

ЭКОСИСТЕМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

ВЫПУСК 5

А.С. Алексеев
В.Ю. Дмитриев
А.Г. Пономаренко

ЭВОЛЮЦИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ



ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ



<http://Jarassic.ru/>

NATIONAL SCIENTIFIC-TECHNICAL PROGRAMME
«GLOBAL ENVIRONMENTAL AND CLIMATIC CHANGES»

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
PALAEONTOLOGICAL INSTITUTE

ECOSYSTEM RESTRUCTURES
AND THE EVOLUTION OF BIOSPHERE

Issue 5

A.S. ALEKSEEV, V.YU. DMITRIEV, A.G. PONOMARENKO

EVOLUTION
OF THE TAXONOMIC
DIVERSITY

MOSCOW
GEOS
2001

<http://jarsic.ru/>

ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКАЯ ПРОГРАММА
«ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И КЛИМАТА»

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЭКОСИСТЕМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ
И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Выпуск 5

А.С. АЛЕКСЕЕВ, В.Ю. ДМИТРИЕВ, А.Г. ПОНОМАРЕНКО

ЭВОЛЮЦИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

МОСКВА
ГЕОС
2001

<http://Jurassic.ru/>

УДК 56.017
ББК 26.323
А 47

А.С. Алексеев, В.Ю. Дмитриев, А.Г. Пономаренко

**Эволюция таксономического разнообразия. - М.: ГЕОС, 2001.
-126 с., ил.
ISBN 5-89118-189-4**

В монографии рассмотрена пригодность палеонтологической летописи для изучения эволюции биоразнообразия, изложена методика исследования, даны обзоры эволюции разнообразия морских, пресноводных и наземных животных и проведено их сравнение, обсуждены связь разнообразия и устойчивости экосистем и применение палеонтологических данных в геохронометрии.

*Ответственные редакторы
чл.-корр. РАН А.Ю. Розанов и проф. И.С. Барсков*

ISBN 5-89118-189-4

© А.С. Алексеев, В.Ю. Дмитриев,
А.Г. Пономаренко, 2001

© ПИН РАН, 2001

© ГЕОС, 2001

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время считается общепринятым, что положение экологических систем стало весьма неустойчивым. На естественные сдвиги, порождаемые современным потеплением климата, накладываются антропогенные воздействия, эти влияния трудно разделить, поскольку мы, неизбежно, оказываемся перед суммативной реакцией экосистем на все воздействия сразу. Современное состояние экологической теории и теории климата не позволяют дать однозначный прогноз ни устойчивости экосистем к климатическим и антропогенным воздействиям, ни характерных реакций экосистем на такие воздействия. В то же время общественная потребность в экологическом прогнозе весьма велика и все более увеличивается.

В формировании современных представлений по экологической безопасности весьма существенными могут быть данные палеонтологов. Анализ изменений экосистем в геологическом прошлом позволяет получать сведения о реакции экосистем на воздействия разного рода без постановки экспериментов над реальными экосистемами, которые могут быть чреватые крайне нежелательными последствиями, или длительного мониторинга состояния экосистем, для чего может не оказаться ни достаточного времени, ни средств. Поскольку древние экосистемы, как и современные, как правило, реагируют на неблагоприятные воздействия снижением разнообразия, именно анализ его изменений служит в палеонтологии основным инструментом изучения хода эволюции экосистем в геологическом прошлом (Mosbrugger, 1992; Plotnick, McKinney, 1993). Этим аспектам эволюции был посвящен ряд ранее вышедших работ (Алексеев, 1989а; Дмитриев, 1989; Пономаренко, Дмитриев, 1993; Дмитриев и др., 1994а,б, 1995), но все же представляется целесообразным изложить полученные данные в более полном виде, обратив особое внимание на методические вопросы и связь эволюции разнообразия и устойчивости экосистем.

Для анализа динамики разнообразия используются существенно разные методики, которые по-разному освещают этот процесс. Даже одни и те

же данные по геологическому распространению таксонов при разной методике их обработки могут приводить к совершенно разным выводам, если не представлять себе совершенно ясно, что же изображают полученные кривые. Так, графики числа таксонов, существовавших за достаточно продолжительные отрезки времени (выше века), совершенно искажают ход эволюции таксономического разнообразия. При низком мгновенном разнообразии и большой скорости появления и вымирания таксонов будут получаться огромные пики разнообразия, не имеющие никакого отношения к реально существовавшему разнообразию. Поскольку такие кривые донныне используются в обобщающих работах (Барсков и др., 1996), демонстрация коллизий, возникающих при их применении, представляется целесообразной. С другой стороны, при использовании коротких, дробных по отношению к веку, периодов времени, кривая оказывается резко пилообразной даже при практически неизменном уровне разнообразия просто за счет того, что в одни отрезки времени попали богатые остатками местонахождения, а в другие не попали.

Следует отметить, что для древних экосистем есть возможность изучения их поведения в двух весьма различных состояниях биосферы Земли. Это холодное состояние, в котором Земля находится сейчас, и теплое, занимавшее большую часть геологической истории Земли (Чумаков, 1995). В теплой биосфере растительность субтропического или теплоумеренного типа простиралась почти до полюсов, такие теплолюбивые животные, как крокодилы, жили севернее 80-го градуса северной широты. Сравнение поведения биосферы в двух столь существенно различающихся состояниях весьма интересно, поскольку позволяет вычлнить наиболее существенные, фундаментальные принципы организации и функционирования биосферы, которые будут представлены и в том, и в другом состоянии. Уже сейчас можно утверждать, что в обоих случаях основные черты эволюции разнообразия сохраняются, так что мы имеем, по-видимому, дело с весьма общими закономерностями.

Изменения разнообразия - один из важнейших инструментов в палеоэкологии. Они используются и для поисков моментов в геологической истории, когда что-то случилось, и в попытках выяснения того, что же именно произошло. В результате палеонтология накопила значительный объем информации об изменениях органического разнообразия в геологическом прошлом, однако систематизацию и анализ этих данных нельзя считать удовлетворительными. Прежде всего следует отметить, что в палеонтологии анализируется практически только разнообразие таксонов, причем обычно весьма высокого уровня, тогда как в экосистемах действуют отдельные организмы. Во-вторых, в качестве показателя разнообразия используется просто число исследуемых единиц без учета равномерности их распределения, как это оценивается индексами разнообразия, например, индексом Шеннона (подробнее см. Маргалев, 1992). Однозначность получаемых при таких заменах результатов неочевидна и требует специального подтверждения. В-третьих, было показано, что наблюдаемый в раннем палеозое прирост α -разнообразия, то есть разнообразия внутри конкретных сообществ, не может обеспечить четырехкратного прироста общего родового разнообразия даже с учетом некоторого роста разнообразия экосистем (Sepkoski, 1988). Наконец, неоднократно отмечалась неодновременность начала и разный характер происхождения кризисных процессов на разных территориях.

Кроме того, ныне, когда кладизм принимается за синоним научного мышления в описательной биологии (tree-thinking), возникли сомнения в возможности оперировать в эволюционных исследованиях паратаксонами - группами, оставившими предков за своими границами и в кладистическом смысле не вымершими (Patterson, Smith, 1987; Smith, Patterson, 1988). По счастью, удалось продемонстрировать, что результат исследований эволюции разнообразия на всех или только голофилетических таксонах практически не отличается (Sepkoski, Kendrick, 1993). Опасения были иллюзорными с самого начала. Если бы объективность не служила для многих исследователей-кладистов основанием для замены систематики филогенией, они знали бы заранее, что результат будет именно таков. Анализ таксономического разнообразия будет оставаться одним из основных инструментов изучения эволюции, если только кладистам не удастся до основания разрушить созданную поколениями таксономистов систему органичес-

¹ Сказанное вовсе не означает принципиального неприятия в систематике кладистического анализа. Более того, разработанные кладистами методики представляются обязательными, отвергаются лишь претензии кладизма на истину в последней инстанции.

кого мира, заменив таксоны столь любезными их сердцу "зубьями гребенок"

Биологическое разнообразие является важнейшей характеристикой биосферы и слагающих ее экосистем, оно тесно связано с их устойчивостью, причем влияния здесь взаимные - высокое разнообразие есть результат устойчивости экосистем и само, в свою очередь, повышает их устойчивость. Представление о повышенной устойчивости высокоразнообразных систем восходит к А. Уоллесу (Wallace, 1876) и, в общем, никогда не оспаривалось, хотя его экспериментальное подтверждение получено только недавно. Ч. Дарвин (1939) высказал предположение о положительной связи разнообразия и продуктивности, здесь отношения далеко не столь однозначны, но найдены экспериментальные подтверждения и этого положения.

Использование таксономического разнообразия не самоочевидно. Разнообразие в сообществе должно измеряться суммой вероятностей встречи в случайной выборке представителей разных видов. В этом случае разнообразие будет описываться индексом Шеннона, предложенным для измерения количества информации. При одном и том же числе индивидуальных классов разнообразие будет наибольшим при равной их встречаемости. Максимальное известное для экосистем значение индекса Шеннона равно 5,3 бита на особь, обычно оно много меньше. Чтобы показатели разнообразия были экологически значимы, они должны представлять распределение биомасс по классам встречаемости, то есть в показатели разнообразия должна быть введена масса индивидуумов, однако для подобного рассмотрения обычно отсутствуют исходные данные. Вместо индивидуальных организмов обычно рассматриваются таксоны того или иного ранга, могут рассматриваться размерные классы или жизненные формы, обычно пренебрегают и разными вероятностями встречи индивидуумов, так как их удается получить в немногих случаях - для деревьев в лесу или планктонных организмов.

Предполагается, что основные показатели разнообразия и, особенно, его эволюции могут быть получены и при таких неполных данных.

Чтобы быть членом системы, ее элемент должен быть связан хотя бы еще с одним элементом. Число таких связей в экосистемах невелико даже при высоком разнообразии, обычно оно 2-4, но при разнообразии выше 5 бит на особь может достигать 12. То, что в экосистемах реализуется лишь малая часть возможных связей, является их важной характеристикой, так как обеспечивает подвижность и устойчивость экосистем.

Разнообразие экосистем, средние размеры и продолжительность жизни организмов, стабильность

плотности популяций зависят от потока энергии через систему, чем он медленнее, тем разнообразие выше, крупных долгоживущих организмов относительно больше, численность стабильнее и наоборот. "Горячие" экосистемы с большим потоком энергии теряют относительно большую его часть и всякое изъятие биомассы, например, человеком, неизбежно приводит к снижению разнообразия и устойчивости системы, уменьшению в ней роли крупных животных. Хищники организуют и увеличивают разнообразие, но их работа оплачивается очень высокими затратами - они возрастают на порядок на каждый уровень экологической пирамиды, так что слишком активный хищник будет отвергнут экосистемой, если выгоды в устойчивости от его управляющей деятельности не будут перевешивать затрат на поддержание его существования.

Сравнение динамики интегративного таксономического разнообразия и разнообразия в палеосукцессии конкретных ориктоценозов (α -разнообразия) показало, что они существенно различны. Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1988) обратил внимание на то, что в начале ордовика общее родовое разнообразие возрастает четверо при том, что разнообразие конкретных палеоэкосистем возрастает самое большее на 70%, и эту разницу не удается компенсировать некоторым возрастанием числа экосистем. Это заставляет с большим вниманием относиться к географической составляющей изучаемого процесса, тем более, что был показан разный характер прохождения кризисных событий на разных территориях.

Из сказанного следует, что и основополагающая концепция системной организации надвидовых таксонов и значительная часть идеологии недавно вышедшей интересной книги А.В. Маркова и Е.Б. Наймарк (1998) представляется малопривлекательной. Конечно, она, тем не менее, имеет право на существование.

Предлагаемая работа во многом посвящена методическим вопросам изучения эволюции таксономического разнообразия, так что фактический материал об изменениях во времени разнообразия биоты рассмотрен в ней неравномерно. Морская биота, изменению разнообразия которой посвящено огромное число работ, использована в основном для демонстрации разных методических приемов и для сравнения с наземной биотой и населением континентальных водоемов, для которых приводятся новые оригинальные результаты или существенно новая интерпретация прежних данных. Задумывалась работа как единая за общим авторством, однако обширность сделанного В.Ю. Дмитриевым вклада и представление им не просто обзора методик, а оригинальной объемистой работы, не позволяет двум другим авторам приписать к этой части. Возник-

ли и весьма отличающиеся подходы и трактовки, что представляется вполне допустимым даже под общей обложкой. Методика представления динамики таксономического разнообразия, предложенная В.Ю. Дмитриевым, последовательно применена только в написанных им или с его участием разделах. Там же можно найти кривые динамики разнообразия, представляющие собой пересчет по этой методике данных других авторов, в том числе и Дж. Сепкоски. В разделах, написанных А.С. Алексеевым, использованы для обсуждения и приведены на иллюстрациях кривые в оригинальном представлении, так как для их пересчета требуются исходные данные, как правило, в работах отсутствующие. Поэтому отдельные части работы публикуются отдельными же авторами, каждый из которых единолично отвечает за все изложенное в соответствующем разделе. Было принято совместное редактирование всей работы, но все же не удалось избежать некоторого перекрытия разделов, которое было сохранено для связности изложения.

Введение и раздел о связи разнообразия и устойчивости написаны А.Г. Пономаренко, раздел об эволюции разнообразия наземных экосистем - В.Ю. Дмитриевым и А.Г. Пономаренко, разделы о палеонтологической летописи и закономерностях эволюции таксономического разнообразия А.С. Алексеевым с участием А.Г. Пономаренко, посвященный методике раздел, озаглавленный «Кривые разнообразия», и раздел «Палеонтологическая интерполяция в геохронометрии» - В.Ю. Дмитриевым.

Большая часть этой книги основана на переданном Дж. Сепкоски в Палеонтологический институт РАН неопубликованном, но почти полностью подготовленном к опубликованию списке родов морских животных, за что авторы ему чрезвычайно признательны. Внезапная кончина Сепкоски лишила нас возможности узнать его мнение о полученных результатах. Его исследования эволюции таксономического разнообразия относятся к наиболее крупным палеонтологическим обобщениям последнего 20-летия. Наши выводы не всегда совпадают с его заключениями, но данная работа в целом продолжает развивавшееся им направление исследований, в котором Сепкоски относится к числу наиболее плодотворных авторов нашего времени. Авторы признательны всем сотрудникам ПИН РАН, принявшим участие в подготовке и обсуждении работы. В.Ю. Дмитриев специально благодарит К.Е. Еськова, тщательно просмотревшего раздел по кривым разнообразия и сделавшего ценные замечания.

Работа выполнена в рамках программы "Глобальные изменения природной среды и климата" и программы РАН по изучению биоразнообразия; поддержана РФФИ (проект № 01-04-48925).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ И ЕЕ СВОЙСТВА

Задача по расшифровке закономерностей эволюции органического мира Земли, описываемая в терминах разнообразия, требует прежде всего выяснения ключевого вопроса о том, насколько имеющиеся в распоряжении исследователей реальные данные адекватно отражают структуру биоты прошлого. Любые выводы могут быть ошибочны только потому, что палеонтологическая летопись представляет собой очень маленькую и неслучайную выборку, не позволяющую получить достоверную информацию о совокупной древней биоте на определенном таксономическом уровне, причем ненадежную не только количественно, но даже качественно. Для того, чтобы оценить, каким объемом информации о таксономическом разнообразии древней биоты располагает палеонтология и какова надежность этой информации, необходимо в первую очередь суммировать все накопленные данные.

Под палеонтологической летописью обычно понимают совокупность материальных документов об органическом мире прошлого, сохранившихся в осадочной оболочке Земли. Осадочная оболочка, сложенная последовательными напластованиями осадочных горных пород, является довольно хорошим регистрирующим инструментом, записывающим с большей или меньшей точностью все события, происходящие в биосфере, косной частью которой она является. Современные методы стратиграфии и геохронологии позволяют более или менее точно датировать записанные в осадках данные, что обеспечивает возможность их исторического анализа.

