок в комплексе N_{t-1} одинакова. На рис. 2 значения индекса отнесены к середине интервала, разделяющего сравниваемые комплексы. Ввиду того что значение индекса когерентности зависит не только от реальной роли вымираний и возникновений семейств на исследуемом интервале, но и от соотношения объемов последовательных комплексов (поскольку шансы обнаружить представителей группы, только возникшей или, наоборот, находящейся на грани вымирания, быстро растут с увеличением размера выборки), кривая когерентности проводилась там, где это было возможно, по комплексам близкого объема, а не по самым крупным из известных для данного временного среза; если же это было невозможно, в ряде случаев проводилась сглаживающая кривая.

Полученный график когерентности также рисует достаточно четкую картину. В юре и, по-видимому, в значительной части раннего мела (здесь судить труднее из-за стратиграфических неясностей) возникает гораздо больше семейств, чем вымирает. В конце раннего мела положительный баланс резко сменяется еще более выраженным отрицательным — в соответствии с выводами В.В. Жерихина, если только не учитывать, что сейчас этот этап рисуется гораздо более длительным, чем представлялось ранее. Далее следует подъем в течение мела и палеогена к абсолютно положительным значениям индекса (в соответствии с прекращением вымираний к концу палеогена, см. рис. 1), причем на более или менее значительную часть позднего мела приходится временная приостановка этого процесса с фиксацией индекса в области низких положительных значений, лишь затем начинается новый подъем кривой.

График когерентности показателен, но обладает существенным недостатком, фиксируя только направленность процесса, но не его интенсивность. Поэтому был рассчитан еще один показатель — индекс оборота фауны ($I_t = (n_t^*/N_t + n_{t-1}^-/N_{t-1}) : 2\Delta t$, где Δt — интервал времени между $t-1$ и t в десятках миллионов лет, остальные обозначения те же), отражающий интенсивность обновления комплексов (см. рис. 3). Этот график показывает фоновый уровень смен, над которым возвышается небольшой, но явственный подъем приблизительно на рубеже палеогена и неогена и гораздо более высокий пик в начале позднего мела. Правда, в одной из конкурирующих стратиграфических последовательностей этот пик расщепляется на два, но признание реальности двух пиков требует, видимо, дополнительного подтверждения.

Теперь проанализируем три графика совместно. Юра характеризуется, по-видимому, фоновым типом эволюции с умеренным темпом изменений, преобладанием появления новых семейств и медленным уменьшением доли вымерших семейств. На начало мела и, возможно, конец поздней юры (повторю, что все временные привязки здесь довольно условны) приходится более резкое снижение доли вымерших семейств в комплексах. Возможно, меняются и другие параметры, но из-за стратиграфических разночтений об этом трудно говорить с уверенностью. Во всяком случае,

это вряд ли фоновая эволюция, скорее — подготовительная фаза кризиса. Следующий интервал, возможно в какой-то мере соответствующий "среднему мелу" (апт и альб), представляет парадоксальную фазу кризиса, когда наблюдается архаизация фауны и одновременно преимущественное вымирание семейств, и в то же время темп оборота фауны остается на фоновом уровне, если не снижается. Это парадоксальное сочетание тенденций, по-видимому, объяснимо лишь в предположении, что негативный баланс создается не столько интенсификацией вымираний, сколько затуханием процесса возникновения новых семейств. Вероятно, это период эволюционного застоя, когда экологическое пространство существенно заполнено и происходит в основном исчезновение уже обреченных групп, а не возникновение новых. Сопоставление парадоксального этапа с массовым вымиранием, провоцирующим некогерентную эволюцию, не кажется оправданным.

Следующая драматическая фаза кризиса (собственно кризис) характеризуется ускоренным обновлением состава комплексов при некотором преобладании появления новых семейств и приходится на первую половину позднего мела. Таким образом, никакого опустошения ценозов на время, сопоставимое с длительностью периода бурной компенсаторной эволюции, не наблюдается, что указывает на необходимость уточнения гипотезы В.А. Красиловой. По-видимому, потенциальный темп компенсаторного формообразования, по крайней мере у насекомых (в целом не отличающихся особенно высокими темпами эволюции [4]), настолько высок, что не допускает сколько-нибудь длительного опустошения сообществ, а ценотический вакуум, провоцирующий некогерентную эволюцию, возникает как следствие не массового вымирания, а поспешного заполнения образующихся лакун несбалансированными (инадаптивными [4]) группами, легко вытесняемыми новыми претендентами на место под солнцем. Подтверждением этой гипотезы должно служить обнаружение повышенного числа короткоживущих семейств в драматической фазе кризиса; такая проверка планируется в дальнейшем.

