

ПРИРОДА

№ 9, 2002 г.

Журавлев А.Ю.

Количественная палеонтология: кривое разнообразие

© “Природа”

**Использование и распространение этого материала
в коммерческих целях
возможно лишь с разрешения редакции**



Сетевая образовательная библиотека “VIVOS VOCO!”
(грант РФФИ 00-07-90172)

vivovoco.rsl.ru
www.ibmh.msk.su/vivovoco

Количественная палеонтология: кривое разнообразие

А.Ю.Журавлев

Лет десять назад, когда полевые выезды перешли в ряд счастливых воспоминаний и прочего мемуарного творчества, палеонтологи начали думать... Осмысливать все, что набралось за время поездок. Ведь когда-то среди показателей «веса» ученого значилось даже количество привезенных из полей ящиков. (Сколько же их так и сгнило на складах в нераспечатанном виде!..) Впрочем, и обработанный по всем правилам материал, т.е. описания и изображения ископаемых организмов, собранные в толстые (и не очень) талмуды, прочно застревал на полках ведомственных библиотек, покрываясь пылью, разводами от прорвавшейся канализации и следами тараканьей жизнедеятельности, вопреки всяческим заклиниваниям о важности данного труда для практики и о его несомненной теоретической ценности.

На западе, где каждый цент, пенни, сантиметр и т.д. сотрудники университетов и музеев научились ценить несколько раньше, некоторые ученые попытались понять, а можно ли из бесчисленных палеонтологических описаний, накопившихся к тому времени, извлечь какую-нибудь пользу? Этим вопросом задались около 20 лет назад, и заслуга в «количественном» осмыслении палеонтологических трудов не в последнюю очередь принадлежит американцу Дж.Сепкоски [1], к со-

© А.Ю.Журавлев

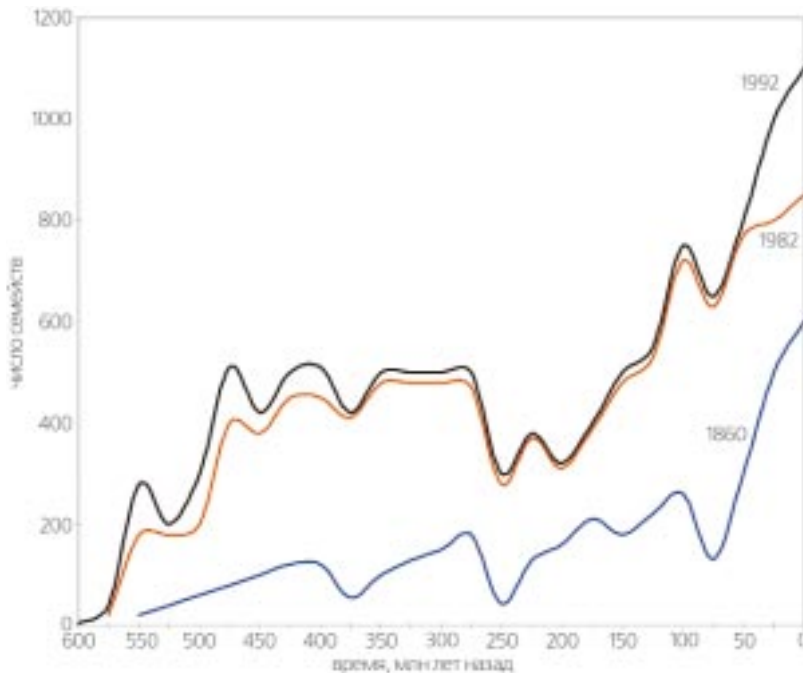


Андрей Юрьевич Журавлев, доктор биологических наук, специалист в области палеонтологии кембрия. До 2001 г. был ведущим научным сотрудником Палеонтологического института РАН, сейчас работает в Министерстве природных ресурсов Российской Федерации. Монографии: «Экология» (М., 2001); «Cassel's Atlas of Evolution» (L., 2001); «До и после динозавров» (Новосибирск, 2002).