Вместе с тем несовершенство записывающих механизмов седиментосферы очевидно. Утрата информации начинается сразу после отмирания или гибели организмов и лишь небольшая их часть, прежде всего минеральные скелеты, попадает в осадки. В осадках на стадии их превращения в осадочные породы происходит дальнейшая потеря информации, которая продолжается и позднее, когда породы разрушаются эрозией, субдуцируются вместе с океанической корой или погружаются тектонически на большие глубины, где интенсивно метаморфизуются. В результате от первоначального объема информации

о древней биоте могут сохраняться лишь малые доли процента.

Еще одно ограничение, и весьма существенное, связано с тем, что наука пока способна извлечь и расшифровать только часть сохранившейся в геологической летописи информации, хотя возможности познания непрерывно расширяются.

Все материальные документы об органической жизни прошлого, являющиеся объектами палеонтологии, могут быть разделены на три группы. Первую и основную составляют **зуффоссилии**. Это так называемые телесные ископаемые - разнообразные минеральные и органические скелеты организмов (раковины, склериты, спикулы, кости, органические оболочки) или их ядра и отпечатки. Они представляют собой остатки тел организмов, либо их фрагменты. Другая группа, ставшая широко известной и используемой лишь в середине XX века, это **ихнофоссилии**, то есть следы жизнедеятельности организмов в осадках - норы или их слепки, разнообразные сверления на твердых субстратах различной природы, следы передвижения, питания и т. д. К этой же группе относятся копролиты и фекальные пеллеты, часто являющиеся породообразующими. Наиболее экзотическую группу объектов составляют **хемофоссилии** - органические биомолекулы, сохранившиеся в осадочных породах либо без изменений, либо в преобразованном, но узнаваемом виде.

Ихнофоссилии и хемофоссилии дают неограниченную информацию об условиях существования организмов, преобладании тех или иных типов метаболизма или фотосинтеза на определенных этапах развития биоты, особенно в докембрии, когда скелетные формы еще не были многочисленны, но почти бесполезны для изучения таксономического разнообразия древней жизни. Хотя ихнофоссилии могут получать латинские названия и они признаны Международным кодексом зоологической номенклатуры (1988) как паратаксоны, виды, роды и семейства ихнофоссилий не могут считаться равноценными обыкновенным таксонам. Поэтому вся изложенная ниже информация касается только той части палеонтологической летописи, которая представлена зуффоссилиями.

Несмотря на массовую утрату информации, в некоторых случаях ископаемые ориктоценозы прекрасно отражают таксономический состав хорошо скелетизированных групп населения данной части бассейна, так как в них может быть представлено до 85% видов (Valentine, 1989).

Палеонтологическая летопись может быть разделена на три составляющие (Newell, 1959; Teichert *et al.*, 1987):

а) потенциальную - совокупность фоссилий, которые находятся в горных породах и которые могут быть когда-либо изучены;

б) неопубликованную - та часть собранных коллекций и материалов, которая либо находится в обработке, либо никогда не обрабатывалась, либо обработанная, но не опубликованная по различным причинам (смерть исследователя, недостаточность финансирования, утрата и др.);

в) опубликованную - информация о вымерших организмах, обнародованная через печатные издания различной формы и таким образом введенная в научный оборот. Именно последняя составляющая палеонтологической летописи является источником всех доступных для науки сведений о биоте прошлого и прежде всего именно она должна быть оценена с точки зрения ее надежности, представительности и информативности.

Изученность палеонтологической летописи

К середине XX в. стало ясно, что за прошедшие к тому времени 150 лет существования палеонтологии как науки удалось накопить громадную информацию о древних организмах, прежде всего по их систематическому составу.

Например, только известный каталог «Ellis and Messina», публикуемый Американским музеем естественной истории, насчитывает по 1990 г. почти 40 тысяч видов фораминифер и около 25 тысяч видов остракод. Не менее впечатляющи цифры и для других групп - около 20 тысяч трилобитов, 25 тысяч брахиопод и свыше 10 тысяч видов четырехлучевых кораллов.

Потребность в обобщении накопленных данных вызвала подготовку и публикацию таких глобальных сводок по систематике ископаемых организмов как «Основы палеонтологии» (1958-1964) в СССР, американское, но ставшее фактически международным, руководство «Treatise on Invertebrate Paleontology» (1953 - ныне), «Traite de Paleontologie» (1955-1956) во Франции, энциклопедии палеоихтиологии и ряда других сводных работ на родовом уровне.

Полной информации о числе уже описанных таксонов ископаемых организмов различного ранга не имеется. В наиболее свежем списке Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1992) насчитывается 4075 семейств и близких к ним таксономических групп морских животных, известных в ископаемом состоянии, тогда как во втором издании «Fossil Record» учтено 7186 семейств микробов, грибов, протистов, растений и животных (Benton, 1993, 1995).

На родовом уровне в литературе оценки отсутствуют. Неопубликованная база данных Дж. Сепкоски в 1995 г. насчитывала 33 180 родов морских животных. Наши подсчеты по указателям Реферативного журнала «Геология» за 1955-1984 гг. показали, что только за этот период было описано не менее 12666 новых родов животных и 3291 род ископаемых растений, всего 15 957 родов. Чтобы получить общее число родов, эту цифру следует увеличить по крайней мере в три раза до 45-50 тысяч.

Число известных науке ископаемых видов животных попытался оценить Д. Рауп (Raup, 1976a) на основании частичного подсчета по сводке «Zoological Record» за 1900-1970 гг. Всего учтено 71112 видов животных. Путем экстраполяции общее число описанных с 1760 по 1970 гг. видов ископаемых животных было оценено им в 190 000 (рис. 1).

Для оценки возможного числа описанных видов не только животных, но и растений, нами проведены подсчеты по указателю новых таксонов Реферативного журнала «Геология» за 1955-1984 гг. (после 1984 г. указатели перестали существовать). Всего за это время было помещено в указатель 97 930 новых видов животных и растений, а с 1971 по 1984 г. - 48234. Из описанных в 1971-1984 гг. видов животные составляют 37 000 (то есть примерно три четверти - 76,7%). Если предположить, что в 1985-1996 гг. темп описаний новых таксонов сохранялся на том же уровне, что и ранее, то общее число описанных начиная с 1971 г. по настоящее время видов животных можно оценить в 72 000. Эту цифру можно прибавить к оценке числа видов, описанных до 1971 г. (Raup, 1976a), которая равна 190 000 видов. Таким образом, суммарное число за 1760-1996 гг. составит около 260 000 видов. Если принять установленное нами соотношение описываемых таксонов животных и растений равным 3:1, то всего должно было быть описано не менее 350 000 ископаемых видов.

Однако на самом деле это число относится не к реальным таксонам, а лишь к их названиям, то есть опубликовано не менее 350 000 названий ископаемых видов. Между тем многие из них, особенно предложенные в XIX в., по тем или иным причинам непригодны или невалидны. Это значит, что реально

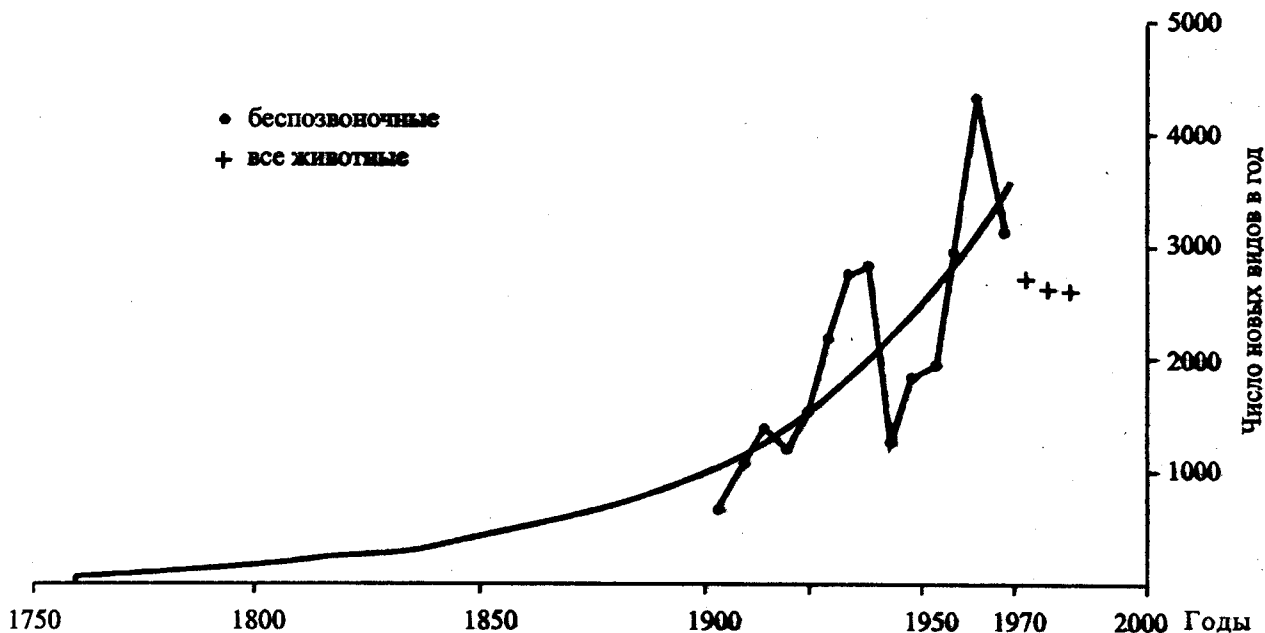


Рис. 1. Скорость описания ископаемых видов беспозвоночных в 1758-1970 гг., осредненная по интервалам продолжительностью 5 лет (по Раур, 1976а). Крестиками показано среднее число описанных за 5 лет видов всех животных по данным Реферативного журнала «Геология»

признаваемых специалистами видов несколько меньше, чем указанное выше число. Важно определить, насколько меньше. Для этого необходимо количественно установить долю таких названий.

Проще это сделать на родовом уровне, поскольку такие сводки для отдельных групп достаточно многочисленны. Так, подсчеты по монументальному труду А. Леблича и Х. Теппен (Loeblich, Tappan, 1988), посвященному систематике ископаемых и современных фораминифер, показали, что из 3853 родовых названий 1149 или 32% являются синонимами. Учитывая очень большой объем этой выборки, можно предположить, что примерно одна треть родовых названий должна быть отброшена. Близкие, но несколько более низкие значения дает анализ сводки по систематике палеозойских фораминифер (Вдовенко и др., 1993; Раузер-Черноусова и др., 1996): из 798 родов в качестве синонимов приведены 166, то есть 20.8%. Аналогичную картину демонстрируют археоциаты (данные любезно предоставлены А.Ю. Журавлевым) - из 479 названий родов 33.8% составляют невалидные.

Определить вероятное число синонимов и непригодных видовых названий значительно сложнее, так как исчерпывающие сводки отсутствуют. Кроме того, более значительную часть, чем у родов, должны составлять субъективные синонимы, а их число очень существенно варьирует у различных авторов по вполне понятным причинам. По личному опыту изу-

чения меловых усконогих раков (Алексеев, 1982), скелет которых состоит из отдельных табличек, весьма непохожих друг на друга, что изначально определяет относительно большую, чем у других групп, долю синонимов, можно предположить существование на видовом уровне примерно тех же соотношений, что и у родов. На 143 признававшихся мной меловых вида, которые были известны на 1980 г., приходится около 60 синонимов, что составляет около 30% от общего числа. Близкая цифра получена для археоциат (из 1930 видовых названий 28% принадлежат синонимам). Вероятно, это максимально возможная оценка. В других группах, особенно не имеющих длительной истории изучения, доля синонимов существенно ниже. На 195 видов и подвидов конодонтов рода *Polygnathus* (Барсков и др., 1991) приходится лишь 6 синонимов, то есть всего 3%. Вероятно, суммарно можно оценить долю синонимов на видовом уровне не более чем в 20%. Таким образом, общее число известных видов ископаемых организмов можно считать равным 280 000.

Таксономическое разнообразие современной биоты

Знания о разнообразии современной биоты весьма неполны. Общее число известных видов оценивается как равное 1-2 млн., а потенциальное - 1.5-

5.0 млн. (Lane, 1990). Суммарное видовое разнообразие современных животных недавно было оценено максимально в 30 млн. видов, в среднем 10 млн. и минимально в 3 млн. (Rödder *et al.*, 1993). Следовательно, нам известно в настоящее время скорее всего лишь 10-20% видов. Однако по различным группам эта величина очень сильно варьирует от почти 100% у млекопитающих (Diamond, 1984) до первых процентов у ряда таксонов простейших, червей (например, нематод) и насекомых. Крупные скелетные формы изучены на более чем 50%, а именно такие формы преобладают в палеонтологической летописи. Хуже известно разнообразие микроскопических групп и групп, лишённых минерального скелета.

Описание новых видов продолжается быстрыми темпами. Только за последние годы (начиная с 1978 г.) описано 380 тысяч новых видов современных и ископаемых животных, причем около половины из них приходятся на насекомых (170 тыс.) (данные «Zoological Record», получены по Интернету).

На родовом и семейственном уровнях подсчеты разнообразия современной биоты отсутствуют.

Вместе с тем надежность оценок числа современных видов весьма невелика. Однако ни у кого нет сомнений в том, что накопленной информации о разнообразии современной биоты вполне достаточно для адекватного описания основных особенностей ее структуры.

Представительность палеонтологической летописи

Важно также определить, какая часть из когда-либо существовавших видов нам уже известна. Общее число видов организмов, существовавших на протяжении фанерозоя, очень трудно установить. Один из подходов использует в качестве главного расчетного параметра среднюю продолжительность существования вида, которая обычно оценивается в 5-10 млн. лет (Valentine, 1970). Д. Рауп (Raup, 1991) на основании анализа кривых выживания 17 621 рода морских животных рассчитал среднюю продолжительность существования вида в 4 млн. лет, а рода - 12 млн. лет. Близкая цифра в 6.7 млн. лет получена для палеозойских криноидей (Baumiller, 1993). Вторая неизвестная величина - это общее число современных видов, существующие оценки которой приведены выше. Комбинация различных оценок общего числа современных видов и средней продолжительности их существования для фанерозоя дает в качестве максимальной оценки 10.5 миллиардов, минимальной - 17.5 миллионов при средней оценке 180 миллионов (Rödder *et al.*, 1993). Кажется, что максимальная оценка слишком велика, чтобы быть вероятной, поскольку предположение о неизменности

общего таксономического разнообразия биосферы на протяжении фанерозоя не подтверждается фактами (см. ниже). Поэтому более реалистичной представляется минимальная оценка в первые десятки миллионов. Существование 25-30 миллионов видов вполне допустимо, хотя требуются специальные методически более строгие подсчеты, поскольку Г. Рёддер и др. (Rödder *et al.*, 1993) рассмотрели не все возможные комбинации. Если принять комбинацию минимального числа современных видов (3 млн.) и средней продолжительности существования видов равной 6 млн. лет, то получится сумма, равная приблизительно 30 млн. видов (рис. 2). Если же разнообразие в кембрии было на один-два порядка ниже современного, то и эта цифра может быть заметно завышенной. Кроме того, в это число входят и современные виды. Их следует вычесть из общего числа, либо прибавить к числу известных ископаемых. Первая процедура не приведет к сколько-нибудь заметному изменению результата, прибавление же 1-2 млн. к 280 тыс. ископаемых видов поднимет долю известных таксонов почти на порядок (до 10%). С теоретических позиций предпочтительней первый вариант, так как он позволяет избежать «пула рецентности», то есть включения в расчеты данных по современной биоте, знание которой на несколько порядков выше, чем ископаемой. Принимая за основу 30 млн., можно утверждать, что в этом случае науке известно около 1-2% всех когда-либо существовавших видов. Учитывая известные соотношения между числом видов, родов и семейств, можно заключить, что наука располагает сведениями о 5-20% вымерших родов и около 50% семейств.

