

## РАЗНООБРАЗИЕ НАСЕКОМЫХ В ПАЛЕОЗОЕ И В МЕЛУ

А.П. Расницын

*Палеонтологический институт РАН; alex.rasnitsyn@gmail.com*

Обобщены результаты анализа разнообразия насекомых в палеозое и членистоногих в меловых смолах по данным динамики состава их семейств в последовательных локальных комплексах ископаемых. Показано плавное обновление состава семейств в палеозое и более хаотичное в мелу, преобладание положительной динамики (роста разнообразия) в карбоне (кроме его конца), в ранней перми и в течение мела, и негативная динамика (преобладание вымирания) в гжельском веке карбона и в средней-поздней перми. События массового вымирания не обнаружены ни близ границы перми и триаса, ни в течение мела. Предложено гипотеза, объясняющая подавление диверсификации насекомых в средней-поздней перми с позиций эпигенетической теории эволюции.

## INSECT DIVERSITY IN THE PALAEOZOIC AND CRETACEOUS

A.P. Rasnitsyn

*Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences; alex.rasnitsyn@gmail.com*

Taxonomic diversity of insect families in the Palaeozoic and arthropod families in the Cretaceous ambers is analyzed based on materials and methods provided by Rasnitsyn (2012), Aristov et al. (2013), Rasnitsyn et al. (2013, 2015, and submitted), Aristov, Rasnitsyn (2015). Considered was the family composition of local (sometimes regional) fossil assemblages and not total family lists of either succeeding time intervals nor sum of families crossing boundaries between succeeding stratigraphic intervals, as usual. This method presents more detailed and reliable basic data and so secures better results. Calculated for each assemblage were a number of indices, more useful of which were the ratio of cohorts of 'young' and 'old' families (meaning of the terms is explained), and normalized or specific number of the first and last appearances of families. The calculations reveal, firstly, a gradual decrease of proportion of the old families through the Palaeozoic and more chaotic changes of this ratio in the Cretaceous. Secondly, no mass extinction events (to be revealed by steep growth of normalized/

specific number of the last appearances) is recorded through all the intervals considered: neither in vicinity of the Perm-Triassic transition, nor near the middle, nor at the end of the Cretaceous. Oscillations of normalized/specific number of the last appearances were found not directional and usually low in contrast to those of the first appearances. In fact, during the Palaeozoic, the resulting dynamics is positive (first appearances prevail) during the Carboniferous except for its last interval (Gzhelian Age) and again during all the Early Permian, as well as during all Cretaceous time examined. In contrast, in the Gzhelian time and during all the Middle and Late Permian (some 20 myr) the last appearances prevailed resulted in considerable impoverishing of insect assemblages. Noteworthy is that an indication of recovery occurred at the very P/T transition, in assemblages from Siberian intertrapp deposits. As a result, dynamics of the taxonomic diversity of insects and arthropods appears to be driven by tempo of their evolutionary diversification rather than by that of extinction. In other words, the biodiversity, and by inference the evolution in general, is hypothesized to depend primarily on internal (strictly biological) and not external (environmental) agents. Crucial in that respect appears the phenomenon of depressed diversification particularly apparent during the Middle and Late Permian. A hypothesis to explain this phenomenon is proposed based on the epigenetic theory of evolution (cf. Rasnitsyn, 2006, 2015). Particularly, a hypothesis of the “Perfection Trap” is proposed (Rasnitsyn, 2002, 2012), which relies on the inference that an organism is a tense trade-off between contradictory needs of perfection of all its adaptive functions. Once achieved, a trade-off is difficult to be modified, and the more so the better and the deeper it is. The more is a share of such perfectly constructed organisms in a particular biota, the slower the latter is able to evolve. Even under ordinary extinction rate, such biota is destined to loss its diversity. When the diversity of a biota decreases enough to lower sufficiently the selective control on adaptations of component organisms, borders of the “Perfection Trap” become subject of erosion, and the biota gets free to evolve. New evolutionary explosion occurs, the higher one the deeper and the longer the trap was. The Meso-Cenozoic evolutionary explosion is supposed to be explainable in this way.

Биоразнообразие и его динамика сейчас поразительно популярны. Однако я не могу отделаться от ощущения, что, как несколько десятилетий назад выхолощенная экология была поднята на щит, чтобы уйти от скучного и трудоёмкого изучения реального живого материала и при этом обрести славу учёного на острие прогресса, так и сейчас математизированная филогенетика (кладистика и молекулярная филогения) вкупе с биоразнообразием, сведённым к расчё-

там его динамики, бурно развиваются на волне служения тому же божеству. Я совсем не хочу этим сказать, что филогений и биоразнообразием заниматься не надо. Филогению не удалось вполне выхолостить: в основном получилось изгнать её смысловой анализ, но картинка (кладограмма) осталась. Изучение биоразнообразия тоже в основном сведено к математике, но там ещё горы непочатого. Я сам потратил жизнь на всё это и теперь попробую показать, какие смыслы могут

возникать, в частности, при изучении динамики разнообразия.

Насекомые, как известно, составляют не менее половины всего разнообразия жизни на Земле, если считать по числу видов (Zhang, 2011). Стратегии (Расницын, 2015a) и история их успеха (Rasnitsyn, Quicke, 2002) интересны и весьма назидательны. В том числе и динамика их разнообразия в прошлом, особенно в окрестностях переломных моментов биологической истории Земли, которые принято именовать глобальными катастрофами (правильно или нет, будет видно из дальнейшего).