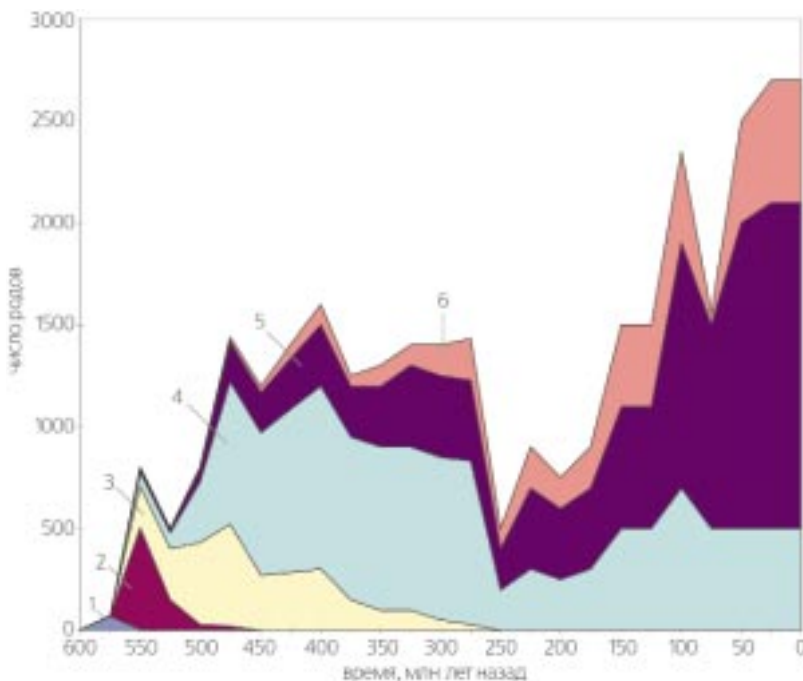
жалению, недавно, в расцвете сил, ушедшему от нас. Именно он прочертил по количественным данным первую кривую разнообразия морских организмов за весь фанерозой и самый конец криптозооя, т.е. начиная примерно с 600 млн лет назад до ныне. Сначала для отрядов, а затем для семейств и родов. Сведения для своих построений он почерпнул из палеонтологических изданий, собранных в американских книгохранилищах. (Одна из его статей на эту тему так и называлась «Десять лет в библиотеке: новые данные подтверждают палеонто-

гические модели».) Скрупулезно собранные им данные ныне служат основой для исследований многих зарубежных и отечественных ученых.

Сама кривая тоже имеет собственную историю. Уже в 1860 г. англичанин Дж.Филлипс, племянник и ученик «первого стратиграфа» У.Смита, начертил график разнообразия фанерозойских организмов. Удивительно, что его сугубо эмпирическая кривая напоминает ту, что почти 120 лет спустя была вычерчена на количественной основе: относительно низкое палео-



График, отражающий качественную оценку разнообразия организмов Дж.Филлипсом (1860), и кривые, построенные Дж.Сепкоски в 1982 и 1992 гг. для семейств морских животных.



Кривая разнообразия родов морских животных и эволюционные фауны Дж.Сепкоски: эдиакарская (1), томмотская (2), кембрийская (3), палеозойская (4) и современная (6). Приведена также микрофауна — микроскопические скелетные ископаемые (5).

зойское плато и мезо-кайнозойский взрывной рост разнообразия, прерванный на границе мелового и палеогенового периодов. В 1952 г. Н.Ньюелл, собрав данные о времени существования 9000 родов, впервые показал, что общий рост разнообразия прерывался массовыми вымираниями в конце трех периодов — девонского, пермского и мелового.