Если принять позицию Дж. Валентайна (Valentine, 1970), согласно которой правильнее использовать в подсчетах не общее число современных видов, а только тех из них, которые легко фоссилизуются, то, согласно его оценке, таких видов морских беспозвоночных на протяжении фанерозоя должно было существовать от 342 000 до 1 543 000. Поскольку морских беспозвоночных уже описано почти столько видов, сколько указано Дж. Валентайном в нижней оценке, более реалистичной представляется ее верхнее значение, но даже в этом случае доля известных видов от потенциально существовавших оказывается равной десяткам (20-30%) процентов. Этого числа таксонов достаточно, чтобы выявлять основные закономерности изменения разнообразия биоты на протяжении фанерозоя.

Устойчивость палеонтологической летописи

Итак, накопленные данные о таксономическом составе биоты фанерозоя достаточно представитель-

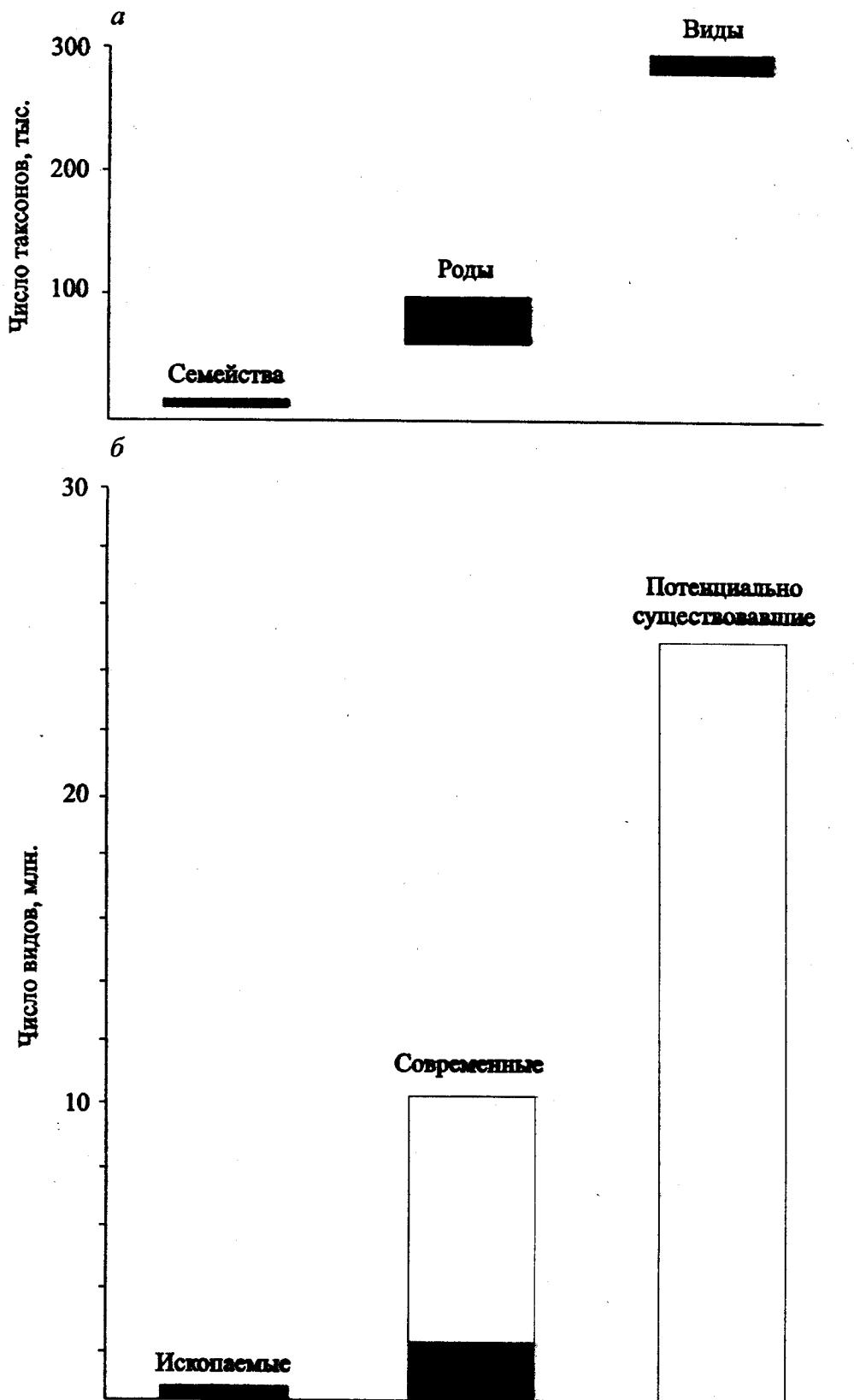


Рис. 2. Изученность таксономического разнообразия: а - общее число известных в ископаемом состоянии таксонов организмов (семейства – 7-8 тыс., роды – 50-70 тыс., виды – около 280 тыс.); б - сравнение числа известных в ископаемом состоянии, современных (черное - установлено, белое - оценка) и общего числа существовавших в геологической истории видов организмов

ны, но они могут быть чувствительны к изменениям их объема. Единственным способом решения этой проблемы является сравнение подсчетов разнообразия, выполненных в различное время и основанных на различных источниках. Сопоставление пяти независимых групп данных для каждого периода фанерозоя (разнообразие следов жизнедеятельности, глобальное число ископаемых видов, число видов в 386 морских донных сообществах, родовое разнообразие морских беспозвоночных и семейственное разнообразие) показало, что все они указывают на низкое таксономическое разнообразие в кембрии, последующий неравномерный рост и стабилизацию во второй половине палеозоя с резким снижением в триасе и затем повышение разнообразия на протяжении мезозоя и кайнозоя (Sepkoski *et al.*, 1981). Коэффициенты корреляции этих групп данных друг с другом, а также с самыми ранними подсчетами, выполненными Дж. Филлипсом еще в 1860 г., очень высоки и превышают 0.9.

По-видимому, генеральные закономерности изменения таксономического разнообразия по крайней мере морской биоты фанерозоя на семейственном и родовом уровнях могут считаться твердо установленными. Отсутствие сводок по морскому фитопланктону определяет то, что эта часть биоты обычно не включается в базы данных. Она учтена лишь в сводке М. Бентона (Benton, 1993) и в интервале поздний мел - эоцен А.С. Алексеевым (1989б). Включение фитопланктона не меняет общих закономерностей изменения разнообразия при различных временных масштабах и это позволяет говорить о всей биоте в целом.

Сравнительный анализ двух баз данных о стратиграфическом распространении семейств морских животных, разделенных интервалом в 10 лет (Sepkoski, 1982, 1992), показывает, что ревизованная база содержит 800 новых семейств, но в ней нет 200 семейств из тех, что были в первой версии и она содержит свыше 2000 изменений времени их появления и исчезновения (Sepkoski, 1993а). Несмотря на столь значительные поправки исходных данных, графики колебаний разнообразия морской биоты оказались почти идентичны (коэффициент корреляции 0.990).

Экологически гомогенные случайные выборки по 1000 родов морских животных демонстрируют совершенно аналогичные изменения уровня вымирания на протяжении фанерозоя (Raup, Boyajian, 1988). Это означает, что даже столь малые по объему выборки достаточно представительны и их увеличение ведет лишь к незначительным изменениям картины.

Аналогичные результаты дает сравнение графиков разнообразия семейств тетрапод (преимущественно наземных), построенных по 6 базам данных,

начиная от сводки К. Циттеля начала века и кончая сводными работами М. Бентона и Р. Кэрролла 80-х годов (Maxwell, Benton, 1990). Все графики демонстрируют рост числа семейств к современности, причем в интервале от позднего девона до позднего мела семейственное разнообразие остается более или менее постоянным, после чего следует резкий подъем в палеогене.

Стратиграфическое распространение таксонов

Визуализировать картину колебаний таксономического разнообразия биоты можно только опираясь на диапазоны стратиграфического распространения зарегистрированных таксонов (Sepkoski, Koch, 1996). Между тем, точная фиксация стратиграфических рангов представляет значительную трудность. Препятствиями являются: низкая точность датировки многих осадочных (особенно континентальных) толщ, ненадежность и грубость удаленных корреляций, непрерывное совершенствование и нестабильность номенклатуры местных, региональных и глобальных шкал и другие обстоятельства. В некоторых видах анализа приходится огрублять стратиграфические ранги, например, до отдела, так как распространение только части таксонов указано с точностью до яруса. Лишь для ограниченного числа таксонов, в основном принадлежащих ортостратиграфическим группам, известно распространение с точностью до зоны. Эта сторона дела существенно влияет на подсчеты разнообразия, но зависит в основном от степени геологической и стратиграфической изученности осадочной оболочки.

Другая, не менее важная проблема связана с теми искажениями, которые обусловлены характером палеонтологической летописи. Наиболее известное из таких искажений получило название эффекта Сигнора-Липпса (Sepkoski, 1986). Р. Сигнор и Дж. Липпс (Signor, Lipps, 1982) обратили внимание на то, что по причине неполноты палеонтологической летописи некоторые таксоны, на самом деле исчезающие во время события массового вымирания, последний раз фиксируются несколько ранее, в предшествующем временном интервале. Это делает внезапное (кратковременное) массовое вымирание растянутым во времени, то есть постепенным. По мере накопления данных стратиграфический ранг таких таксонов должен продлеваться, делая суммарную картину более четкой и более близкой к реальной.

Совершенно аналогичное явление имеет место при анализе распространения видов в конкретном разрезе - стратиграфические ранги в нем всегда меньше полного диапазона, установленного на основе синтеза данных по многим разрезам. Характерный

пример дает изучение пограничных отложений мела и палеогена в разрезе Зумайя на севере Испании. Первоначально последние находки аммонитов в этом разрезе были сделаны примерно в 12.5 м ниже границы (Ward *et al.*, 1986; Wiedmann, 1988), но позднее при более детальных исследованиях довольно многочисленные аммониты были обнаружены в последнем метре маастрихта (Ward *et al.*, 1991).

Реальный ранг усекается случайным образом, так как это зависит от многих некоррелируемых друг с другом обстоятельств - характера обнаженности, частоты опробования, степени фациальной однородности и т. д. В настоящее время предложены статистические методы, позволяющие оценивать полный ранг на основании усеченного с учетом числа уровней находок (Strauss, Sadler, 1989; Marshall, 1990; Springer, 1990). Однако эти методы игнорируют то, что нередко стратиграфический уровень исчезновения таксонов в разрезе точно отражает некоторое событие и практически не искажен. Искусственное его «размазывание» столь же вредно, как и анализ искаженных стратиграфических рангов.

Вместе с тем отмеченное выше принципиальное сходство графиков изменения разнообразия биоты, основанных на различных базах данных и на различных метриках, показывает, что на уровне систем, отделов и ярусов искажения стратиграфических рангов не столь значительны, чтобы они могли изменять картину кардинальным образом. В то же время при анализе на более детальном стратиграфическом уровне и небольших по объему групп и выборки они несомненно должны учитываться.

Две части палеонтологической летописи

Опубликованная палеонтологическая летопись на самом деле не является единой. Следует признать, что существуют две в значительной степени независимые части палеонтологической летописи. Одна из них, зафиксированная в морских породах, послужила основой для разработки хроностратиграфической шкалы и дает наиболее полную и надежную информацию об исторических изменениях биоты, но, по большей части, только ее морской компоненты. Остатки пресноводных и наземных организмов в морские породы попадают нечасто, и их доля вряд ли в целом превышает 1%. Существуют, однако, морские захоронения, где разнообразие остатков растений или насекомых намного превышает разнообразие морских организмов.

Вторая часть сохранилась в континентальных породах и по тафономическим причинам она гораздо менее представительна, чем морская. Регистрирующая способность морских осадков в целом значи-

тельно выше, чем континентальных, хотя и последние иногда дают крайне детальную запись событий. Для нас важно не то, что палеонтологическая летопись континентальных (пресноводных и наземных) организмов весьма отрывочна, а то, что она довольно плохо, особенно когда требуется высокое временное разрешение, может быть скоррелирована с морской. Корреляция морских и континентальных отложений, то есть прослеживание в них одновозрастных горизонтов, до сих пор остается недостаточно точной. Возраст многих классических наземных фаун и флор известен весьма приблизительно, особенно в тех случаях, когда они захоронены в янтарях. Обычно датировка континентальных толщ в пределах яруса считается хорошим уровнем детальности, но нередко приходится довольствоваться отделом.

Соответственно, диапазоны стратиграфического распространения пресноводных и сухопутных организмов установлены очень приблизительно и поэтому трудно сравнимы с морскими. Объединение этих двух частей в единую летопись не только трудная задача, но и, возможно, в ряде случаев нецелесообразная. Таким образом, две эти части летописи могут рассматриваться как относительно независимые, что должно учитываться при анализе опубликованных данных.

Надежность геохронологических шкал

Одной из наиболее популярных метрик при анализе изменений разнообразия биоты является скорость вымирания или появления таксонов определенного ранга. При ее расчете стратиграфические подразделения трансформируются в их длительность, выраженную в миллионах лет. Начиная с первой шкалы фанерозоя, опубликованной Холмсом еще в 1947 г., можно видеть удивительную стабильность относительной длительности периодов и грубой оценки возраста их границ. Разница в несколько десятков миллионов лет не представляется значительной. Однако если мы переходим на более короткие отрезки, такие как эпохи и особенно века, то даже новейшие шкалы отличаются друг от друга весьма существенно. Только интервал от современности по поздний мел демонстрирует достаточно устоявшиеся датировки границ, но и они постоянно подвергаются коррекции. В случае кратковременности тех или иных подразделений (1-3 млн лет) изменение их длительности на 0,5 и более миллионов лет будет весьма существенно корректировать расчетные параметры. Для более древнего интервала фанерозоя, и особенно для палеозоя, продолжительности веков известны весьма приблизительно и рассчитаны глав-

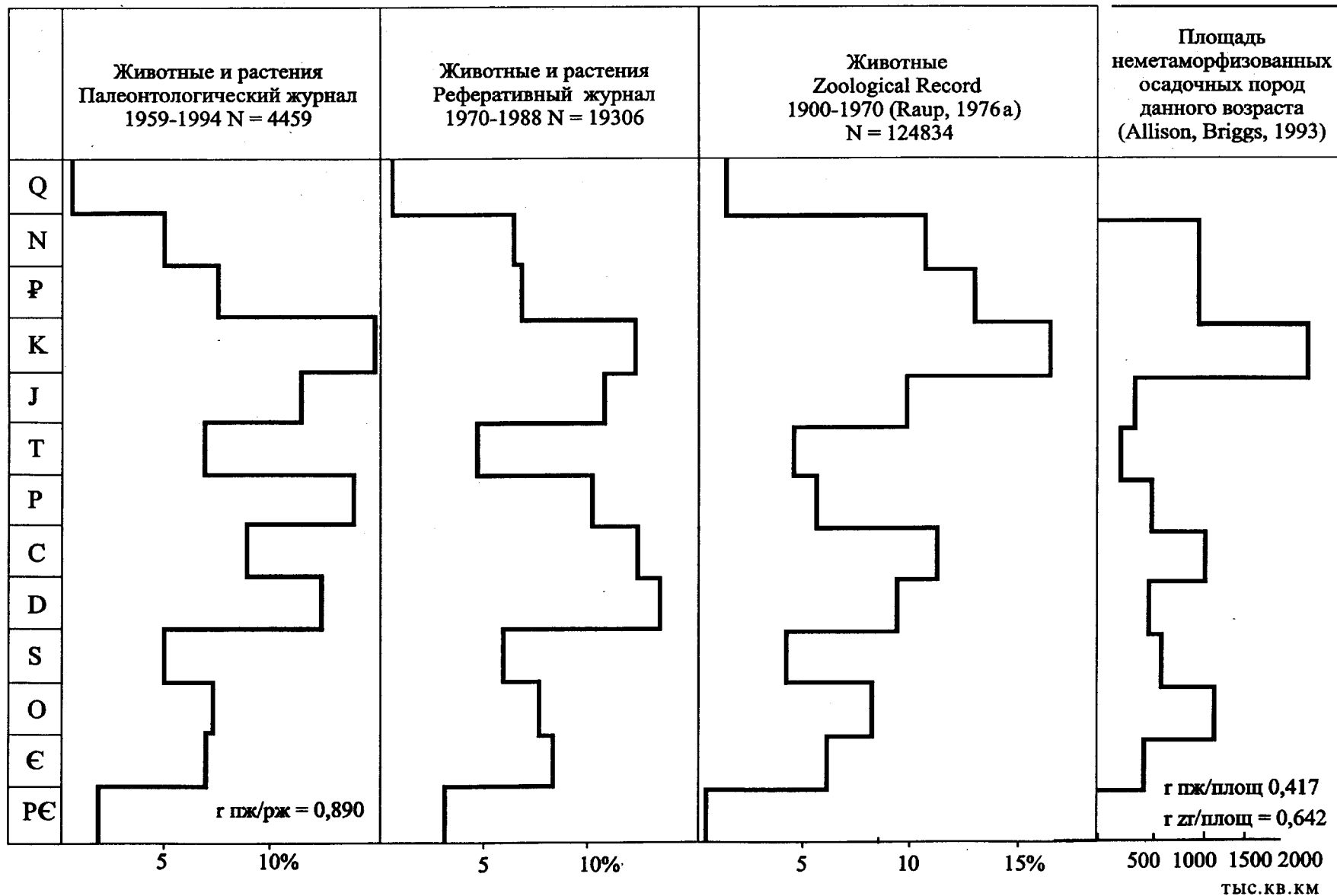


Рис. 3. Сравнение распределений по периодам числа новых видов животных и растений по данным различных источников и площади метаморфизованных обнаженных осадочных пород