Палеонтология насекомых возникла сравнительно поздно, но уже почти столет она составляет гордость отечественной науки, а в нынешнем столетии происходит уже мировой бум палеоэнтомологии (Жерихин и др., 2008). Собраны и в значительной мере обработаны большие коллекции ископаемых насекомых из самых разных регионов и возрастов в России. Зарубежные коллекции также стали нам гораздо больше доступны, чем прежде, и непосредственно, и по литературе. Изменение общего умонастроения в науке перераспределило доступное финансирование и заставило нас очень серьёзно заняться динамикой таксономического разнообразия, хотя и раньше мы им отнюдь не брезговали (Дмитриев, Жерихин, 1988; Расницын, 1988; Дмитриев и др., 1994, 1995; Алексеев и др., 2001). Основные результаты этих усилий по насекомым палеозоя уже опубликованы (Расницын, 2012; Расницын и др., 2013; Aristov et al., 2013; Аристов, Расницын, 2015; Rasnitsyn et al., 2015) или сданы в печать (Rasnitsyn et al., in press). Здесь я хотел бы представить самые важные выводы и следствия.

## 1. Материал

Материал и методы исследований подробно рассмотрены в упомянутых работах, повторю самое главное. Единицей анализа низшего уровня принято семейство насекомых для палеозоя и членистоногих для меловых янтарей. Уровень семейства традиционен для расчётов динамики разнообразия насекомых (кроме цитированных выше публикаций, см. Labandeira, Sepkoski, 1993; Jarzembowski, Ross, 1996; Ross et al., 2000; Nicholson et al., 2015) и доказал свою эффективность. Выбор палеозойских насекомых и меловых янтарных членистоногих обусловлен наличием подходящего материала и успехом соответствующих заявок на финансирование. В частности, по пермским насекомым последние годы удалось целенаправленно собрать и определить обширный материал, в том числе по принципиально важному интервалу вблизи пермотриасовой границы, в дополнение к уже имевшимся коллекциям по другим интервалам перми. Удалось использовать также данные по карбону, важные для понимания предыстории пермского этапа, хотя они гораздо менее подробны и надёжны, поскольку в большой мере извлечены из старой литературы.

Фауна меловых янтарей выбрана для анализа в связи с существованием гипотез о среднемеловом и мел-палеогеновом кризисах биоты и благодаря наличию материала, обширного, но не такого неподъёмно гигантского, как по янтарям кайнозоя. Важной представлялась и тафономическая однородность янтарных материалов, их формирование в сравнительно узком спектре условий обитания и захоронения, что позволяло рассчитывать на более надёжное выявление именно временного аспекта динамики. Расшире-

ние охвата янтарной фауны до всех членистоногих обусловлено большим участием в ней пауков и клещей, что не характерно для ископаемых комплексов из осадочных отложений.

В целом материал охватывает все основные интервалы карбона (с момента устойчивого появления насекомых в палеонтологической летописи в самом начале башкирского века), перми и мела (кроме самого его начала, откуда янтарных насекомых практически нет). Однако материал из современных низких широт и Южного полушария везде ожидаемо беден по сравнению со средними и высокими широтами Северного полушария, где исторически концентрировались исследователи и области их интересов. Всего в расчётах учтено 328 семейств насекомых в 40 палеозойских комплексах, из которых в окончательные расчёты вошли 30 наиболее представительных, и 486 семейств членистоногих в 18 меловых янтарных комплексах, из которых в окончательных расчётах удалось использовать девять.

## 2. Методы

Рабочей единицей анализа у нас выступает список семейств в конкретном ископаемом комплексе, охватывающий в оптимальном случае фауну конкретного местонахождения или нескольких близко расположенных и существенно однообразных местонахождений (обычно относящихся к одной свите или формации). Однако при недостаточной изученности приходилось объединять в один комплекс региональную, а не локальную фауну, порой даже охватывающую два соседних яруса стратиграфической шкалы. К счастью, таких случаев было немного.

Для каждого комплекса фиксировали: 1) общее число семейств; 2) число семейств, найденных в первый и 3) в

последний раз в их истории; 4) число условно древних семейств (зарегистрированных до начала соответствующего интервала и в его пределах, но не позже); 5) число условно молодых семейств (найденных на данном интервале и после его конца, но не до его начала); 6) число проходящих семейств (известных на самом интервале, до него и после его завершения); 7) число условных эндемиков (семейств, не известных за пределами исследуемого интервала). Там, где возможно, учитывался объём коллекций (число собранных ископаемых), используемый для нормировки перечисленных выше значений делением их на логарифм объёма соответствующей коллекции: в ряде случаев это позволило сгладить влияние неравномерной изученности комплексов.

В анализе динамики разнообразия использовался целый ряд показателей. 1) Нормированное (либо усреднённое по числу семейств в комплексе) число первых и последних находок семейств косвенно указывает на число возникших и вымерших семейств. Дело в том, что точный момент возникновения и вымирания группы никогда не известен: её появление и исчезновение в палеонтологической летописи определяется, помимо случайностей, обилием и приобретением или потерей свойств, способствующих захоронению (например, полёта и водного образа жизни). 2) Соотношение числа условно молодых и условно древних семейств отражает эволюционный облик фауны: чем больше молодых семейств, тем моложе облик фауны. 3) Отношение суммы первых и последних находок к общему числу семейств в комплексе (индекс оборота фауны) характеризует скорость изменений (темп обновления фауны) относительно к их направлению.