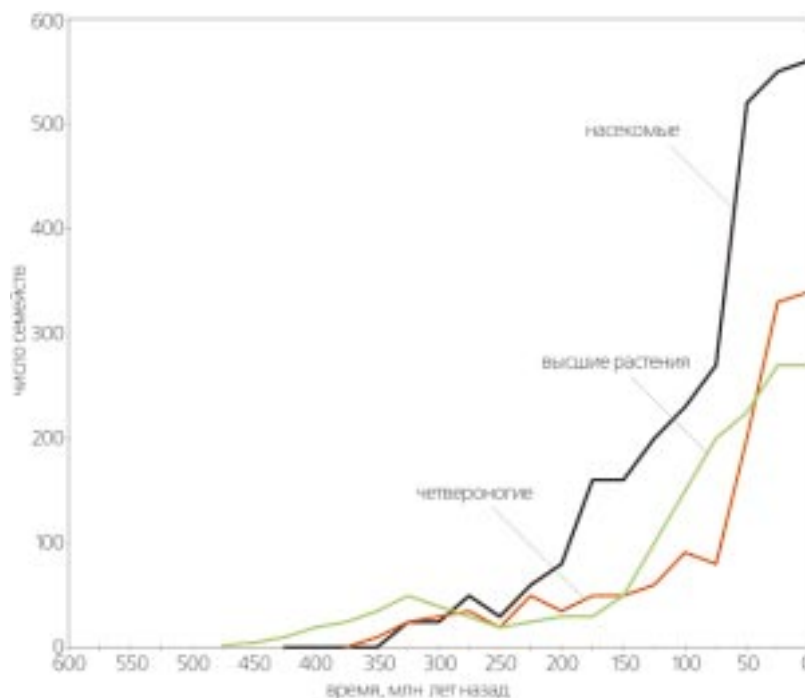
Однако лишь с наступлением компьютерной эры Сепкоски смог по-настоящему перейти от качественных показателей к количественным, опираясь на летопись морских скелетных животных как наиболее полную. В результате он выявил три вала нарастания разнообразия (раннекембрийский, среднеордовиковский и мезо-кайнозойский) и подтвердил наличие по крайней мере пяти массовых вымираний: позднеордовиковского, позднедевонского, пермско-триасового, поздне-триасового и мел-палеогенового. Кроме того, Сепкоски обнаружил, что фанерозойская история морского животного мира представляла собой наложение относительно независимых летописей трех эволюционных фаун — кембрийской, палеозойской и современной. Кембрийскую фауну слагали трилобиты, беззачатковые брахиоподы, хиолиты, иглокожие зокриноидеи, мелкие моллюски, считавшиеся тогда моноплакофорами, и многочисленные животные, не имевшие современных потомков. Эти группы преобладали в кембрийском периоде и почти все исчезли к концу палеозоя. Палеозойская фауна состояла в основном из кораллов, замковых брахиопод, головоногих, рачков, остракод, покрыторотых мшанок, морских лилий и вымерших полухордовых граптолитов. Все они доминировали в ордовиковском и пермском периодах. Наконец, современную фауну образовали различные мезозойские и кайнозойские раковинные амебы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, высшие раки, голоротые мшанки, морские ежи, хрящевые и костные рыбы, морские рептилии и млекопитающие [2].

Позднее в довольно разнородной кембрийской фауне Сепкоски

выделил эдиакарскую фауну из совсем непонятно каких организмов; томмотскую фауну, куда попало большинство животных неясной систематической принадлежности; и собственно кембрийскую, к которой отнес трилобитов и всяческих примитивных членистоногих, а также брахиопод и иглокожих. Каждая последующая в этом ряду фауна (от эдиакарской до современной) достигала максимального разнообразия медленнее предыдущей, но сам его пик был в 3—5 раз выше.