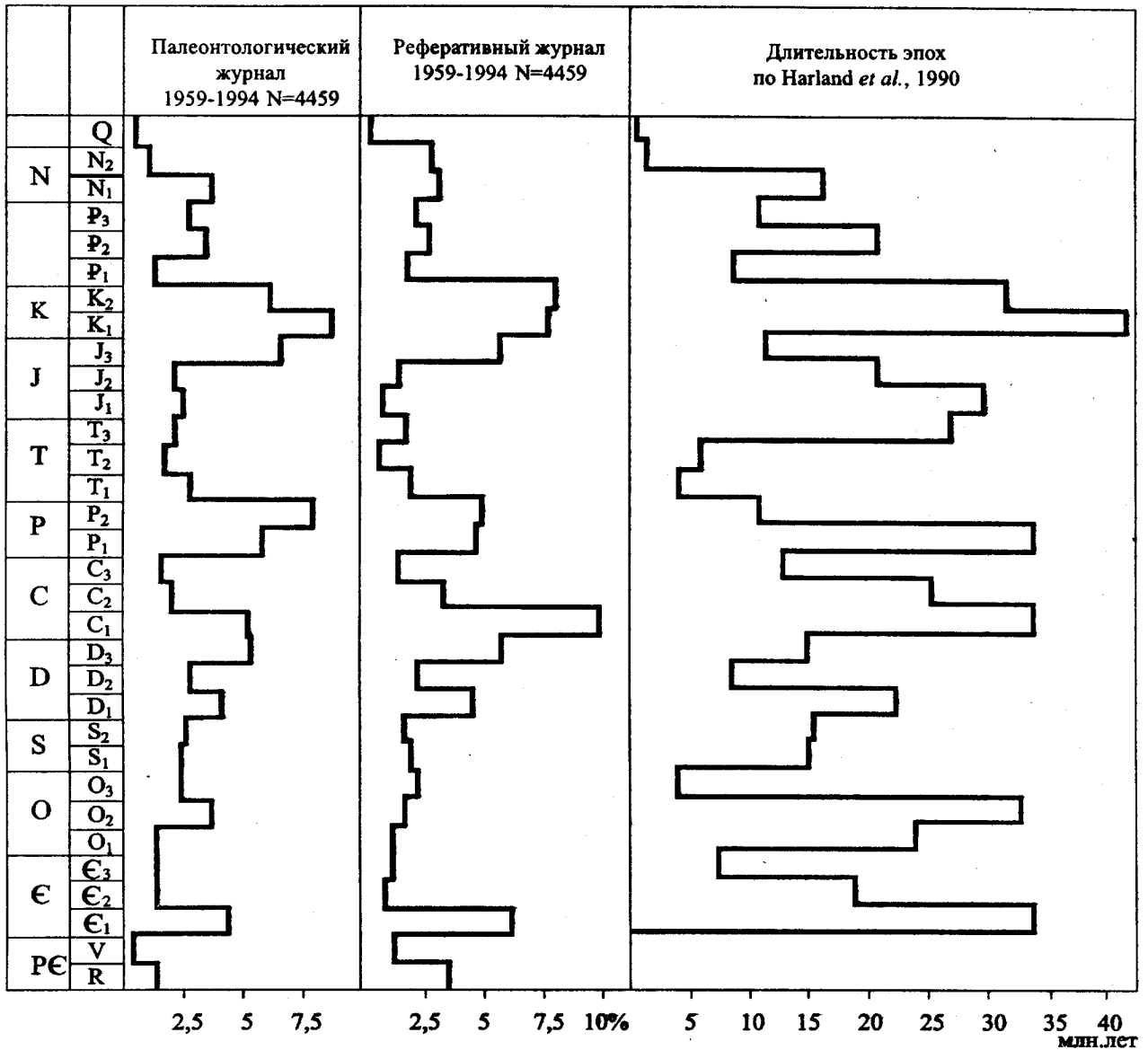


Рис. 4. Сравнение распределений по эпохам числа новых видов животных и растений по данным различных источников и длительности эпох по шкале Harland *et al.*, 1990

ным образом путем интерполяции на основании ограниченного числа надежных датировок. Однако и для палеозоя в последние годы наблюдается быстрый прогресс, что позволяет надеяться на существенное уточнение наиболее популярных в настоящее время шкал геологического времени (Harland *et al.*, 1990; Odin, 1994; Gradstein, Ogg, 1996).

Влияние на кривые разнообразия

Итак, мы выяснили, что палеонтологическая летопись достаточно представительна, надежна и устойчива, чтобы с ее помощью можно было восстанавливать наиболее принципиальные вехи в разви-

тии глобальной биоты. Однако эта опубликованная летопись может быть искажена относительно потенциальной, в связи с чем ее использование может быть поставлено под вопрос. Основными искажающими факторами являются следующие. Относительно малое влияние может иметь «монографический фактор» - расположение крупных исследовательских центров в поле развития пород определенного возраста, преимущественное изучение одних стратиграфических интервалов и групп ископаемых организмов по сравнению с другими, что вытекает из культурных, производственных и даже конъюнктурных предпочтений.

Более существенным следует считать вопрос о

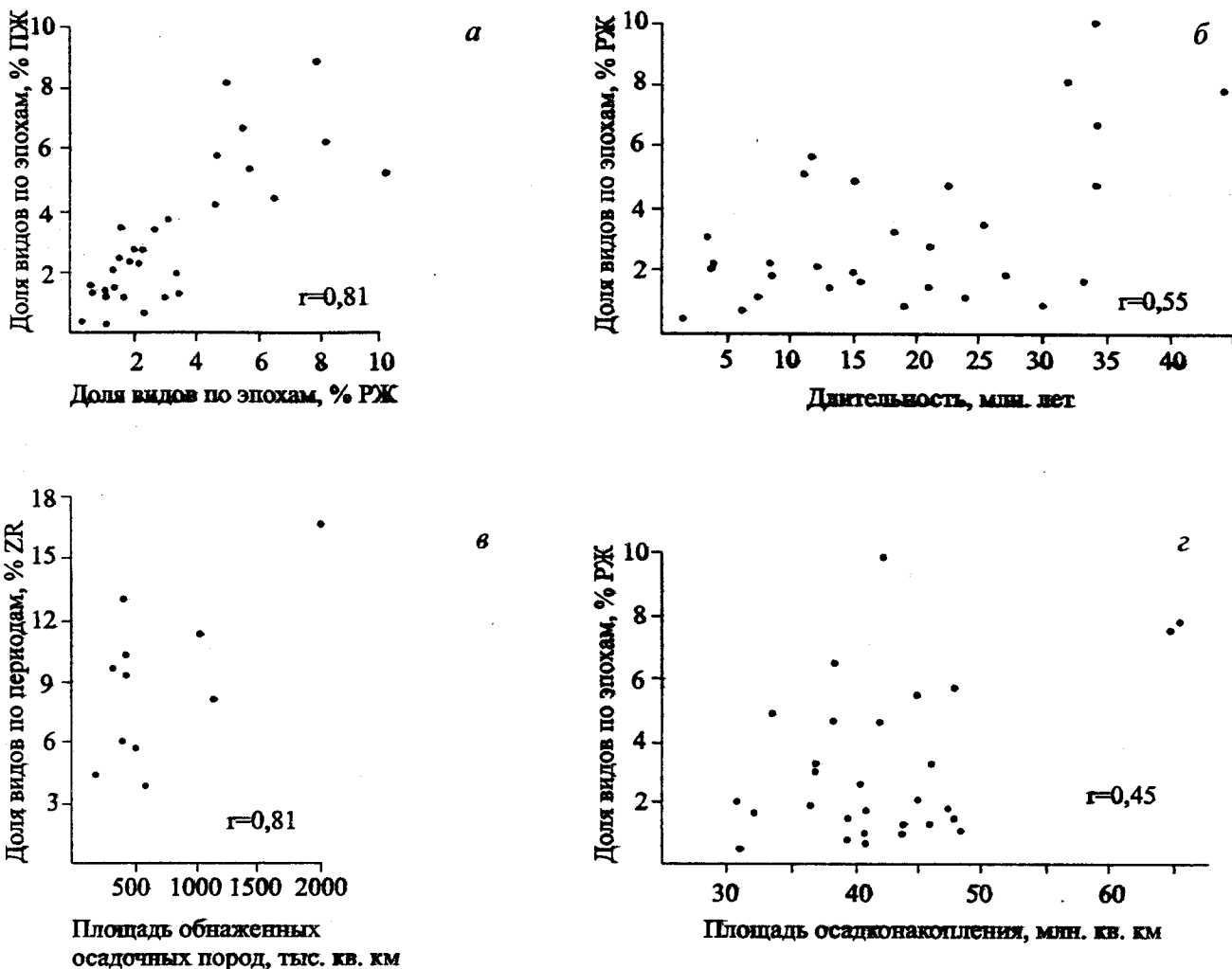


Рис. 5. Корреляции видового разнообразия: а - новых видов, описанных в Палеонтологическом журнале, и всех новых видов, описанных с территории СССР по данным Реферативного журнала «Геология»; б - новых видов с территории СССР и длительности эпох; в - доли видов по периодам (Raup, 1976a) и площади обнаженных осадочных пород (Allison, Briggs, 1993); г - новых видов с территории СССР и площади осадконакопления (Ронов, 1994)

связи числа описанных таксонов с площадью и объемом пород определенного возраста. Действительно, логично предположить, что более высокие площади и объемы пород, доступных для изучения, только в силу одного этого должны «производить» больше ископаемых таксонов. В свою очередь площадь, занятая породами того или иного возраста, зависит главным образом от их древности, так как древние породы либо перекрыты более молодыми, либо претерпели существенную эрозию. Наконец, некоторые интервалы геологической истории по тем или иным причинам могли продуцировать значительно меньше осадков, чем другие.

Возможная связь между площадью выходов пород данного возраста и числом описанных таксонов была замечена давно. Количественно эту связь на

примере морских организмов оценил впервые Д. Рауп (Raup, 1976b), который показал на основании анализа распространения около 70 тыс. видов наличие достоверной корреляции между числом видов и площадью пород данного возраста, хотя он использовал не абсолютные значения площади выходов и объемов на уровне систем, а их относительные величины.

Для оценки наличия в палеонтологической летописи породного сигнала нами проанализированы данные, основанные на подсчетах новых видов животных и растений, описанных с территории бывшего СССР и опубликованных на страницах Палеонтологического журнала в 1959-1994 гг. (4459 видов) и во всех изданиях в 1970-1988 гг., зафиксированных в Реферативном журнале «Геология» (19 306

видов). Такие выборки имеют особый интерес, так как они обобщают относительно новые описания, в которых стратиграфическая привязка дана намного точнее, чем это было в первой половине XX века. Представительность этих выборок можно оценить путем их сравнения с базой данных для морских животных, полученной Д. Раупом по «Zoological Record» (124 834 вида). Наиболее новые данные по площади неметаморфизованных осадочных пород (Allison, Briggs, 1993) имеются только для систем, что делает сравнение этих параметров довольно грубым.

Сравнение показало (рис. 3,4), что распределение видов, описанных в «Палеонтологическом журнале» с территории бывшего СССР, по возрасту почти идеально совпадает с распределением всех видов (коэффициент корреляции 0.89). Корреляция же первой выборки с площадью пород данного возраста оказалась незначимой ($r=0.42$), тогда как данные из «Zoological Record» демонстрируют существование надежной корреляции между ними ($r=0.64$).

И на более детальном временном разрешении (на уровне эпох) данные по Палеонтологическому и Реферативному журналам (рис. 4,5) демонстрируют ту же зависимость. Однако для Реферативного журнала база данных оказалась несколько меньшего объема (12 955 видов), так как для остальных видов распространение было указано только на уровне системы. Обе базы данных хорошо совпадают друг с другом (коэффициент корреляции 0.80). Они были сравнены с суммарными объемами всех пород на континентах и скоростями седиментации как они были

определены А.Б. Роновым и др. (1976), а также с длительностью эпох по Б. Харленду и др. (Harland *et al.*, 1990). И та и другая базы не только довольно хорошо скоррелированы с объемами пород ($r=0.66$ и $r=0.69$ соответственно), но и с длительностью эпох ($r=0.49$ и $r=0.52$ соответственно).

В свою очередь объемы и длительности также скоррелированы друг с другом ($r=0.68$). Корреляция же со скоростью седиментации отсутствует, что объяснимо с общих позиций. На графиках можно видеть, что наличие корреляции определяется прежде всего тем, что максимальное число видов описано из ордовика, девона и карбона, юры и мела. Эти интервалы характеризуются наибольшими объемами сохранившихся осадков и максимальной длительностью эпох.

Таким образом, следует признать, что опубликованная палеонтологическая летопись содержит в себе заметный сигнал, отражающий доступные для изучения площади и объемы пород соответствующего возраста, сохранившиеся на континентах к настоящему времени. Однако наличие корреляции между объемами пород и длительностью эпох свидетельствует о том, что основной вклад в этот сигнал связан именно с длительностью, так как чем длительнее рассматриваемый промежуток времени, тем большие объемы осадков должны были образоваться. В таком случае этой корреляцией можно было бы пренебречь, но существование зависимости между числом описанных видов и площадью выходов осадочных пород заставляет с осторожностью относиться к данному выводу.

КРИВЫЕ РАЗНООБРАЗИЯ

Когда в палеонтологии обсуждают изменения разнообразия организмов, обычно подразумевают изменения во времени числа таксонов. Это связано с доступностью исходных данных не только для отдельных крупных групп организмов, но и всех групп вместе (по крайней мере морских), особенно после появления многотомных мировых справочников и специальных списков. В отличие от числа таксонов, изменения экологического, морфологического, генетического разнообразий, числа сообществ, частотных (информационных) мер и т. п., как правило, изучаются ограниченно - для отдельных групп организмов, локальных местонахождений или групп местонахождений, сравнительно небольших временных интервалов. Это определяется сложностью и неоднозначностью, во-первых, подбора достаточно однородного исходного материала и, во-вторых, его численного выражения, что влечет за собой трудности при интерпретации получаемых результатов. Более подробные исследования имеются по числу и таксономическому богатству сообществ (Vambach, 1986). Изучение изменений числа таксонов имеет длительную историю, но эту область палеонтологических исследований и обобщений трудно считать вполне упорядоченной. Нередко применяются совершенно неадекватные показатели. Достаточно упомянуть перевод в серии "Фундаментальные труды зарубежных ученых..." известной монографии А. Буко (Boucot, 1975, перевод 1979 г.), в которой используется число родов, известных из отложений последовательных веков, деленное на продолжительность веков. Хотя этот пример относится к публикации 20-летней давности, положение мало изменилось и поныне. В связи с этим представляется целесообразным дать изложение основных вопросов методики. Данная глава не содержит сколько-нибудь полного обзора литературы, многие затронутые в ней темы неоднократно обсуждались с различных позиций.