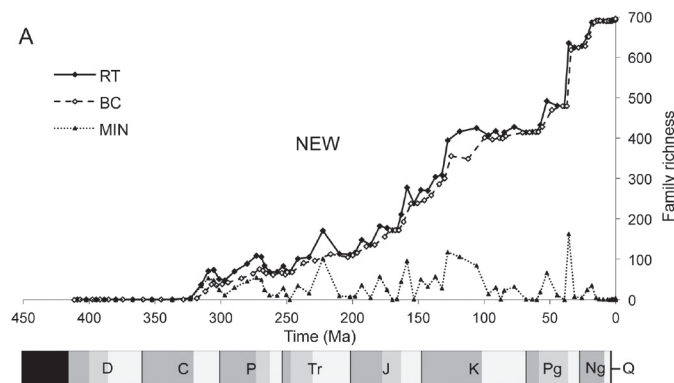


**Fig 3. Family richness of insects through time.** Richness time series derived from (A) NEW data, presented here ...  
RT = range through, i.e. all taxa ranging anywhere into an interval, with maximum (+) and minimum (–) assumptions for FR2, plotted at stage-midpoints. BC = boundary crossers, i.e. taxa crossing interval boundaries, plotted at stage boundaries. MIN = minimum richness, representing firm occurrences within stages (i.e. first, last and single-interval taxa records).

**Рис. 1.** Динамика числа семейств насекомых за время их существования (Nicholson et al., 2015, fig. 3A): RT — число семейств, зафиксированных в пределах соответствующих стратиграфических интервалов, BC — число семейств, пересекающих границы между этими интервалами, MIN — число событий на тех же интервалах, включая число эндемиков интервала и число других семейств, впервые здесь появляющихся или вымирающих.

По оси абсцисс геологическое время (млн лет), по оси ординат число семейств; геологические периоды: D — девон, C — карбон, P — перм, T — триас, J — юра, K — мел, Pg — палеоген, Ng — неоген, Q — четвертичный период.

**Fig 1.** Family richness of insects through time (Nicholson et al., 2015, fig. 3A). RT — range through, i. e. all taxa ranging anywhere into respective stratigraphic intervals, BC — boundary crossers, i.e. taxa crossing interval boundaries, plotted at stage boundaries, MIN — minimum richness, representing firm occurrences within stages (i.e. first, last and single-interval taxa records).

On abscissa, geological time (myr), on ordinate, the number of families; geological periods: D – Devonian, C – Carbonian, P – Permian, T – Triassic, J – Jurassic, K – Cretaceous, Pg – Paleogene, Ng – Neogene, Q – Quaternary.

Эволюционный облик фауны оказался полезным инструментом для проверки корректности стратиграфической последовательности палеозойских комплексов, поскольку датировки континентальных отложений, откуда они по большей части происходят, далеко не всегда убедительны. Ситуация с янтарными комплексами в этом плане оказалась иной, но об этом подробнее в результатах анализа.

### 3. Результаты

Проведённый анализ показал, что вопреки всем ожиданиям никакого массового вымирания — ни насекомых в палеозое, ни членистоногих в янтарных комплексах мела — не было. Последние данные, полученные традиционными методами (изменения суммарного поинтервального числа семейств и числа семейств на границах интервалов) также не

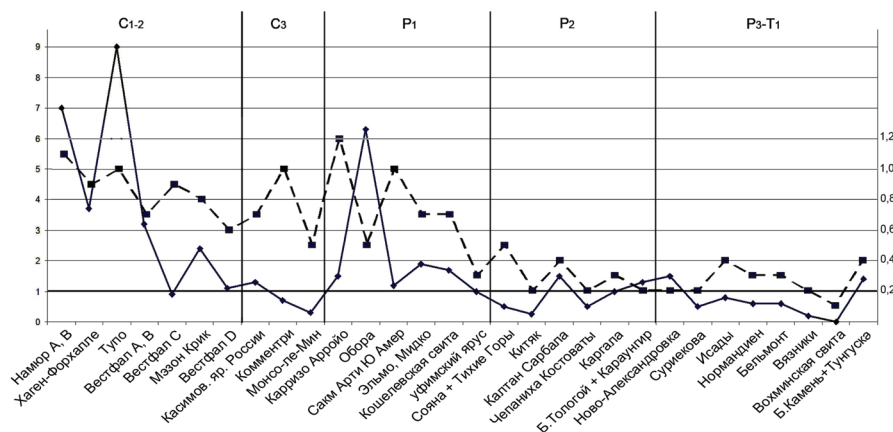


**Рис. 2.** Динамика состава семейств насекомых в последовательных комплексах ископаемых в течение палеозоя. Сплошная линия и левая ордината — отношение числа первых и последних находок семейств как показатель направления изменений разнообразия: его роста (точки выше толстой горизонтальной линии) или падения (точки ниже единичной горизонтальной). Пунктир и правая ордината — показатель интенсивности изменений безотносительно к их направленности (сумма первых и последних находок семейств, отнесенная к общему числу семейств в соответствующем комплексе). Подробнее см.: Aristov et al. (2013), Rasnitsyn et al. (2015).

Геологическое время:  $C_{1-2}$  — конец раннего (ранний намюр) и средний карбон;  $C_3$  — поздний карбон;  $P_1$  — ранняя пермь;  $P_2$  — средняя пермь;  $P_3-T_1$  — поздняя пермь и переход к триасу (включая ранний триас). Абсцисса — последовательность комплексов насекомых.

**Fig. 2.** Dynamics of family composition in succeeding insect assemblages through Paleozoic. Continuous line and left ordinate display ration of the first to last appearances of families indicative of direction of the dynamics, that is, increasing when the line runs above the thick horizontal line, or decreasing when it runs below the line. Dashed line and right ordinate shows a turnover index (intensity of changes irrespective of their direction), that is, sum of the first and last appearances divided by number of all families recorded in the assemblage. For details, see Aristov et al. (2013), Rasnitsyn et al. (2015).