Наконец, успокоительная фаза кризиса приходится на вторую половину позднего мела и, может быть, часть палеогена. Для нее характерно снижение темпа оборота фауны до фонового уровня, а доли вымерших семейств — почти до нуля. Существенно, что и после кризиса эволюция не приобретает вполне фонового характера, поскольку вымирание быстро прекращается, а появление продолжается, временами даже усиливаясь. Очевидно, в результате кризиса возникли сообщества гораздо более емкие, чем прежде. Их заполнение продолжается уже 100 млн лет, и конца этому пока не видно.

В целом можно сделать вывод, что концепция мелового биоценотического кризиса успешно выдержала первую серьезную попытку ее опровержения.

Abstract

Data gathered by Zherichin [1] and Ponomarenko [3] are used to reconsider Zherichin's (l.c.) hypothesis of the crisis in nonmarine biocenoses which took place near Early/Late Cretaceous boundary. Distributional data for 540 insect families known for the interval since later Early Jurassic till Pliocene are compu-

ted to elucidate their dynamics in respect to role of extinct families (fig. 1), balance between origination and extinction of families (fig. 2; positive values mean the origination prevailing), and rates of faunistic turnover (fig. 3). The points on the curves correspond either to the succeeding assemblages (fig. 1) or to intervals between them (fig. 2,3). Mesozoic assemblages are local spatiotemporally, cenozoic ones are mostly summative for the respective intervals. The curves are splitting in part of their course reflecting different viewpoints on the stratigraphic succession of insectiferous deposits (for further details see [3]).

The curves testify in favour of Zherichin's hypothesis and allow to develop it in more details, as follows. The Jurassic time of background evolution was followed by a preparatory phase of the crisis marked with much decreasing proportion of extinct families (other processes are not clear enough due to stratigraphic disagreements). Later in Early Cretaceous this phase has been replaced with paradoxical one, when extinction rates little changed but origination hindered resulting in negative turnover balance, and a fauna became more archaic than before. The next was a dramatic phase (crisis proper) in earlier Late Cretaceous, with turnover rates much increased, turnover balance became positive and proportion of extinct families decreasing quickly. During the last, calming phase (later Late Cretaceous) turnover rates returned down to background level, though turnover balance was growing very high and role of extinct families strongly decreased. The Cenozoic insect evolution was background in respect of turnover rates but not so concerning turnover balance due to extinction became insufficient during Paleogene and ceased in Neogene while origination was lasting. Evidently Cenozoic biocenoses established during the crisis proved to be much more capacious than Mesozoic ones.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1987. 200 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
2. Красилов В.А. Филогения и система // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12–30.
3. Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / Ред. А.Г. Пономаренко. М.: Наука, 1988.
4. Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория: (Гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46–64.
5. Stanley S.M., Addicott W.O., Chinzei K. Lyellian curves in paleontology: Possibilities and limitation // Geology. 1980. Vol. 8. P. 422–426.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МИНИСТЕРСТВО ГЕОЛОГИИ СССР
НАЦИОНАЛЬНЫЙ КОМИТЕТ ГЕОЛОГОВ СОВЕТСКОГО СОЮЗА
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

ОСАДОЧНАЯ ОБОЛОЧКА ЗЕМЛИ В ПРОСТРАНСТВЕ И ВРЕМЕНИ

СТРАТИГРАФИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Ответственный редактор
академик Б.С. СОКОЛОВ

Редакционная коллегия:
Б.С. СОКОЛОВ, В.В. МЕННЕР, А.И. ЖАМОЙДА,
Ю.Б. ГЛАДЕНКОВ, А.Ю. РОЗАНОВ, Л.М. МЕЛЬНИКОВА

МОСКВА "НАУКА" 1989

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
MINISTRY OF GEOLOGY OF THE USSR
NATIONAL COMMITTEE OF GEOLOGISTS OF THE SOVIET UNION
PALEONTOLOGICAL INSTITUTE USSR AC. SCI

SEDIMENTARY COVER OF THE EARTH IN SPACE AND TIME

STRATIGRAPHY AND PALEONTOLOGY

Editor-in-chief
Academician B.S. SOKOLOV

Editorial Board:
B.S. SOKOLOV, V.V. MENNER, A.I. ZHAMOIDA,
Yu.B. GLADENKOV, A.Yu. ROZANOV, L.M. MELNIKOVA

MOSCOW "NAUKA" 1989