Основные положения

Число таксонов $N(t)$ в каждый момент времени t определяется балансом появления новых таксонов $N^+(t)$ и вымирания старых $N^-(t)$ за все время до момента t :

$$N(t) = N^+(t) - N^-(t) \quad (1)$$

Имитационные модели процесса могут создаваться на основе уравнений для скоростей

$$\begin{aligned} dN^+/dt &= l(t) \\ dN^-/dt &= m(t) \end{aligned} \quad (2)$$

или, если предполагается зависимость скоростей от числа таксонов N ,

$$\begin{aligned} dN^+/dt &= l(N) \\ dN^-/dt &= m(N). \end{aligned} \quad (2a)$$

Такие модели легко конструируются, если ввести явные выражения для $l(t)$, $m(t)$ или $l(N)$, $m(N)$, исходя из каких-либо простых теоретических предположений или эмпирических данных; балансовое соотношение (1) рассматривается тогда как описывающее математические ожидания в некотором ветвящемся случайном процессе. Уравнения (2a) совпадают с применяемыми в экологии для описания численности изолированной популяции. Имитационные модели применяются лишь изредка, когда удается предположительно указать явный вид скоростей (Дмитриев, 1978), обычно же ограничиваются построением и описанием графиков.

Поскольку основные уравнения связывают мгновенные значения переменных, графики также должны показывать мгновенные величины. Традиционно многие палеонтологи используют число таксонов $N(\tau)$, существовавших в течение века, то есть по оси ординат откладывается сумма мгновенного числа таксонов в начале века N_0 и числа появившихся в этом веке таксонов ΔN^+ , за абсциссу принимается середина века, что описывается равенством

$$N(\tau) = N^+(t+\tau) - N^-(t),$$

где τ - продолжительность века. Наклон такого графика между смежными точками определяется равенством

$$\text{tga} = (\Delta N_2^+ - \Delta N_1^-) / (t_2 - t_1),$$

где $t_2 - t_1$ - временной интервал между серединами веков, ΔN_1^- - число таксонов, вымерших в более древнем веке, ΔN_2^+ - число таксонов, появившихся в более молодом веке. График верно отражает локальное возрастание или убывание разнообразия, только если ΔN_2^+ и ΔN_1^- случайно оказались подходящими (что бывает нередко), его наклон вообще не зависит от приращения разнообразия в течение века. Хотя уже давно в некоторых публикациях использовалось мгновенное разнообразие (Webb, 1969), во многих современных исследованиях продолжается применение некорректного общего числа таксонов $N(\tau)$. Традиционные кривые могут мало отличаться своей общей формой от кривых, построенных на основе мгновенного числа таксонов (если взяты малые временные интервалы), но они полностью исключают возможность локального анализа кривых разнообразия.

Исходные палеонтолого-стратиграфические данные не позволяют выяснить число таксонов для любого момента. Единственный способ определения мгновенных величин - подсчет для границ геохронологической шкалы; равенство (1) конкретизируется тогда следующим образом:

$$N(t_i) = N(t_i) + N^+(t_i) - N^-(t_i),$$

где t_i - возраст границы с номером i ; $N(t_i)$ - число таксонов, существовавших в начале изучаемого возрастного интервала; $N(t_i)$ - число таксонов, существовавших на границе с номером i (то есть общих для смежных подразделений $i-1, i$); $N^+(t_i)$ - число таксонов, появившихся в интервале от t_i до t_i ; $N^-(t_i)$ - число таксонов, вымерших в интервале от t_i до t_i . Предлагалось использовать среднее арифметическое число таксонов на границах и относить его к середине подразделений (метрика Вебба-Харпера; Webb, 1969; Harper, 1975). Эта величина дает оценку среднего мгновенного разнообразия в течение века и именно так применяется ниже. Она может служить также оценкой мгновенного разнообразия в середине века, но ее использование в этом качестве для отображения изменений разнообразия представляется излишней данью традиции.

Для полной характеристики процесса нужны два графика. График $N(t)$ иллюстрирует результат процесса, но для вскрытия его структуры (соотношения появления и вымирания таксонов) требуется еще один, например, $N^+(t)$. Вся необходимую информацию содержит любая пара величин в равенстве (1), либо произведенных от них, как скорости или удельные скорости. На практике выбор графиков определяется целью конкретного исследования и необхо-

димостью обеспечить более доступное восприятие. Последнее часто вынуждает использовать более двух графиков.

Погрешности величин N , N^+ , N^- зависят только от качества палеонтолого-стратиграфических данных, хотя на наклон графиков $N(t)$, $N^+(t)$, $N^-(t)$ между соседними точками влияют также ошибки в определении продолжительности веков, которые могут быть очень велики, особенно до позднего мела (Рублев, 1996). Графики $N^+(t)$, $N^-(t)$ палеонтологами не используются, а изучаются скорости или удельные скорости вымирания и появления таксонов. Вследствие ошибок продолжительностей оценки скоростей могут быть слишком грубыми, поэтому лучше изучать непосредственно $N^+(t)$, $N^-(t)$. Скорости отражаются тогда наклоном графика, причем зрительно воспринимаемый угол наклона сравнительно мало чувствителен к их изменениям. Это в данном случае оказывается удобным, так как оценки самих скоростей недостаточно надежны.

Погрешности скоростей в значительной мере сглаживаются с увеличением временных интервалов: относительная погрешность продолжительностей двух-трех или нескольких смежных веков вместе меньше. При отсутствии резких хаотичных изменений скоростей усредненный наклон графика на ряде смежных временных интервалов дает более адекватное представление о скоростях и долговременных тенденциях их изменений. Как будет проиллюстрировано на конкретном материале ниже, все же кроме графиков $N^+(t)$, $N^-(t)$ приходится использовать и оценки скоростей для отдельных веков.

Другой тип графиков использует координаты (N^+ , N), что исключает влияние погрешностей временной шкалы и обычно упрощает форму кривой. График позволяет детализировать изучение процесса, так как не зависит от изотопно-геохронологической шкалы. Функция $N(N^+)$ полезна еще в одном отношении (Дмитриев, 1978). Если предпринимается попытка описать процесс на основе уравнений (2) или (2а), необходимо сделать два предположения о скоростях. Но если зависимость $N(N^+)$ установлена эмпирически, достаточно одного предположения, так как

$$dN/dN^+ = 1 - m(t)/l(t).$$

Это обеспечивает возможность исследовать гипотезу об одной из скоростей. Если гипотеза подтверждается, описание второй скорости может быть получено как следствие. Точно так же можно использовать зависимость $N(N^-)$ или $N^+(N^-)$ - это вопрос удобства, решаемый применительно к особенностям изучаемого материала (для аппроксимации выбирается более простая из трех кривых).

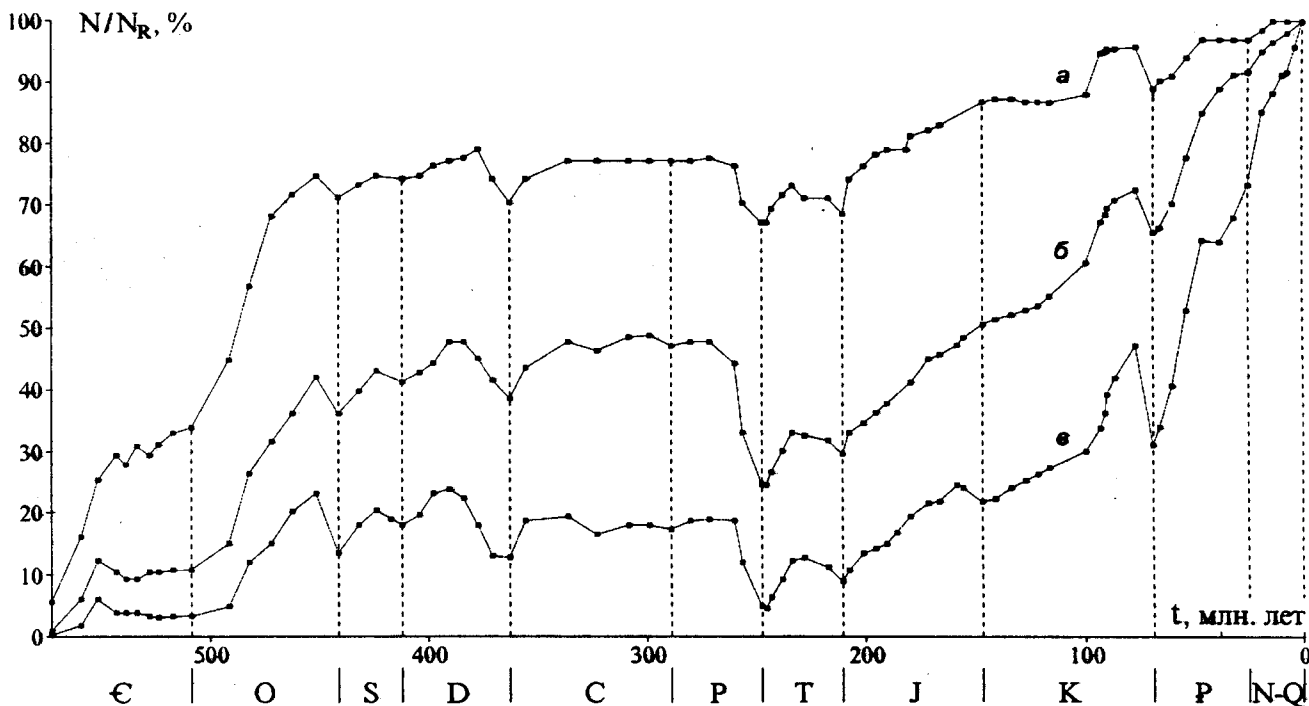


Рис. 6. Изменения разнообразия морских животных: а - отряды, б - семейства, в - роды. N - число таксонов, существовавших на нижней границе века, N_R - число современных таксонов, известных в ископаемом состоянии. Данные для рис. 6 - 8, 14: отряды и семейства - по Sepkoski, 1982; роды (также на рис. 9 - 12, 15-23) - из неопубликованного списка Сепкоски, переданного в Палеонтологический ин-т РАН

Примеры

Для иллюстрации сказанного ниже приводятся графики для отрядов, семейств и родов морских животных и для семейств насекомых. Исходным материалом для построения графиков по морским животным послужили данные Дж. Сепкоски: опубликованный список по отрядам и семействам (Sepkoski, 1982) и переданный им в Палеонтологический институт РАН список родов. Для насекомых приведено сравнение результатов обработки двух независимо составленных списков семейств - Лаборатории членистоногих ПИН РАН и список К. Лабандейра (Labandeira, 1994). Во всех случаях использовалась временная шкала Американского геологического общества, 1989 г. (Geologic Time Scale, Decade of North American Geology, 1980-1989. Geol. Soc. Amer.). Исходные данные не подвергались никакой предварительной обработке, за исключением появлений и вымираний таксонов, указанных интервалом возрастов. Если таксонов с такими датировками оказывалось меньше, чем точно датированных в этом же возрастном интервале, то число появлений или вымираний распределялось по наиболее дробным хронологическим интервалам пропорционально числу точно установленных в них появлений или вымираний (Дмитриев, 1989; Sepkoski, Koch, 1996). В против-

ном случае дробные интервалы объединялись и соответствующие числа суммировались.

Данные по морским животным рассмотрены достаточно полно с демонстрацией общего характера возможных выводов, при этом задача точного выяснения того, "что было", не ставилась. Некоторые результаты этого раздела согласуются с высказанными ранее в палеонтологической литературе предположениями. Пример по насекомым имеет своей целью преимущественно обоснование применимости кривых разнообразия.

Морские животные фанерозоя

На рис. 6 показаны кривые числа отрядов, семейств и родов морских животных (387 отрядов, 3716 семейств, 35638 родов) от томмотского века доныне, приведенные к единой шкале делением на число современных таксонов, известных в ископаемом состоянии (166 отрядов, 1034 семейств, 5155 родов). Наиболее подробной является кривая для родов, так как датировки родов более детальны, чем семейств и отрядов, и объединение смежных веков производилось реже. Кривые обнаруживают высокую степень сходства и ряд характерных отличий, обсуждаемых ниже. Сходство можно измерить с помощью коэффициента корреляции, но при этом

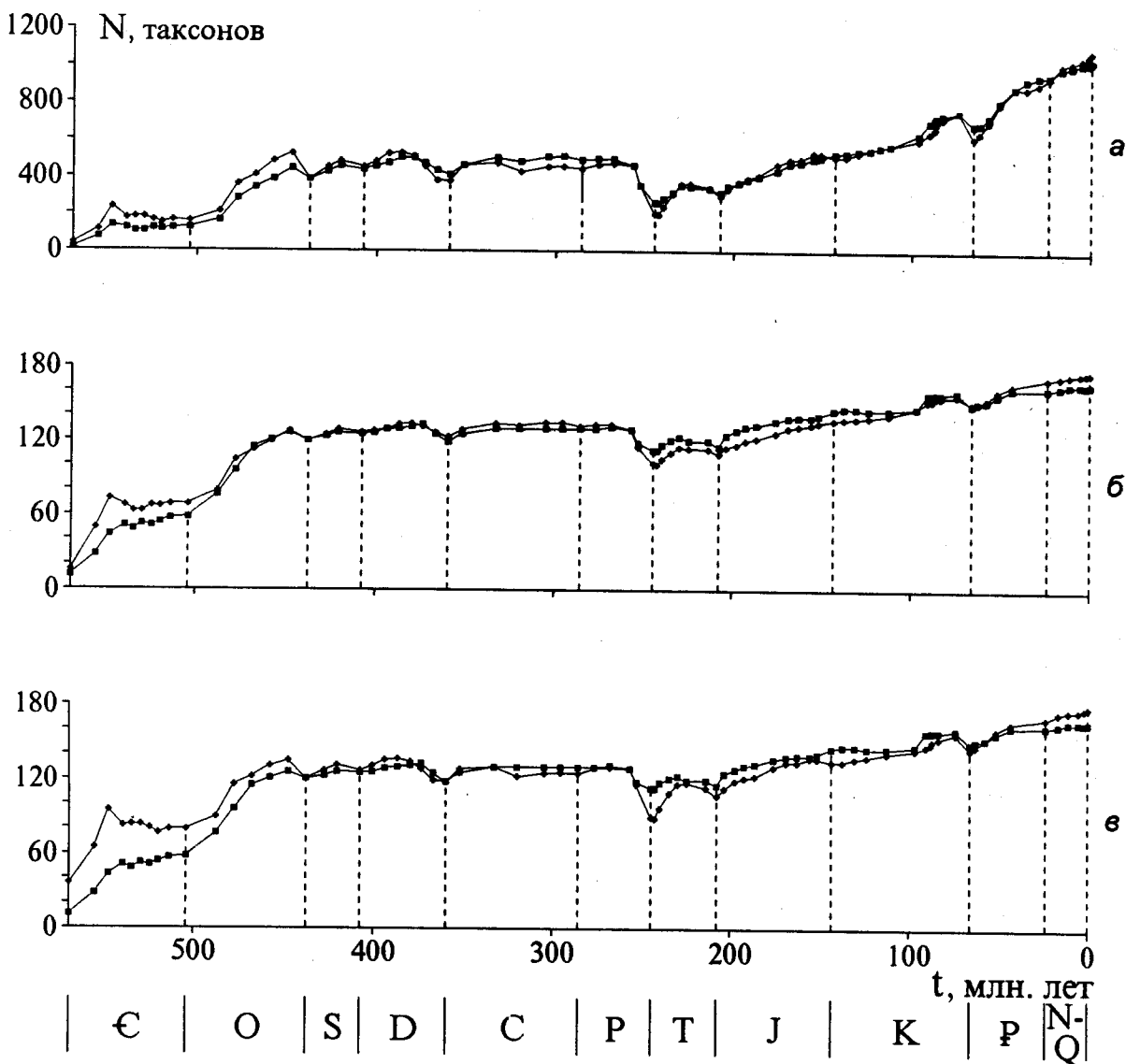


Рис. 7. Сопоставление фактического (квадратики) и вычисленного (крестики) числа отрядов и семейств: а, б - по уравнению (3); а - семейства в зависимости от числа родов, б - отряды в зависимости от числа семейств; в - отряды в зависимости от числа родов по уравнению (4)

нужно учесть различия общей конфигурации: кривая отрядов в целом выпуклая, родов - вогнутая, семейств - также вогнутая, но в меньшей степени, и занимает промежуточное положение между двумя другими. Коэффициенты прямолинейной корреляции здесь неприменимы, но можно учесть обращающее на себя внимание сходство всех трех кривых в палеозойской и в мезокайнозойской их частях. Все коэффициенты корреляции кривых отдельно для палеозоя и мезокайнозоя оказываются в пределах 0.94-0.98, за исключением коэффициента для мезокайнозойской части кривых по отрядам и родам, равного 0.85.