Geological time:  $C_{1-2}$  — late Early Carboniferous (early Namurian);  $C_3$  — Late Carboniferous;  $P_1$  — Cisuralian;  $P_2$  — Guadalupian;  $P_3-T_1$  — Lopingian and Early Triassic. Abscissa: succeeding insect assemblages.

показывают массовых вымираний. Выявляется только долговременное снижение или просто стабилизация разнообразия в окрестностях предполагаемых кризисов (рис. 1). Однако наши данные позволяют значительно уточнить и детализировать наблюдаемые процессы и приблизиться к пониманию их природы.

Если оставить в стороне неизбежную «зубчатость» кривых, построенных на палеонтологическом материале, то на графике оборота фауны (рис. 2, пунктир) мы увидим ожидаемое, но неожиданно слабое снижение интенсивности эволюционной динамики с момента устойчивого появления насекомых в летописи и до

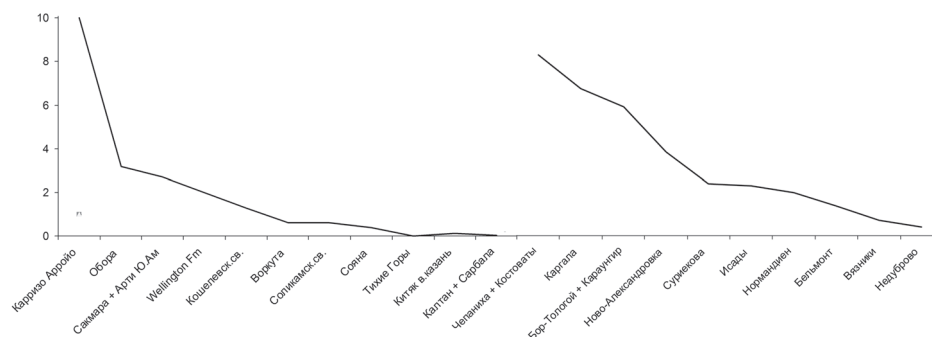


**Рис. 3.** Динамика изменения эволюционного облика (отношения числа условно древних и условно молодых семейств, ордината) в пермских комплексах насекомых (абсцисса; по данным Aristov et al., 2013; Rasnitsyn et al., 2015). Для левой кривой «древние» и «молодые» семейства — те, которые появились, соответственно, до или после начала перми, для правой кривой, соответственно, появившиеся до или после начала уржумского века средней перми (проходящие семейства и эндемики исключены, подробнее см. текст).

**Fig. 3.** Dynamics of evolutionary appearance of succeeding Permian insect assemblages (abscissa), as reflected by ratio of their “ancient” to “young” families (ordinate) (based on data by Aristov et al., 2013; Rasnitsyn et al., 2015). Left curve: “ancient” and “young” families are those with the first and last appearance before vs. after beginning of Permian, respectively; right curve: the same for Urzhumian Age (transitive and endemic families excluded; see text for details).

конца карбона. Оно продолжалось и в течение перми после заметного обновления фауны (появления большого числа новых отрядов насекомых) в окрестностях пермокарбонового рубежа. Направленность динамики более разнообразна: в карбоне она по большей части положительна (первых находок больше, чем последних, т. е. появление семейств превышает их вымирание), за исключением последнего, гжельского века, когда доминирует вымирание. В перми также позитивные процессы вначале (в раннепермское время) преобладают, а затем сменяются доминированием вымираний, которое продолжается в течение всей средней и поздней перми. Лишь на самом рубеже перми и триаса отчётливо намечается преобладание «позитива», а одновременно и оживление темпа обновления фаун. Парадоксально, что этот подъём фиксируется

в кратких перерывах между гигантскими сибирскими лавовыми излияниями, которые как раз и считаются первопричиной пермотриасовой глобальной катастрофы, которую насекомые как будто совсем не заметили.

Изменение эволюционного облика комплексов происходит плавно в течение всего палеозойского этапа истории насекомых. На рис. 3 показан лишь пермский отрезок, причём двумя отдельными кривыми: это связано со спецификой метода оценки. Показатель эволюционного облика, как уже говорилось, есть отношение числа условно молодых и условно древних семейств, но в карбоне условно древних семейств просто нет (карбоновые насекомые — самые древние) и показатель не работает. А в течение перми число условно древних (карбоновых) семейств к концу средней перми падает настолько,

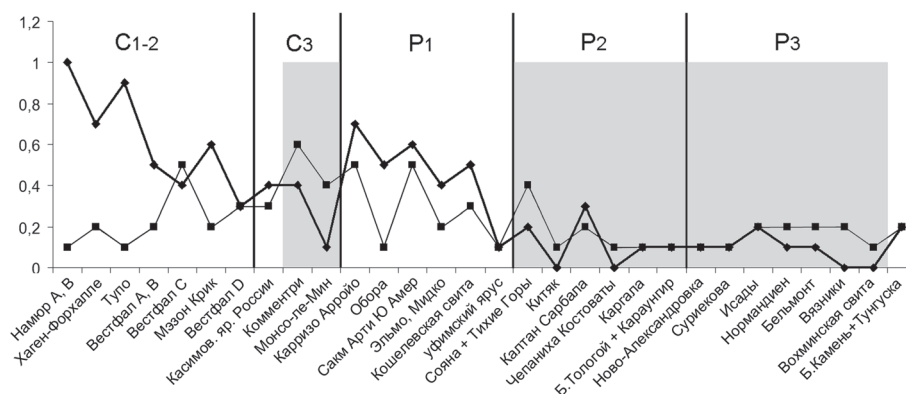


**Рис. 4.** Динамика появления и вымирания семейств насекомых в палеозое. Толстая линия — доля первых находок семейств в составе последовательных комплексов, тонкая линия — доля последних находок. Заливкой выделены этапы преимущественно негативной динамики, когда доля последних находок была выше доли первых. Геологическое время как на рис. 2.