Конечно, выкладки Сепкоски далеко не всеми были встречены с энтузиазмом. Некоторые критики предполагали, что вся фанерозойская кривая, и особенно ее мезокайнозойский отрезок бурного экспоненциального роста разнообразия, мало отражает действительность. Ведь показатели разнообразия фаун по отдельным периодам могут зависеть от объема горных пород, сохранившихся от осадочных накоплений, площади выхода этих пород и даже от количества ученых-специалистов, описывающих ископаемые организмы. (Последний фактор был назван монографическим эффектом.) Не исключалось также, что эволюционные фауны Сепкоски только лишь артефакт, поскольку не все анализируемые им группы животных представляют собой настоящие таксоны. Такой таксон не включает всех потомков ближайшего общего предка, а сходство по тому или иному признаку унаследовано от довольно отдаленного предшественника. Правда, сам метод разделения таксонов на «чистые» и «нечистые» не всем кажется таким уж непорочным.

Впрочем, дальнейший анализ факторов, определяющих форму кривых разнообразия, подтвердил правоту Сепкоски. Оказалось, что родственные связи в пределах анализируемых таксонов на суть эволюционных фаун не влияют. Как их ни объединяй-разъединяй и ни называй, а облик каждой следующей в ряду определяют те же самые группы животных. Вместе их сводят сходные темпы вымирания и диверсификации (количество таксонов, образовавшееся за определенный



Кривые разнообразия наземных организмов: насекомых (по В.Ю.Дмитриеву и др.), четвероногих позвоночных (по Н.Н.Каландадзе и А.С.Раутиану) и высших растений (по И.Джаржембовски и А.Россу).

интервал). Каждая последующая фауна диверсифицировала и вымирала все медленнее. Сепкоски с коллегами проанализировали разнообразие для всех периодов фанерозоя по пяти относительно независимым выборкам, а именно: ископаемым следам; примерному числу видов животных вообще, исключая наземных насекомых; видам в морских донных сообществах; приблизительному количеству родов и по семействам. Результаты получились практически сходные — рост разнообразия со всеми уже оговоренными особенностями [3]. Интересно, что донные морские сообщества определенных интервалов формировались из элементов соответствующих им эволюционных фаун, а остатки прежних фаун вытеснялись в глубины океана.

В дальнейшем многие палеонтологи подсчитывали разнообразие наземных организмов — позвоночных, насекомых и высших растений, — а также водорослевого планктона. И всякий раз картина

вырисовывалась очень близкая к той, что была у Сепкоски: резкий рост разнообразия от позднего мезозоя до кайнозоя включительно (этот феномен часто именуют «тягой современности») и вымирание в пермско-триасовое и мел-палеогеновое времена. Примечательно, что данные по обилию молекулярных органических остатков, собственных водорослям, тоже укладываются в кривую разнообразия Сепкоски [4].

Мел-палеогеновое вымирание, впрочем, мало сказалось на насекомых и высших растениях. К примеру, среди последних стали умирать голосеменные, но покрытосеменные с лишайкой восполнили недостающую часть. Подсчитывались изменения разнообразия по отдельным регионам или сериальным изданиям, так как «Палеонтологический журнал», «Treatise on Invertebrate Paleontology». Результат оставался неизменным. Форма кривых разнообразия наземных позвоночных тоже оказалась постоянной, незави-

симо от того, к какому году относились построения — 1900, 1945, 1966 или 1987 [5, 6]. Такие кривые были получены только в 1987 г. при использовании литературных данных.

Из чего складывается поступательный рост разнообразия, специалисты определили довольно быстро. Во-первых, увеличивается разнообразие в пределах сообществ (за счет дробления внутри гильдий, ярусов и т.д.). Например, раннекембрийские рифовые сообщества, занимавшие около 10 км², содержали всего 25—65 видов животных, в девонских рифах той же площади насчитывалось уже до 400, в юрских — до 1000, ныне их вмещается до 5000. Во-вторых, увеличивается число самих сообществ. В ордовикском периоде, когда разнообразие выросло в три раза по сравнению с кембрийским, добавились глубоководные сообщества, более населенной стала толща воды, возникло очень плотно «упакованное» сообщество твердого грунта. В-третьих, неуклонно нарастает количество провинций с разными фаунами и флорами, несмотря на то, что временами исчезали барьеры между провинциями и возникали суперконтиненты.