Сравнение общей формы кривых для родов, семейств и отрядов оставляет впечатление возможно-

сти легко найти уравнение регрессии. Действительно, связь числа таксонов смежных рангов приблизительно описывается зависимостью (рис. 7)

$$N_{i+1} = A(\ln N_i)^{\gamma}, \quad (3)$$

где N_i - число таксонов, N_{i+1} - число таксонов следующего более высокого ранга, A , γ - параметры. Параметры для родов и семейств (рис. 7,а): $A = 0.2035$, $\gamma = 4.000$, линеаризация линии регрессии в результате логарифмирования (3) вполне удовлетворительна, коэффициент корреляции фактического и вычисленного числа семейств 0.98. Для семейств и отрядов (рис. 7,б): $A = 1.310$, $\gamma = 2.528$, коэффициент корреляции также 0.98. Связь числа родов и отрядов (рис. 7,в) определяется непосредственно (без оценки параметров) из двух предыдущих зависимостей

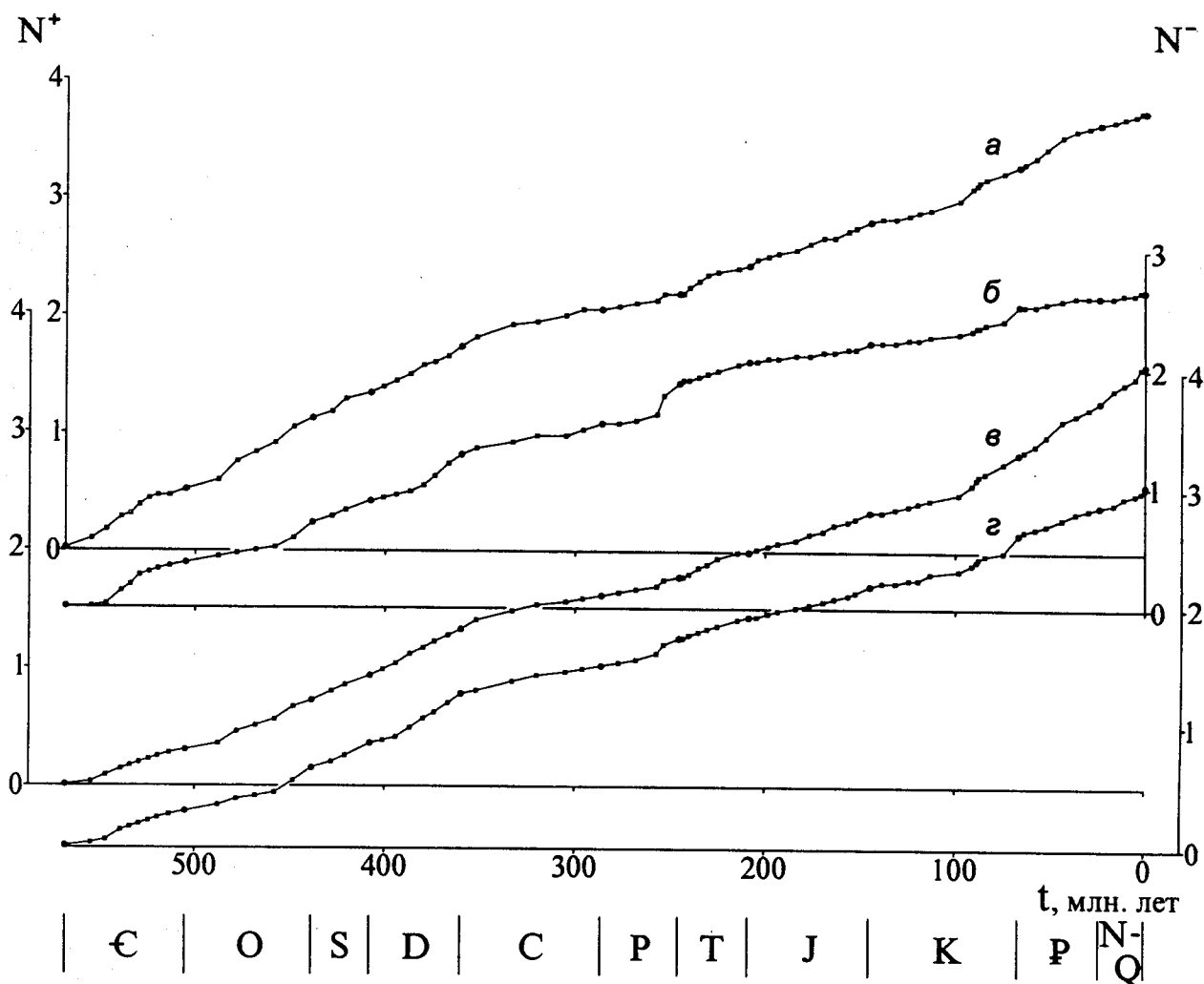


Рис. 8. Число появившихся и вымерших семейств и родов: а, б - семейства; а - появившиеся, б - вымершие; в, г - роды; в - появившиеся, г - вымершие. Данные по археоциатам не учитывались, то же на рис. 9-12 и 14. Шкалы у вертикальных осей: а, б - $\times 10$, в, г - $\times 10^4$

$$N_{i+2} = 1.310(4.000 \ln \ln N_i - 1.592)^{2.528} \quad (4)$$

Форма кривой числа отрядов и в этом случае воспроизводится удовлетворительно. Коэффициент корреляции полных кривых для родов и отрядов на рис. 6 равен 0.68, после преобразования (4) он возрастет до 0.93. Наибольшие отличия фактических и вычисленных кривых при всех трех сопоставлениях относятся к их кембрийской части и пермо-триасовому минимуму разнообразия. Возможность однотипного преобразования кривых для всего фанерозоя представляет несомненный интерес и нуждается в теоретическом истолковании.

На рис. 8 представлены графики $N^+(t)$, $N^-(t)$. Из списка родов, использованных для построения кривых, исключены археоциаты (то же ниже, на рис. 9-12, 14), что будет пояснено далее. Прежде всего на рис. 8 обращает на себя внимание значительное сходство графиков для семейств и родов. Оно проявля-

ется в наличии протяженных почти прямолинейных участков, занимающих сходное положение. Так, почти прямые характеризуют появление как семейств, так и родов с начала аренига до конца турне или вымирание в юре и раннем мелу и в других случаях, хорошо видных на графиках. Для таких участков достаточно точно вычисляется усредненная (то есть фондовая) скорость появления и вымирания (разность ординат крайних точек/временной интервал). Хорошее соответствие наблюдается в большинстве случаев и в более мелких особенностях кривых.

Во-вторых, при сравнении кривых $N^+(t)$, $N^-(t)$ для таксонов одного ранга обнаруживается близкое совпадение таких в целом почти прямолинейных участков (поздний палеозой и др.) или участков сходной общей конфигурации (кембрий - тремадок). Примерное сохранение разнообразия на одном уровне длительное время (в среднем и позднем палео-

Таблица 1. Средние скорости появления и вымирания семейств и родов на характерных интервалах фанерозоя

	Семейства		Роды	
	Появление	Вымирание	Появление	Вымирание
Франкон - тремадок	4.3 (0.6)	2.9 (0.6)	33.1 (0.5)	30.0 (0.6)
Арениг - турне	8.9 (1.3)	6.7 (1.4)	76.6 (1.2)	71.4 (1.3)
Визе - ленерд	3.0 (0.5)	2.9 (0.6)	28.1 (0.4)	28.1 (0.5)
Анизий - альб	5.1 (0.8)	2.6 (0.6)	47.6 (0.8)	38.9 (0.7)
Даний - ныне	7.2 (1.1)	2.0 (0.4)	114.9 (1.8)	62.0 (1.2)
Средняя скорость	6.6	4.7	62.5	53.4

зое) или его общее возрастание с той или иной скоростью (в раннем палеозое и мезокайнозое, рис. 6) определяется в результате изменениями в соотношении фоновых скоростей появления и вымирания при переходе от одного характерного участка кривых $N^+(t)$, $N^-(t)$ к другому. На всех четырех кривых можно грубо выделить следующие более или менее прямолинейные участки: франкон - тремадок, арениг - турне, визе - ленерд, анизий - альб, даний - ныне. Три последние разделены переходными интервалами - позднепермско-раннетриасовым и позднемеловым.

Фоновые скорости появления и вымирания для указанных пяти частей геохронологической шкалы приведены в таблице 1 (таксонов/млн. лет; для сопоставления в последней строке приведена средняя скорость от начала томмотского века доныне, а в скобках при каждой скорости - ее отношение к средней).

Числа в скобках обращают на себя внимание хорошим совпадением оценок по семействам и родам в четырех первых строках. Как и в случае существенного сходства кривых разнообразия по таксонам разного ранга, здесь выявляется характеристика, не зависящая (или слабо зависящая) от таксономического уровня изучения. Для объяснения ее происхождения достаточно предположить, что в среднем после появления (или вымирания) некоторого характерного числа родов появляется (вымирает) одно семейство. В кайнозое эта закономерность нарушается.

Существенные различия фоновых скоростей на разных интервалах фанерозоя должны быть связаны с общей организацией древних биот и заслужи-

вают специального палеобиологического анализа, как и процессы, происходившие при переходе от одного характерного участка кривых к другому.

В отличие от средних скоростей на больших временных интервалах, оценка скоростей для отдельных веков затруднительна из-за недостаточной точности их продолжительностей. Это препятствует изучению так называемых "массовых вымираний", которые всегда определяются соотношениями локальных (уже не фоновых) скоростей, представляя собой явление второго порядка, накладывающееся на общую тенденцию развития. Тем не менее, обсуждение некоторых аспектов вымирания оказывается возможным. Таблица 2 показывает скорости появления и вымирания таксонов от силура до начала карбона (в скобках при скоростях - их отношение к фоновой скорости для аренига - турне).

Прежде всего следует отметить хорошее соответствие отношений к фоновой скорости: среди 22 пар чисел имеется 6 совпадений, по 5 пар отличаются на 0.1 и 0.2, в трех случаях на 0.3, в остальных трех расхождении более существенны. В среднем разности в сравниваемых парах чисел втрое больше, чем для фоновых скоростей (без кайнозоя), что вполне естественно, так как здесь рассматриваются небольшие временные интервалы, в связи с этим не очень большое число таксонов в каждом из них и статистическая представительность материала ниже. Три случая значительных различий относятся к скоростям вымирания в конце силура, эмсе и фамене. В конце силура и девона интенсивность вымирания семейств по сравнению с фоновой выше, чем родов. Вероятно, здесь сказывается предыдущее вымира-

Таблица 2. Скорости появления и вымирания семейств и родов в лландовери – турне

	Семейства		Роды	
	Появление	Вымирание	Появление	Вымирание
Лландовери	7.4 (0.8)	3.7 (0.6)	61.9 (0.8)	40.2 (0.6)
Венлок	13.4 (1.5)	8.1 (1.2)	105.2 (1.4)	85.9 (1.2)
Лудлов+пржидол	8.1 (0.9)	11.0 (1.6)	60.2 (0.8)	70.6 (1.0)
Жедин	6.4 (0.7)	4.4 (0.7)	65.5 (0.9)	50.5 (0.7)
Зиген	5.7 (0.6)	3.3 (0.5)	70.9 (0.9)	45.2 (0.6)
Эмс	10.9 (1.2)	6.3 (0.9)	108.0 (1.4)	103.3 (1.4)
Эйфель	7.9 (0.9)	7.7 (1.2)	86.7 (1.1)	98.3 (1.4)
Живет	8.5 (1.0)	12.5 (1.9)	79.8 (1.0)	117.3 (1.6)
Фран	6.3 (0.7)	11.9 (1.8)	69.7 (0.9)	105.0 (1.5)
Фамен	9.3 (1.0)	13.4 (2.0)	85.3 (1.1)	88.2 (1.2)
Турне	11.1 (1.2)	4.9 (0.7)	93.2 (1.2)	56.1 (0.8)

ние представителей тех же семейств, в результате которого к концу периода они включают меньше родов и возрастает роль монотипных семейств. В эмсе, когда еще продолжался, постепенно замедляясь, раннедевонский рост разнообразия, в отличие от обоих терминальных вымираний, более интенсивным оказывается вымирание родов, а не семейств. В числах сравнение следующее: в эмсе к вымиранию семейства приводит вымирание в среднем 16.4 родов, в конце силура - 6.4, в фамене - 6.6 родов. Этот же эффект может сказываться при сравнении пермского и маастрихтского вымираний, в конце юры и позднем эоцене.

При анализе собственно скоростей вымирания родов максимальными оказываются скорости не в конце силура или во фране и фамене, а в венлоке и живете. Скорость вымирания в лудлове и пржидоле вместе практически равна фоновой и снижается по сравнению с венлоком на 15 единиц. Минимум на кривой разнообразия у границы силура и девона появляется вследствие значительного, на 43 единицы, снижения скорости появления родов в конце перио-

да. По семействам, хотя в конце силура скорость вымирания возрастает на 3 единицы, основную роль в появлении минимума играет снижение скорости появления на 5 единиц. В девоне не сильно различающиеся высокие скорости вымирания родов свойственны длительному времени с эмса до конца фране. Уменьшение числа родов в это время определяется постепенным снижением скорости их появления со 108 до 70. По семействам картина в девоне несколько иная, но это не имеет большого значения, как и приведенные здесь все без исключения силурийско-девонские скорости вымирания и появления, слишком ненадежные, чтобы ими можно было реально пользоваться.

Силурийские и девонские скорости иллюстрируют в данном случае не столько фактическую картину процесса, сколько неполную адекватность традиционного языка его описания. “Массовые вымирания” не обязательно связаны со сколько-нибудь экстраординарным вымиранием, а высокие скорости вымирания могут не сочетаться с “массовым вымиранием”. Так, в коньяке скорость вымирания - 12

Таблица 3. Скорости появления и вымирания семейств и родов в карнии – геттанге

	Семейства		Роды	
	Появление	Вымирание	Появление	Вымирание
Карний	6.4 (1.2)	7.4 (2.8)	86.4 (1.8)	82.7 (2.1)
Норий	2.5 (0.5)	3.3 (1.3)	38.0 (0.8)	45.0 (1.2)
Рэт	3.2 (0.6)	6.7 (2.6)	17.4 (0.4)	37.4 (1.0)
Геттанг	9.5 (1.9)	1.0 (0.4)	37.7 (0.8)	13.2 (0.3)

семейств и 106 родов/млн. лет (для сравнения: в кампане - 3 и 53, в маастрихте - 15 и 182). Это, конечно, может быть артефактом, зависящим от неверного определения продолжительности коньяка (хотя временная шкала для позднего мела и кайнозоя считается достаточно надежной), но очевидно “коньякское массовое вымирание” не обсуждается, поскольку здесь нет снижения разнообразия. Действительно, в коньяке скорость появления больше скорости вымирания - 23 семейства и 256 родов/млн. лет (в кампане - 5 и 81, маастрихте - 6 и 80).