**Fig. 4.** Dynamics of origination and extinction of insect families in Paleozoic. Thick line denotes share of the first appearances in succeeding insect assemblages, and thin line the same for the last appearances. Shaded are intervals with extinction prevailed (last appearances more common). Geological time as in Fig. 2.

что показатель перестаёт что-либо показывать. Поэтому кривую пришлось поделить, чтобы для второй половины перми можно было взять новую точку отсчёта. Здесь в качестве условно древних приняты семейства, возникшие до уржумского века средней перми и вымершие до начала триаса.

Наиболее интересные результаты показывает раздельное рассмотрение динамики первых и последних находок, которые, как уже говорилось, отражают темпы возникновения и вымирания таксонов (рис. 4). Удивительным образом темпы вымирания (тонкая линия) всё время колеблются хаотически в определённых пределах, весьма узких в течение средней и поздней перми (низкий уровень вымирания в начале карбонового интервала может быть тоже значимым, но эти данные ненадёжны из-за ограниченности материала). А все колебания баланса воз-

никновения и вымирания определяются практически только динамикой возникновения новых таксонов (толстая линия). Это принципиально важно, потому что именно баланс возникновения и вымирания определяет, растёт ли биоразнообразие или падает. Получается, что вымирание мало влияет на этот важнейший показатель, решающим здесь оказывается темп возникновения новых семейств.

Динамика разнообразия комплексов членистоногих в меловых янтарях (рис. 5) гораздо беднее деталями отчасти из-за того, что число достаточно богатых меловых янтарных комплексов невелико (другие возможные причины рассмотрены в Обсуждении). Тем не менее, важная особенность динамики, замечённая на палеозойском материале, не менее выпукло проявилась и здесь: темпы вымирания (тонкий пунктир) колеблются в гораздо более узких пределах, чем темпы

возникновения (толстый пунктир), так что и здесь суммарная динамика (тонкая сплошная линия) определяются вариациями темпа появления новых семейств. В отличие от палеозоя, все изменения на меловом интервале носят позитивный характер (число первых и последних находок равно только в самом бедном комплексе из представленных на кривой): ни в середине периода, ни в его конце преобладание вымираний не наблюдается. В отличие от палеозоя, какой-либо определённой тенденции в изменениях баланса позитивных и негативных событий на меловом этапе эволюции янтарных членистоногих (толстая линия) заметить не удаётся.

#### 4. Обсуждение

Проведённый нами анализ дал неожиданный и многозначительный результат, один из многих (о других подробнее см. в цитированных во Введении публикациях), но несомненно самый важный. Оказалось, что динамика таксономического разнообразия насекомых и членистоногих в целом на двух достаточно длительных (суммарно около 140 млн лет, четверть всего фанерозоя) и принципиально важных отрезках геологического времени (это время пермотриасового, среднемелового и мел-палеогенового биотических событий) определяется спецификой процесса *возникновения* новых таксонов, а не их вымирания, как мы привыкли думать. Конечно, оставшиеся три четверти фанерозоя и половина биологического разнообразия могут принести достаточно много сюрпризов и неожиданностей, но на сегодняшний день мы должны исходить из известного, тем более что изученное нами разнообразие достаточно представительно: в каком-то, пусть не очень серьёзном смысле это половина от четверти — восьмая часть известно-

го человеку глобального исторического многообразия жизни.

Полученный результат поначалу поставил нас в тупик. Кажется не только привычным, но и разумным объяснять ход изменений таксономического разнообразия организмов динамикой вымирания, которое в свою очередь определяется воздействиями внешних, биотических и абиотических, факторов. И хотя множество деталей действия факторов среды на вымирание обычно остаются недостаточно понятными, сам подход возражений не вызывает. Но как раз вымирание оказалось мало изменчивым, и объяснять динамику биоразнообразия надо вариациями темпа диверсификации биоты. Здесь снова напрашивается объяснение через воздействие средовых факторов, но оно не проходит. Действительно, легко представить себе какие-то внешние воздействия, стимулирующие формообразование, такие как повышения радиационного фона или экологические катастрофы, меняющих среду обитания и тем стимулирующие обновление биоты. Но, во-первых, это все локальные, в лучшем случае региональные и геологически относительно краткосрочные эффекты, а у нас, в случае средней-поздней перми, речь о 20 млн лет негативной динамики. А во-вторых, объяснить нужно регулярное и длительное *подавление* диверсификации, а не её стимуляцию.

Объяснение (мне кажется, это действительно объяснение) удалось найти в моих же старых текстах, посвящённых, во-первых, осмыслению результатов первой нашей (Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН/АН СССР) попытки изучения динамики разнообразия насекомых (Расницын, 1989), во-вторых, анализу эволюционного процесса с позиций эпигенетической те-

ории эволюции (Расницын, 2002, 2015б; Жерихин и др., 2008). Эти идеи, за их недостаточной известностью, мне придётся здесь очень кратко изложить.