Проверки с использованием истинно массовых количественных данных по палеозойским донным сообществам мягкого грунта и кембрийским рифовым сообществам показали, что неоднородность самих сообществ и их географическая разобщенность действительно сильно влияли на прирост разнообразия [7]. Впрочем, А.В.Марков, воспользовавшись данными Сепкоски, выяснил, что важной составляющей роста разнообразия также было поступательное увеличение продолжительности существования таксонов [8]. Роды в среднем существовали от 18.6 млн лет в кембрийском периоде до 136.1—151.5 млн лет в кайнозойской эре. Понятно, что чем дольше «живет» каждый в отдельности таксон, тем больше таксонов будут сосуществовать друг с другом. Наверное, и это еще не все механизмы роста разнообразия.

Однако основные силы палеонтологов, ведущих подсчеты, сосре-

доточились вокруг интервалов массовых вымираний (или кризисов). Довольно скоро кризисы стали подзревать в любых отрицательных изгибах кривой разнообразия. Из этого был сделан вывод, что в мезозое—кайнозое вымирания повторялись с периодичностью в 26 или 30 млн лет. Такие события связывали с метеоритными ударами. Далее последовали рассуждения, достойные пера почетных членов клуба «Неопознанные летающие снежные люди имени Лохнесского чудовища». Например, предполагалось, что у Солнца есть невидимая, но очень коварная звезда-двойник или не менее опасный десятый спутник, обращающийся за орбитой Плутона. Особенности орбиты звезды Немезиды или планеты X вызывают периодические возмущения в кометном облаке Оорта (правда, есть от чего возмутиться)... Но дальше обо всех этих построениях можно не вспоминать, поскольку они не соответствуют ни астрономической, ни геологической, ни палеонтологической действительности. «Периодичность» вымираний вызвана исключительно неудовлетворительными радиометрическими датировками (которые называются абсолютным возрастом) и еще менее удовлетворительными статистическими выкладками на тему вымиравших организмов.

Более достоверные статистические построения доказали, что ни один вид не исчез внезапно и что даже самые массовые вымирания были длительными — в несколько сотен тысяч и миллионов лет — процессами, начавшимися задолго до падения того или иного небесного тела на Землю [9]. Гораздо более занимательными и оправданными представляются поиски вполне земных и сугубо биотических причин этих явлений.

Здесь следует отметить разработки именно отечественных специалистов, особенно Н.Н.Каландадзе и А.С.Раутиана с их симптоматикой экологических кризисов [10], а также А.В.Маркова и Е.Б.Наймарк, которые ищут макроэволюционные закономерности в развитии надвидовых таксонов [11]. Но поскольку остроумные построения Каланда-

зе и Раутиана пока что нуждаются в подкреплении надежными палеонтологическими данными (в первую очередь использованием более полной летописи морской биоты), остановимся на разработках Маркова и Наймарк. (К их оригинальным мыслям о том, что, проследивая изменения некоторых показателей во времени, можно определить целостность того или иного таксона, вряд ли стоит относиться всерьез. Например, томмотская эволюционная фауна отнюдь не была целостным таксоном. Но поскольку судьба славивших ее групп организмов была единой, то и изменения любых показателей, рассчитанных для отдельных таксонов, оказываются сходными и одновременными.)