В истории палеонтологии и стратиграфии “массовое вымирание” естественно ассоциируется с наибольшим различием фаун до и после него, что восходит к традициям катастрофизма XIX века. Это же различие определяет положение соответствующей стратиграфической границы. Выраженное обособление двух последовательных фаун возникает, если их смене соответствует минимум разнообразия, то есть наименьшее число общих таксонов. Некоторый дискуссионный стратон, во время формирования которого разнообразие изменялось, будет в конце концов классифицирован в соответствии с тем, на какой из его границ число таксонов больше, так как это и есть таксоны, общие с фауной смежного века. Поэтому хронологические интервалы до минимума разнообразия объединяются в составе одной крупной геохронологической единицы, а после минимума - в составе другой. Неудивительно, что классики стратиграфии проводили основные границы по минимумам разнообразия, - такова природа самой процедуры стратиграфической классификации. История переноса датского яруса из мела в палеоген хорошо иллюстрирует процесс фиксации границы, обеспечивающий ее соответствие минимуму разнообразия и преодолевающий несоответствие, которое возникло при фиксации по приоритету (точность соответствия зависит от формы кривой разнообразия в

окрестностях минимума). Однако высокая скорость вымирания перед минимумом не является условием его появления. До минимума скорость появления должна быть меньше скорости вымирания, а после него наоборот, но никаких других ограничений условие минимума не содержит. Поэтому отождествление минимума разнообразия и “массового вымирания”, подразумевающего высокие или даже катастрофические скорости вымирания, может оказаться некорректным.

В дополнение к приведенным выше примерам по силуру и девону можно проиллюстрировать эту ситуацию материалом по позднему триасу и началу юры (таблица 3), так как “массовое вымирание на границе триаса и юры” относится к числу хрестоматийных (в скобках приведено отношение к фоновой скорости для анизия-альба).

Как и в конце силура, скорость вымирания родов в рэте соответствует фоновой, снижаясь по сравнению с карнием более чем в 2 раза. Постепенное уменьшение числа родов в позднем триасе определяется снижением скорости их появления в 4.5 раза. Повышение скорости вымирания семейств в рэте (по сравнению с норием, но не карнием) связано с тем же эффектом, что и в силуре и девоне. Хотя к численным оценкам скоростей можно относиться скептически, общий вывод не вызывает сомнений: граница триаса и юры соответствует минимуму разнообразия, при этом имеющийся фактический материал не дает повода обнаружить здесь массовое вымирание.

Привычное описание событий на этой границе как массового вымирания вводит в заблуждение, и от него следует отказаться. Аналогичная картина изменений скоростей появления и вымирания родов свойственна снижению разнообразия также в серпуховском веке и в конце юры. В ашгилле и позднем эоцене происходит некоторое повышение скоростей

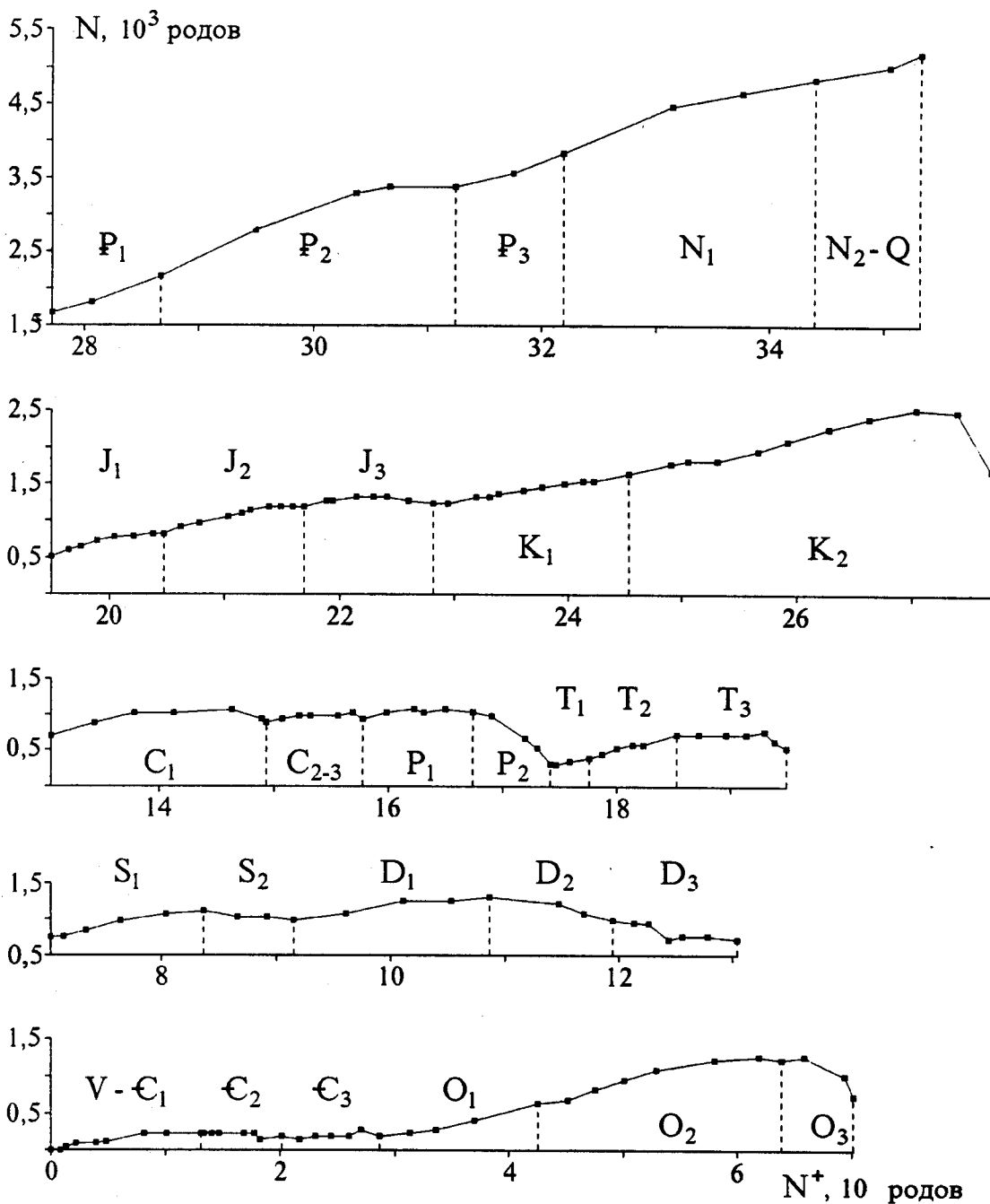


Рис. 9. Изменения числа родов морских животных в координатах появления новых таксонов (N^+) и числа таксонов (N)

вымирания родов, сопровождающееся резким снижением скорости появления.

Как видно из предыдущего обсуждения, полная картина складывается при совместном анализе скоростей вымирания и появления, но труднопреодолимым препятствием при этом оказывается отсутствие надежной детальной временной шкалы (Рублев, 1996). Поэтому желательно наиболее полно использовать собственно палеонтолого-стратиграфические данные вне зависимости от продолжительностей веков. Такую возможность предоставляют

графики без временной оси, в первую очередь $N(N^+)$. Наклон графика между смежными точками зависит только от отношения числа вымираний и появлений:

$$\operatorname{tg} \alpha = 1 - \Delta N / \Delta N^+$$

На рис. 9 показана кривая $N(N^+)$ для родов от венда доныне (соответствующую кривую для семейств см. Дмитриев, 1989). В результате исключения данных по археоциатам на кривой исчез раннекембрийский максимум, хорошо выраженный на рис. 6 и полностью определяющийся этой группой. Исход-

ный список содержит датировки, в большинстве случаев детализированные до подъярусов. Это не всегда удается использовать, так как в некоторых временных интервалах детализированных датировок меньше, чем неуточненных; тогда интервал рассматривался в целом (терминальный венд, немакитдалдынский век, пржидол, жедин, зиген, эйфель, касимовский, гжельский, ассельский, сакмарский, джюльфинский и дорашамский века, рэт, геттанг, аален, берриас, валанжин, баррем, турон, коньяк, сантон, даний, палеоцен, поздний эоцен, ранний и поздний олигоцен, ранний, средний и поздний миоцен, плиоцен, плейстоцен). Несколько веков делятся на три части (верхи среднего кембрия, карадок, ашгилл, лландовери, фран, фамен, ленерд, анизий, норий, бат, келловой, оксфорд, альб и сеноман), остальные - на две части. Другие особенности хронологической шкалы следующие: ранний кембрий после атдабана двучленный, тойонский век отнесен к верхней части этого интервала; средний кембрий трехчленный без наименования веков; шкала перми включает ассельский, сакмарский, ленердский, гваделупский, джюльфинский и дорашамский века. Всего рассмотрено 148 временных интервалов, наименьшее число учтенных в каком-либо из них родов - 32 (роды, вымершие в нижней части начала среднего кембрия) и 33 (появившиеся во второй половине инда). Среднее число появлений в одном временном интервале - 240, вымираний - 206 (для сравнения - то же для семейств по векам: 48 и 35).

Кривая $N(N^+)$ в целом проще и глаже кривой $N(t)$ и, поскольку не зависит от шкалы абсолютного времени, может быть детальнее, вплоть до зон и подзон.

Детализация хронологической шкалы позволяет убедиться в отсутствии, в большинстве случаев, каких-либо существенных событий внутри веков: дополнительные точки, как правило, не меняют общей картины. Лишь в фамене выявляется небольшой максимум, характеризующий развитие и быстрое исчезновение собственной фаменской фауны. В остальных случаях удается несколько уточнить хронологию основных процессов. Снижение разнообразия в конце ордовика регистрируется в течение среднего и позднего ашгилла; в конце силура - весь лудлов и пржидол; девонское - весь средний девон и франский век, затем в конце фамена; раннекаменноугольное - весь серпуховский век; позднекаменноугольное - только в гжельском веке; пермское - с позднего ленерда до конца периода и далее в раннеиндское время; триасовое - в позднем нории и рэте; позднеюрское - в течение всего титона; позднемеловое - почти полностью в позднем маастрихте, хотя незначительное снижение фиксируется и в раннем маастрихте; очень слабое снижение числа родов на-

блюдается в позднем эоцене, подробнее не подразделенном. Если принять поддерживаемую многими стратиграфами точку зрения о несамостоятельности рэта (Шевырев, 1990), минимум разнообразия на границе триаса и юры окажется единственным из крупных общепризнанных событий, для которого снижение разнообразия локализуется при дроблении шкалы до подъярусов в пределах одного временного интервала (в позднем нории), но при учете деления его на две зоны картина постепенного уменьшения числа родов восстановится. К сожалению, обсуждение скоростей появления и вымирания, которое было проведено выше по векам, для более детальной хронологической шкалы невозможно.

Когда анализируются эффекты, которые могут возникать в случае катастрофических вымираний, указывают на постепенное уменьшение разнообразия перед вымиранием вследствие неполноты имеющегося фактического материала: последние находки представителей некоторых таксонов, вымерших вследствие катастрофы, будут сделаны в более древних отложениях (Signor, Lipps, 1982). Так можно объяснить, например, уменьшение разнообразия в раннем маастрихте или среднем ашгилле, но вряд ли приемлемо распространение этого на все минимумы разнообразия. Катастрофические вымирания трудно предполагать для тех минимумов, которые не показывают максимальных скоростей вымирания в непосредственной связи с гипотетической катастрофой.

Обращает на себя внимание простота кривой $N(N^+)$ (рис. 9) с протяженным близким к горизонтальному участком в кембрии, плавной ордовикской дугой, сходными циклами развития в силуре и девоне (до конца франского века) и т. д., что наглядно демонстрирует преимущества этого метода.

Возвращаясь к графикам $N^+(t)$, $N^-(t)$ (рис. 8), следует обсудить их общую форму. Графики не показывают какой-либо единой тенденции в изменениях скоростей на всем протяжении фанерозоя, то есть нет сколько-нибудь отчетливо выраженной зависимости скоростей от разнообразия (такой же вывод был сделан А. Гофманом (Hoffman, 1985) по семействам в результате прямого изучения корреляции скоростей и числа семейств). Так, в конце альба родов установлено в 4.7 раза больше, чем в начале анизия, но раннемеловые скорости не больше ранне-среднетриасовых, а несколько меньше. Скорость вымирания родов на протяжении значительной части кембрия близка к средней для всего фанерозоя, как и в кайнозое в целом, хотя мгновенные числа родов в кембрии и кайнозое различаются многократно.

Отсутствие отчетливо выраженной зависимости скоростей вымирания и появления таксонов от разнообразия указывает на необходимость вниматель-

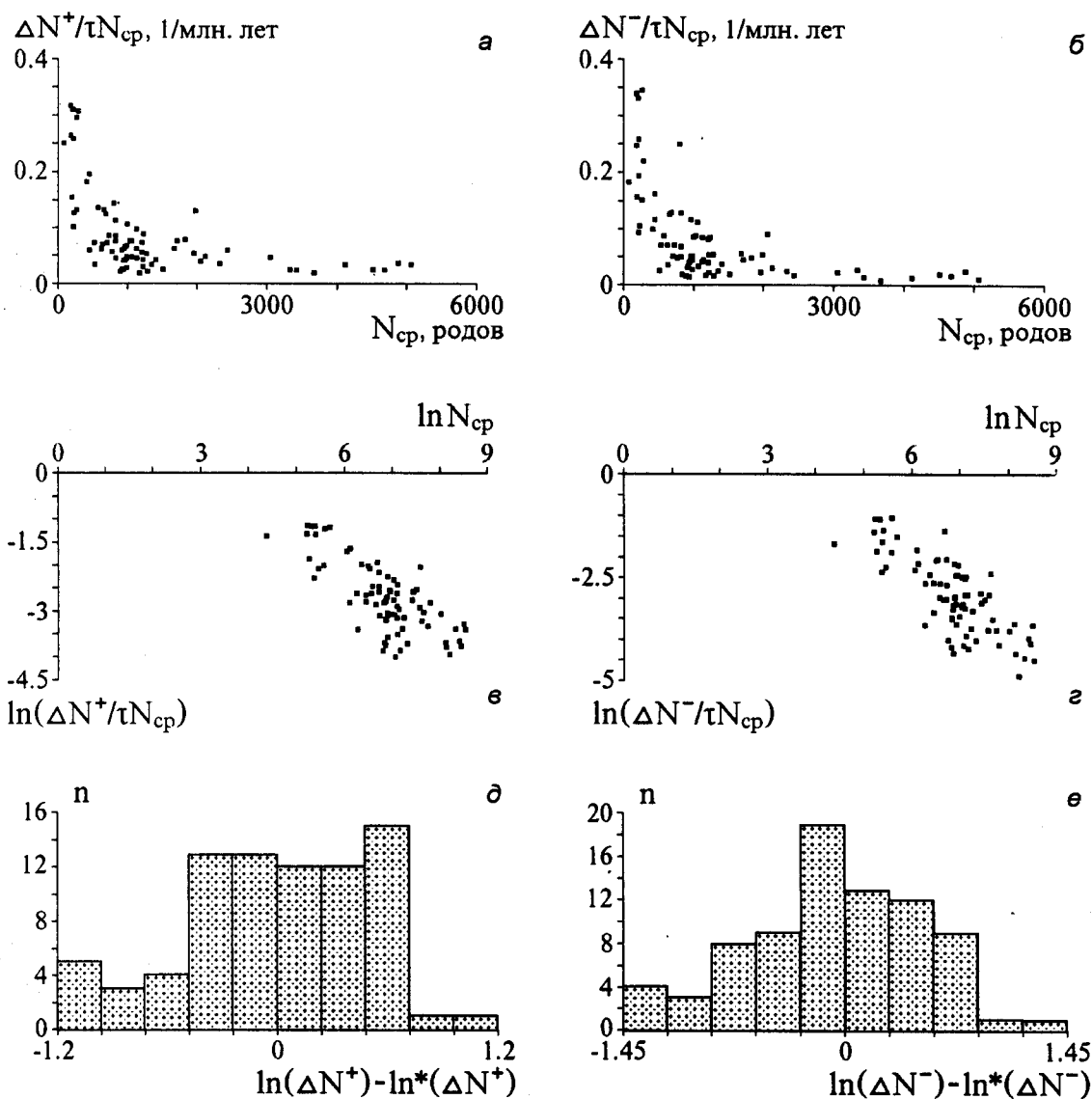


Рис. 10. Зависимость удельных скоростей появления и вымирания родов морских животных от разнообразия (левые диаграммы относятся к появлению, правые к вымиранию): *а, б* - диаграммы удельная скорость - среднее мгновенное разнообразие; *в, г* - то же в логарифмических координатах; *д, е* - гистограммы отклонений логарифма удельных скоростей от его значения, вычисленного в соответствии с уравнением (5). Обозначения: N_{cp} - полусумма числа родов на границах века, t - продолжительность века, \ln^* - вычисленное значение логарифма, n - число попаданий разности в классовой промежуток

ного отношения при эмпирическом изучении материала к такому показателю, как удельная скорость появления или вымирания. Удельные скорости должны уменьшаться при росте разнообразия, что действительно указывалось на уровне семейств (Flessa, Jablonski, 1985) и может быть легко продемонстрировано для родов.