В первой из этих работ была предложена схема структуры биоценоотического кризиса и выделены четыре его фазы — подготовительная, парадоксальная, драматическая и успокоительная. Подготовительной фазе свойственно быстрое снижение доли вымерших семейств (в более общем случае это когорта условно древних семейств плюс условные эндемики). В парадоксальной фазе замедляется появление новых семейств и, соответственно, увеличивается доля вымерших (архаизация фауны). Драматическую фазу отличает ускоренное обновление фауны, успокоительную — снижение темпа обновления фауны до фонового уровня, прежде всего за счёт 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 ёмкие, чем прежде» (Расницын, 1989, с. 39). Новые данные подтверждают, хотя и не полностью, эту схему, о чём подробнее см. Расницын (2012). Для нашей сегодняшней темы важно понятие парадоксальной фазы с характерным для неё подавлением диверсификации: именно ей соответствуют выделенные на рис. 4 гжельский (конец позднего карбона) и средне-позднепермский этапы, каждый из которых предшествует событию преобразования фауны — умеренному на рубеже карбона и перми и глубокому на пермотриасовой границе. Отметим также, что упомянутое возникновение в результате кризиса сообществ, гораздо более ёмких и разнообразных, чем прежде, представляет важнейшее из последствий пермотриасо-

вого события (см. рис. 1; подробнее см. Расницын, 2012).

Это означает, среди прочего, что биотическое событие конца перми было ключевым к дальнейшему развитию биосферы Земли, несмотря на то, что оно не сопровождалось массовым вымиранием (по крайней мере в случае насекомых). Однако при всей его важности мы не можем сказать, в чём конкретно это событие состояло и чем оно было вызвано или хотя бы спровоцировано. Для мел-палеогенового события в своё время была предложена гипотеза биоценоотического кризиса, вызванного широким распространением покрытосеменных растений, перехвативших ранние стадии мезозойских сукцессий и тем опрокинувших всю систему мезозойских биоценозов (Родендорф, Жерихин, 1994; Zherikhin, 2002). Однако эта гипотеза, получившая достаточно широкую известность (Еськов, 2000), столкнулась с определёнными трудностями.

«Ангиоспермизация мира» (Красилов, 1989; Пономаренко, 1998) реально началась в середине мелового периода (в альбском веке), а меловое событие («меловой биоценоотический кризис») — в конце юры (Расницын, 1988, 1989). Не помогает даже, если к объяснению, следуя логике К.Ю. Еськова (2000), привлечь проангиоспермов («предпокрытосеменных» — голосеменных, сходных с покрытосеменными по некоторым, часто по многим признакам; Красилов, 1989). Их развитие идёт весьма постепенно и некоторые функции покрытосеменных (например, энтомофилия) появляются у голосеменных по крайней мере в ранней перми (Krassilov, Rasnitsyn, 1999). С другой стороны, основное событие в море произошло в самом конце мела, т. е. спустя 40 млн лет после начала активной

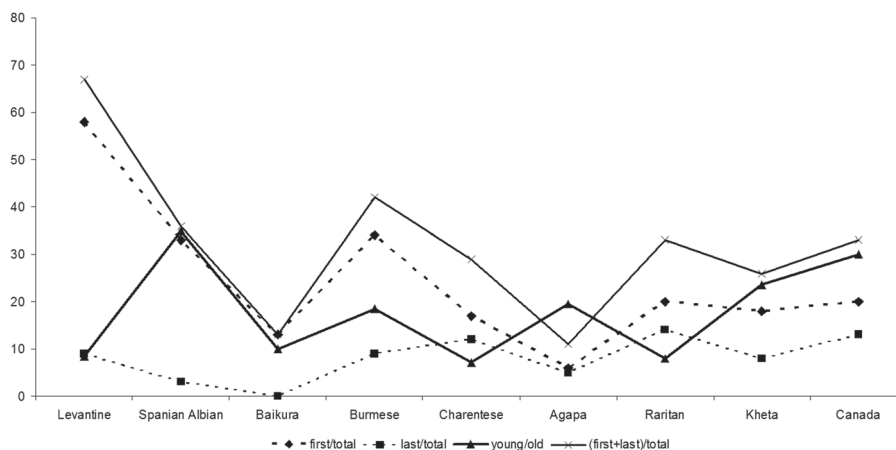


**Рис. 5.** Динамика разнообразия членистоногих в меловых янтарях (Rasnitsyn et al., in press). Толстая линия — показатель эволюционного облика комплекса (отношение числа условно древних и молодых семейств, подробнее см. в тексте), тонкая — индекс оборота фауны (см. рис. 2), толстый пунктир — удельное число первых находок семейств, тонкий пунктир — то же для последних находок.

**Fig. 5.** Arthropod diversity in Cretaceous amber (Rasnitsyn et al., in press). Thick line shows the evolutionary appearance of succeeding assemblages (ratio of “ancient” to “young” families, see text for details), thin line denotes changes of turnover index (cf. Fig. 2), thick dashed line, specific number of the first appearances, thin dashed line, same for last appearances.

ангиоспермизации мира, и объяснять его как «афтершок» ангиоспермизации — всё-таки некоторая натяжка.

Причины и суть преобразования биоты на рубеже палеозоя и мезозоя (перми и триаса) не более понятны, поскольку в самом сердце предполагаемой катастрофы, если судить по межтрапповым отложениям Сибири, продолжали существовать достаточно ординарные сообщества, правда, уже с несомненными признаками трансформации (см. рис. 3; для растительных сообществ и водных беспозвоночных см. Садовников, 2015а,б). Единственное, что стало очевидным после исследования динамики разнообразия членистоногих в меловых смолах (Rasnitsyn et al., in press), это то, что в мезозое диверсификация потеряла характерную для перми однородность в

пространстве и во времени. Локальные и региональные комплексы стали меняться с разной скоростью и в разном направлении, делая невозможной их временную ординацию по соотношению молодых и древних групп (рис. 5). Похоже, что после пермотриасового события возникли существенно новые возможности быстрой специализации и дивергенции организмов и их сообществ, что и обеспечило бурный и до сих пор не замедлившийся рост глобального биоразнообразия (рис. 6). Но как эти возможности возникли и в чём состояли, пока неизвестно.