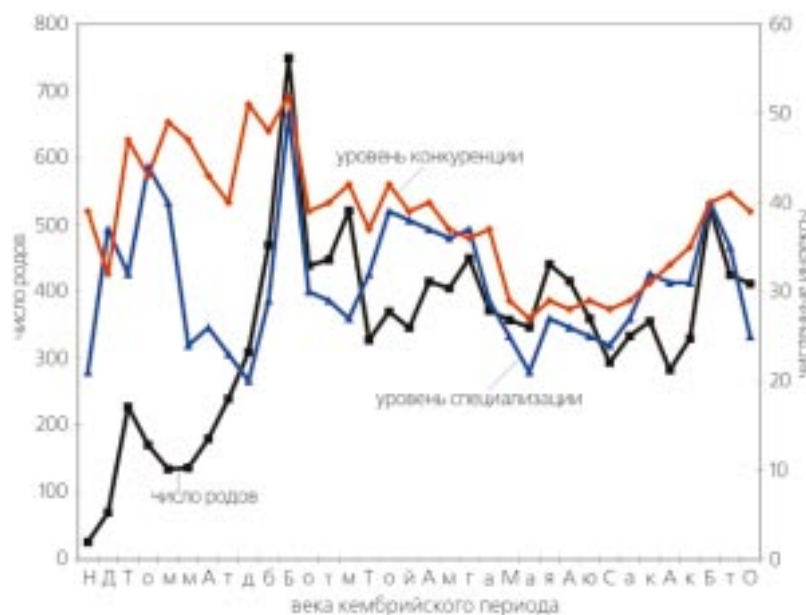
Главная заслуга Маркова и Наймарк — создание методики подсчетов таких показателей, которые позволяют определить степень специализации биоты и уровень конкуренции в конкретные доисторические времена. Степень специализации можно в какой-то мере оценить по средним (для всей биоты) индексам географического распространения и продолжительности существования таксонов. Первый индекс рассчитывается по среднему числу регионов, занимаемых какими-либо таксонами на данном временном отрезке. Второй индекс вычисляется по продолжительности существования таксонов, известных в изучаемом интервале. Поскольку «специалисты», как правило, жили недолго и на ограниченной территории, то, чем ниже эти индексы, тем, видимо, сильнее давил на биоту груз специализации. Уровень конкуренции можно представить через индекс монотипности, который определяется по процентному количеству монотипных семейств (или других таксонов), представленных в том или ином временном интервале. Ведь наиболее жесткая конкуренция обычно бывает между близкородственными формами.

Посмотрим, как меняются названные показатели в течение массовых вымираний, например во время раннекембрийского, урон от которого для разнообразия морской биоты вполне сравним с отрицательным воздействием прочих глав-

ных кризисов [7]. Оказывается, что вымирания (а в течение кембрийского периода произошло еще несколько не столь заметных событий того же плана) случаются в тот момент, когда все три показателя — средние индексы географического распространения, продолжительности существования и монотипности — стремятся к минимуму. И чем сильнее их падение, тем значительнее доля исчезнувших существ. Если высказанные предположения верны, то предпосылкой вымирания послужил избыток в биоте «специалистов», вынужденных к тому же конкурировать между собой. (Даже Козьма Прутков отмечал, что «специалист подобен флюсу». Впрочем, не будем дальше развивать мысль о сходстве биотических кризисов с положением современной науки, страдающей от избытка узких специалистов.) Чтобы вывести такую биоту из равновесия, достаточно любого внешнего толчка, даже столь незначительного в другие времена, как метеоритный удар. Но не станем забывать, что это всего лишь допущение, а оно требует подтверждения иными методами.

Интересно, что после массовых вымираний освободившиеся ниши не заполнялись со стремительностью, пропорциональной степени опустошения. Темпы диверсификации в такие времена ничуть не отличались от фоновых, видимо, из-за действия сдерживающих, сугубо биотических факторов. Эти факторы, вычисленные с применением спектральных рядов Фурье, еще предстоит назвать [12].

Марков, высчитав увеличение продолжительности существования родов в течение фанерозоя, связал эту тенденцию с ростом в морской биоте доли широко распространенных видов, приспособленных к относительно разнообразным обстановкам. Именно такие виды, как правило, и живут дольше других. Не забывая о значимости этих особенностей, нельзя исключать и иные факторы «долгожительства». Одним из них могла быть устойчивость сообществ. Ведь за ней кроется не только постоянство сосуществующих видов, но и способность быст-



Динамика разнообразия родов морских животных в кембрийском периоде и колебания уровней конкуренции и специализации (выражены через обратную величину численных индексов). Крупнейшему массовому вымиранию предшествует резкое повышение обратных значений уровней конкуренции и специализации в начале ботомского века. Века кембрийского периода: НД — немакит-далдынский, Томм — томмотский, Атдб — атдабанский, Ботм — ботомский, Той — тойонский, Амга — амгинский, Мая — майский, Аю — аюсокканский, Сак — сакский, Ак — аксайский и Бт — батырбайский. О — ордовикский период.

ро восстанавливаться после нарушения, вызванного внешним воздействием. А лучше «притираются» друг к другу именно долгоживущие виды. По-видимому, не случайно средняя продолжительность существования родов и сообществ в кембрийском—девонском интервале совпадают: от эфемерных сообществ раннекембрийской эпохи, каждое из которых практически неповторимо по своему составу, до силурийских и девонских сообществ, пребывавших в неизменности по 6—8 млн лет [13, 14].

Наверное, следует подчеркнуть, что раннекембрийские ассоциации организмов были именно сообществами, хотя их облик определялся не постоянством видов, а постоянством совокупности признаков, носителями которых эти виды были. Подобное своеобразное единство форм (а не единство содержаний) вполне олицетворяет

выражение: «Незаменимых видов не бывает». Впрочем, это верно только для сообществ, а не для тех, кто их исследует, и не для того чудом сохранившегося материала, который изучается. Удивительно, что экспертная комиссия Палеонтологического института РАН, призванная вроде бы охранять уникальные объекты от разрывания и распродажи, спокойно выдает разрешения на вывоз сотен килограммов палеонтологических образцов, происходящих из одного и того же местонахождения под предлогом того, что это массовый (!) материал. Видимо, только что народившейся в нашей стране количественной палеонтологии суждено захиреть на корню, хотя она по существу и есть один из основных источников сведений о макроэволюционных процессах прошлого. Так же, как настоящего и будущего.



Животные рифа в кембрийском периоде (слева, Монголия) и в неогеновом (Пуэрто-Рико): увеличение числа и размеров налицо.

Пока же только палеонтологи способны ответить на действительно серьезные вопросы эволюционной науки, которые требуют больших баз данных. Но важно не только то, что именно считать, но и как считать, и для чего. И, конечно, — чем. Поскольку то, что проверяемо, но не важно, так же бесполезно, как и то, что важно, но не проверяемо. ■

Литература

1. Sepkoski J.J., Jr. // *Paleobiology*. 1978. V.4. P.223—251.
2. Sepkoski J.J., Jr. // *Paleobiology*. 1979. V.5. P.222—251.
3. Sepkoski J.J., Jr. et al. // *Nature*. 1981. V.293. P.435—437.
4. Jarzembowski E.A., Ross A.J. // *Biotic recovery from mass extinction events*. L., 1996. P.65—78.
5. *Numerical palaeobiology. Computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions* / Ed. D.A.T.Harper. Chichester, 1999.
6. Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия. М., 2001.
7. Zhuravlev A.Yu., Riding R. *The Ecology of the Cambrian Radiation*. N.Y., 2001.
8. Марков А.В. // *Палеонтол. журн.* 2002. №2. С.3—13.
9. *Meteorites: Flux with time and impact effects* / Eds: M.M.Grady et al. L., 1998.
10. Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. 1993. Т.1. №5. С.3—8.
11. Марков А.В., Наймарк Е.Б. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М., 1998.
12. Kirchner J.W. // *Nature*. 2002. V.415. P.65—67.
13. Ivany L.C. // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1996. V.127. P.239—256.
14. Zhuravlev A.Yu., Wood R.A., Naimark E.B. // *Paleobiology*. 2002. In press.