Не менее важны причины обнаруженного подавления эволюции (формирования новых таксонов), тем более что выявленные интервалы такого подавления регулярно предваряют этапы значитель-

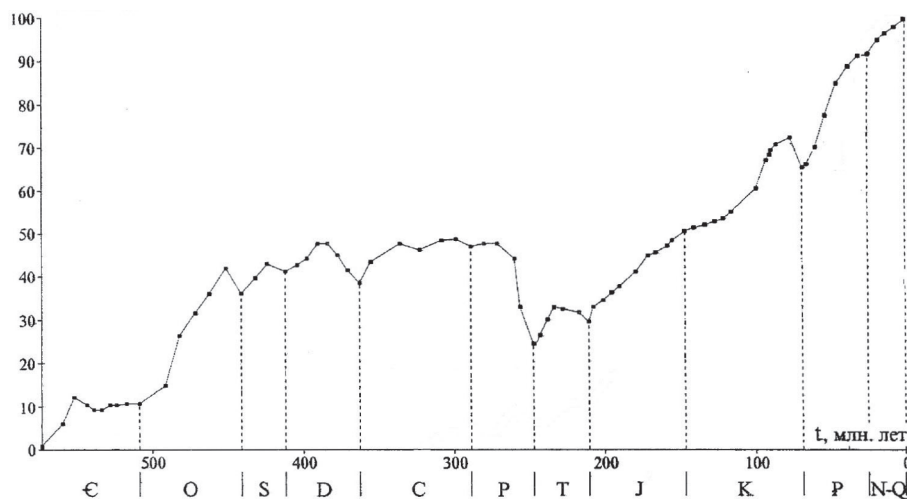


**Рис. 6.** Динамика разнообразия морских животных: число семейств, зафиксированных на последовательных веках геологической летописи (по: Алексеев и др., 2001, рис. 6, с изменениями).

**Fig. 6.** Dynamics of diversity of marine animals as recorded within succeeding ages of geochronology (after Alekseev et al., 2001, Fig. 6, modified).

ных эволюционных инноваций. Ответ был предложен (Расницын, 2002) вне всякой связи с поставленным выше вопросом, связь же эта была замечена лишь много позже (Расницын, 2012). Эта связь существует в рамках эпигенетической теории эволюции, популярность которой пока слишком мала, чтобы можно было здесь обойтись без необходимых, хотя бы и максимально кратких объяснений.

Эпигенетическая теория (на самом деле, конечно, гипотеза, но такова привычная терминология) признаёт важнейшим онтогенетический, а не молекулярный уровень организации живых существ (Шишкин, 1987, 2010; Расницын, 2002, 2015б; Rasnitsyn, 2006, 2015). Основу этой организации составляют морфогенетические механизмы, формирующие пути развития (креоды), а молекулярные механизмы выполняют важную функцию переключателей и модераторов, сопрягающих креоды в целостную систему, регулирующих и

тонко настраивающих их деятельность. Эволюционно важный аспект эпигенетики составляет концепция адаптивного компромисса (Расницын, 1987). Согласно этой концепции, тесные связи между структурами организма в онтогенезе и при функционировании ставят их в жёсткую зависимость друг от друга. Любое изменение в любой части системы сказывается на всём организме, и влияние это практически всегда будет негативным. Из-за этого организация живого существа оказывается напряжённым компромиссом между необходимостью одновременной оптимизации каждой из его адаптивных функций. В результате 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 изменениям» (Майр, 1974, 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, жёсткости 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 [морской фауны] 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» (Расницын, 2002, с. 20–21).

Цитированный текст, написанный 13 лет назад вне всякой связи с периодизацией этапов кризиса, похоже, предлагает гипотетический механизм подавления эволюции. По-видимому, обновление биоты («подготовительная фаза кризиса»,

на которой вымирают многие семейства древней когорты), предшествовавшее парадоксальной стадии подавленной эволюции, существенно увеличивает в составе биоты долю групп, «закосневших в совершенстве» своей организации (попавших в «ловушку совершенства»). Дальнейшие изменения условий, даже вполне обычные по своему характеру, продолжают снимать свой урожай вымирания, но диверсификация, заторможенная хорошо сбалансированной структурой эпигенотипа многих групп биоты, не восполняет эти потери. Биота беднеет, её упаковка становится всё более рыхлой и неполной. Это снижает требования к приспособленности её членов, и в частности к сбалансированности их эпигенотипа: происходит эрозия «ловушки совершенства». Когда такое снижение достигает некоторого критического значения, любое событие может оказаться триггером, спусковым крючком, запускающим лавинообразную диверсификацию и — при счастливых обстоятельствах — более или менее глубокое преобразование структуры сообществ.

## 5. Выводы

1. Динамика разнообразия биоты управляется не извне через массовые вымирания, а изнутри через подавление диверсификации (через торможение возникновения новых групп).

2. Феномен торможения диверсификации объясним в рамках эпигенетической теории эволюции: причиной торможения является накопление в биоте групп с особенно хорошо сбалансированным эпигенотипом (системой тесно взаимозависимых морфогенетических процессов), трудно изменяемым в ходе эволюции («ловушка совершенства»).

3. Обеднение биоты в результате длительного подавления диверсификации

открывает путь взрывной эволюции в результате ослабления адаптивного контроля организации в обеднённых сообществах (эрозии «ловушки совершенства»).

4. Результатом взрывной эволюции может быть преобразование общих свойств биоты: позднепермское событие, по-видимому, открыло таксонам и сообществам мезокайнозойскую возможность гораздо более глубокой и независимой специализации, чем в палеозое.

5. Изучение таксономической динамики разнообразия остаётся перспективной и многообещающей областью палеонтологии.

6. Методы и подходы, позволившие развить описанные выше представления, заслуживают внимания.

## Литература

- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. 2001. Эволюция таксономического разнообразия. Москва: ГЕОС. 126 с.
- Аристов Д.С., Расницын А.П. 2015. Насекомые в палеозое: этапы большого пути. — *Природа*, 5: 65–67.
- Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. 1988. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений. — Пономаренко А.Г. (ред.). Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. Москва: Наука. С. 208–215.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1994. Динамика таксономического разнообразия неморской биоты. — *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*, Том 1. Москва: Недра. С. 167–174.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1995. Динамика таксономического разнообразия пресноводных организмов. — *Палеонтологический журнал*, 4: 3–9.
- Еськов К.Ю. 2000. История Земли и жизни на ней. Москва: МИРОС-МАИК «Наука/Интерпериодика». 352 с.
- Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 2008. Введение в палеоэнтомологию. Москва: Т-во науч. изд. КМК. 371 с.
- Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. Москва: Наука. 264 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. Москва: Мир. 460 с.
- Пономаренко А.Г. 1998. Палеобиология ангиоспермизации. — *Палеонтологический журнал*, 4: 3–10.
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса). — Татаринов Л.П., Расницын А.П. (ред.). Эволюция и биоценоотические кризисы. Москва: Наука. С. 46–64.
- Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода. — Пономаренко А.Г. (ред.). Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. Москва: Наука. С. 191–207.
- Расницын А.П. 1989. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценоотического кризиса. — Соколов Б.С. (ред.). Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. Москва: Наука. С. 35–40.
- Расницын А.П. 2012. Когда жизнь и не думала умирать. — *Природа*, 9: 39–48.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики. — *Труды Русского энтомологического общества*, 73: 1–107.
- Расницын А.П. 2015а. Стратегии эволюционного успеха насекомых. — *Природа*, 2: 14–20.
- Расницын А.П. 2015б. Эпигенетическая теория эволюции на пальцах. — *Invertebrate Zoology*, 12 (1): 103–108.
- Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А. 2013. Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский–олёнокский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия. — *Журнал общей биологии*, 74 (1): 43–65.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974. Палеонтология и охрана природы. — *Природа*, 5: 82–91.
- Садовников Г.Н. 2015а. Палеоэкологическая характеристика траппового плато Средней Сибири в конце его формирования

- (вблизи границы перми и триаса). — Палеонтологический журнал, 1: 86–94.
- Садовников Г.Н. 2015б. Палеоэкологическая характеристика траппового плато Средней Сибири в середине времени его формирования (конец перми). — Палеонтологический журнал, 4: 103–110.
- Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория. — Татаринов Л.П., Расницын А.П. (ред.). Эволюция и биоценотические кризисы. Москва: Наука. С. 76–124.
- Шишкин М.А. 2010. Эволюционная теория и научное мышление. — Палеонтологический журнал, 6: 3–17.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K., et al. 2013. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. — Paleontological Journal, 47 (7): 641–832.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. 2015. Dynamics of insect diversity in the Paleozoic. — XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. August 11–15, 2015, Kazan, Russia. Abstract volume. Kazan: Kazan Federal University, Institute of Geology and Petroleum Technologies. P. 31.
- Jarzemowski E.A., Ross A.J. 1996. Insect origination and extinction in the Phanerozoic. — Geological Society of London, Special Publication, 102: 65–78. doi: 10.1144/GSL.SP.1996.001.01.05.
- Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1999. Plant remains from the guts of fossil insects: evolutionary and paleoecological inferences. — Proceedings of the First Palaeontomological Conference. Moscow, 1998. Bratislava: AMBA Projects International. P.65–72.
- Labandeira C.C., Sepkoski J.J. 1993. Insect diversity in the fossil record. — Science, 261: 310–315. doi: 10.1126/science.11536548.
- Nicholson D.B., Mayhew P.J., Ross A.J. 2015. Changes to the Fossil Record of Insects through Fifteen Years of Discovery. — PLoS ONE, 10 (7): e0128554. doi:10.1371/journal.pone.0128554.
- Rasnitsyn A.P. 2006. Ontology of evolution and methodology of taxonomy. — Paleontological Journal, 40 (Suppl. 6): S679–S737.
- Rasnitsyn A.P. 2015. Epigenetic theory of evolution in brief. — Botanica Pacifica, 4 (2): 5–8.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. 2015. Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian. — Paleontological Journal, 49 (12): 1282–1309.
- Rasnitsyn A.P., Bashkuev A.S., Vorontsov D.D. et al. (in press). Sequence and scale of changes in the terrestrial biota during the Cretaceous (based on materials from fossil resins). — Cretaceous Research.
- Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds). 2002. History of insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 517 p.
- Ross A.J., Jarzemowski E.A., Brooks S.J. 2000. The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global change. — Culver S.J., Rawson P.F. (eds.). Biotic Response to Global Change, the Last 145 Million Years. Cambridge University Press. P. 288–302. doi: 10.1017/CBO9780511535505.020.
- Zhang Zh.-Q. 2011. Animal biodiversity: An introduction to higher-level classification and taxonomic richness. — Zootaxa, 3148: 7–12.
- Zherikhin V.V. 2002. Ecological history of terrestrial insects. — Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds.). History of Insects. Dordrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. P. 331–388.