На рис. 10 показана зависимость удельных скоростей появления (рис. 10, *а*) и вымирания (рис. 10, *б*) родов от среднего мгновенного числа родов для веков фанерозоя. Зависимость в целом близка к гиперболической, она линеаризуется при переходе к логарифмическим координатам (рис. 10, *в, г*). Гистограммы (рис. 10, *д, е*) показывают распределение отклонений от линии регрессии логарифмов, подчеркивая некоторую нечеткость связи удельных скоростей и разнообразия, видимую также и на скаттер-диаграммах (коэффициент корреляции логарифмов -0.74 для появлений и -0.77 для вымираний). Уравнение регрессии:

где N_{cp} - полусумма числа родов на границах века, Q - удельная скорость (появления или вымирания),

$$Q = \beta N_{cp}^{-\gamma}, \quad (5)$$

где N_{cp} - полусумма числа родов на границах века, Q - удельная скорость (появления или вымирания),

β , γ - параметры, $\gamma < 0$. Важным является параметр γ равный -0.66 для появления родов и -0.82 для вымирания. Независимости скоростей от разнообразия соответствует $\gamma = -1$. Для фанерозоя в целом $\gamma \neq -1$, но здесь может сказываться слишком обобщенный подход, игнорирующий неоднородность диверсификации в фанерозое, поэтому желательно рассмотреть процесс более детально.

В данном случае это удобно сделать, используя непосредственно зависимости $N^+(t)$, $N^-(t)$ (рис. 8). Для значительных временных интервалов (сеноман - ныне для появлений, то же с исключением маастрихта для вымираний; анизий - альб; визе - ленерд; лландовери - турне) они удовлетворительно аппроксимируются отрезками прямых (максимальная относительная погрешность 6% в начале лландовери, для остальных трех интервалов относительная погрешность нигде не превышает 2%), то есть

$$\begin{aligned} N^+(t) &= a_1 + b_1 t, \\ N^-(t) &= a_2 + b_2 t, \end{aligned} \quad (6)$$

откуда

$$Q = b/N. \quad (7)$$

По крайней мере для трех из указанных интервалов (кроме позднего палеозоя) имеются достаточные основания считать скорости появления и вымирания родов в целом действительно независимыми от разнообразия, а удельные скорости в среднем обратно пропорциональными разнообразию. В позднем палеозое изменения числа родов незначительны, и оценка их связи со скоростями затруднена.

Линейность зависимостей $N^+(t)$, $N^-(t)$ должна иметь своим следствием линейность изменений числа родов $N(t)$ (с разными скоростями на соответствующих интервалах), но такое представление изменений разнообразия сильно огрубляет наблюдаемую картину (рис. 6, в). Погрешность аппроксимации (6) достигает почти 500 родов в эмсе, а в среднем составляет около 100 родов. Этим можно пренебречь при оценке уравнений регрессии (6), так как погрешность относится к числу порядка 10^4 , но разнообразие $N(t)$ имеет порядок $10^2 - 10^3$, а его минимумы в этом случае игнорируются. Наибольшее расхождение относится к позднему эоцену (485 родов) при среднем около 120 родов, а относительная ошибка достигает 25% (геттанг) и даже 46% (карний), средняя относительная ошибка 10%. Отклонения кривой разнообразия от прямой связаны с изменениями наблюдаемых скоростей появления и вымирания родов. Скорости не постоянны, а колеблются около определенных средних значений. Изучая самые общие тенденции диверсификации на продолжительных интервалах геологического времени (эры или их крупные части, 10^8 лет), изменения скоростей можно игнорировать, что исключает анализ более кратковременных явлений, в частности минимумов

и максимумов разнообразия с временами порядка 10^7 лет (эпохи).

Модель с постоянными скоростями можно рассматривать как идеализацию, пригодную для обобщенного описания на больших временах. Такой процесс предполагает наличие саморегуляции, поддерживающей обратную пропорциональность разнообразия и удельных скоростей. Вероятности появления и вымирания родов не постоянны, как при экспоненциальном росте (модель с постоянными вероятностями см. Raup *et al.*, 1973), а уменьшаются при увеличении разнообразия. Постоянная вероятность может быть приписана только всей биоте, которая контролирует процессы изменений в отдельных таксонах. Образно говоря, решение измениться или вымереть принимает не сам таксон, а за него решает биота. В этом смысле эволюционируют не таксоны, а биота в целом. Поскольку речь идет о единичном объекте, то диверсификация биоты отличается от эволюции организмов и является дифференцировкой, управляемой самой биотой. Последняя тем самым оказывается организмичным объектом. Более подробное обсуждение этих вопросов выходит далеко за рамки данной главы (см. Чайковский, 1990; Красилов, 1992; Sole *et al.*, 1997; Kirchner, Weil, 1998).

Объяснение независимости скоростей появления и вымирания от разнообразия в самой общей форме можно искать, исходя из представлений о биоценотической регуляции эволюции, которые включают среди прочего и регулирование скоростей (Жерихин, 1987; Каландадзе, Раутиан, 1993). Идеи, лежащие в основе этой концепции, связаны с представлениями о стабильности современных ненарушенных экосистем, то есть с изучением на временах до 10^3 , редко 10^4 лет (выше показано, как изменение масштаба времен на порядок качественно меняет картину процесса). Приведенные здесь результаты дают собственно палеонтологическое подтверждение того, что регулирование скоростей в геологическом прошлом действительно могло происходить и его возможные биологические механизмы нуждаются в выяснении. Необходимо специальное более детальное исследование материала, в частности по отдельным крупным группам организмов.

Как будет проиллюстрировано далее, общее увеличение числа таксонов сопровождается увеличением среднего числа подчиненных таксонов, в частности родов в составе семейств. Это может обусловить значительную часть снижения вероятности вымирания семейств в фанерозое (Flessa, Jablonski, 1985). Такой же механизм для видов может сказываться на вероятностях вымирания родов. При уменьшении среднего числа видов в составе надвидовых таксонов вероятности их вымирания могут увеличиваться без изменения вероятностей вымирания видов.

Это указывает на необходимость дальнейшей детализации исследований до уровня видов.

Сказанное выше верно в предположении независимого вымирания видов. В этом случае снижение удельной скорости вымирания в значительной части может объясняться без регулирования, выявление которого тем самым затрудняется. Если вымирание таксонов не является независимым и происходит вследствие конкуренции между ними, то скорость вымирания должна закономерно возрастать с ростом разнообразия (пропорционально числу возможных биотических связей между представителями разных таксонов). Поскольку наблюдается обратная картина, следует заключить, что конкуренция не является определяющей для скоростей вымирания. Регулирующая роль биотических отношений в таком случае может состоять в ограничении конкуренции при разделении экологических ниш в результате эффективного действия принципа Гаузе. Как видно, решение вопроса о регулировании скорости вымирания сильно зависит от исходных теоретических предпосылок.

В отношении скорости появления новых таксонов положение противоположное. Независимая эволюция видов будет иметь своим следствием увеличение скорости появления родов при возрастании разнообразия, еще большее ускорение должно наблюдаться в случае зависимости появлений от конкурентных отношений. Независимость скорости от разнообразия указывает на подавление этих тенденций. Простейший обсуждаемый в этой связи механизм связан с ограничениями возможного дробления пространства ресурсов на экологические ниши. Возможно, в течение продолжительных интервалов геологического времени в среднем сохранялся определенный баланс, с одной стороны, между стабильным разделением экологических ниш, ограничивающим конкуренцию, с другой, - полнотой и дробностью использования пространства ресурсов, ограничивающей возможности формирования новых экологических ниш.

Появления и вымирания таксонов в модели с постоянными скоростями всегда затруднены вне зависимости от наблюдаемого числа таксонов. В норме они происходят как случайные события с постоянной вероятностью для биоты в целом (стационарный пуассоновский процесс), то есть описание диверсификации на основе постоянных скоростей плохо согласуется с представлениями о бурном росте разнообразия после массовых вымираний (Алексеев, 1989а,б). При переходе к удельным скоростям и связанным с ними вероятностям (характеристика не биоты, а таксонов, в данном случае родов) их зависимость от разнообразия отчетливо выявляется: вероятности выше при низком разнообразии. Если изо-

лированно рассматривать удельные скорости появления родов, свободную диверсификацию в условиях "экологического вакуума" можно обнаружить, то есть в случае постоянных скоростей это понятие зависит от того, рассматривается ли процесс применительно ко всей изучаемой совокупности родов или к отдельным родам.

Обратная зависимость удельных скоростей от разнообразия определяет закономерное линейное (по разнообразию) увеличение среднего времени существования таксонов и также линейно замедляющееся относительное обновление фауны при увеличении разнообразия, то есть возрастание стабильности биоты.

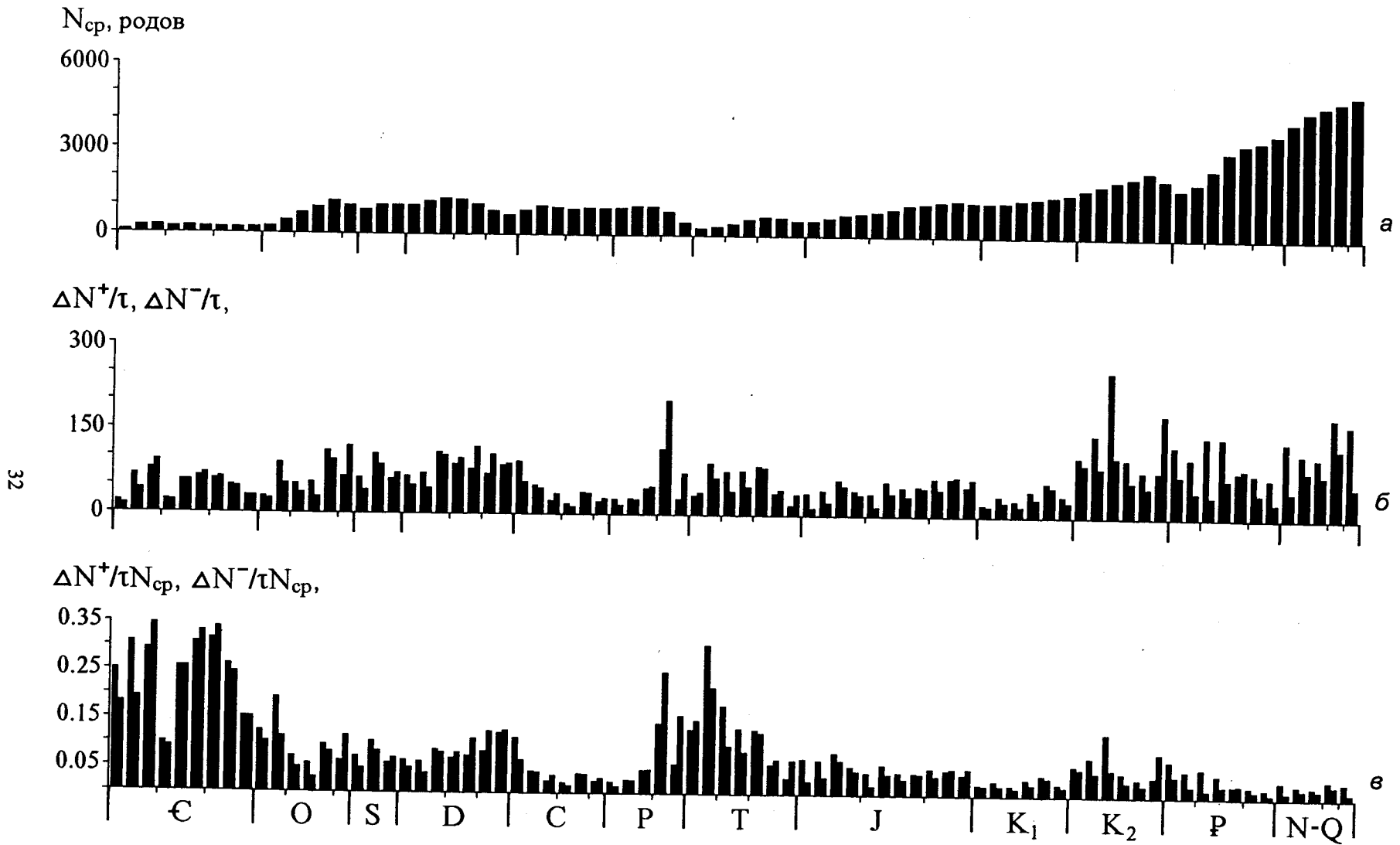
Реальный процесс не противопоставляется модели с постоянными скоростями, а рассматривается в рамках ее дальнейшего развития и детализации. Поскольку аппроксимация (6) не дает возможности удовлетворительно описывать изменения разнообразия $N(t)$ в течение веков и эпох, необходимо рассмотреть локальное поведение скоростей появления и вымирания. Это связано с упоминавшимися выше трудностями определения скоростей, но можно надеяться на получение результатов общего характера, мало зависящих от конкретных неточностей.

Прежде всего необходимо выяснить, в какой мере отклонения скоростей от их средних фоновых значений могут быть обусловлены случайными колебаниями и погрешностями исходных данных. Появления и вымирания родов в модели с постоянными скоростями можно сравнить с пуассоновским процессом с параметром, равным фоновой скорости (в гауссовском приближении, так как появления и вымирания родов в веке измеряются сотнями). Нормированное отклонение числа появлений и вымираний родов от их числа, предсказываемого уравнениями (6), по 17 лучше всего датированным интервалам с сеномана доныне (без маастрихта, всего 34 сравнения) в 26 случаях (76%) оказывается больше 2σ , в 24 случаях (71%) больше 3σ и достигает почти 14σ (появление родов в коньяке и вымирание в плиоцене), то есть изменения скоростей намного больше допускаемых в стационарном пуассоновском процессе.

Приведенные оценки сильно зависят от погрешностей данных как палеонтологических, так и изотопно-геохронологических. Вклад последних можно оценить, пренебрегая пока что палеонтолого-стратиграфическими погрешностями, влияние которых будет рассмотрено ниже в специальном разделе. Если скорости появления и вымирания постоянны, относительная ошибка r продолжительности интервала, достаточная для появления нормированного отклонения u , будет

$$r = u/(bt)^{1/2},$$

где t - принятая продолжительность интервала, b -



32

Рис. 11. Среднее мгновенное разнообразие и скорости появления и вымирания родов морских животных по векам фанерозоя: а - среднее мгновенное разнообразие (метрика Вебба-Харпера), б - скорости, в - удельные скорости. На диаграммах скоростей даны пары столбцов по векам, левый столбец относится к появлению родов, правый - к вымиранию

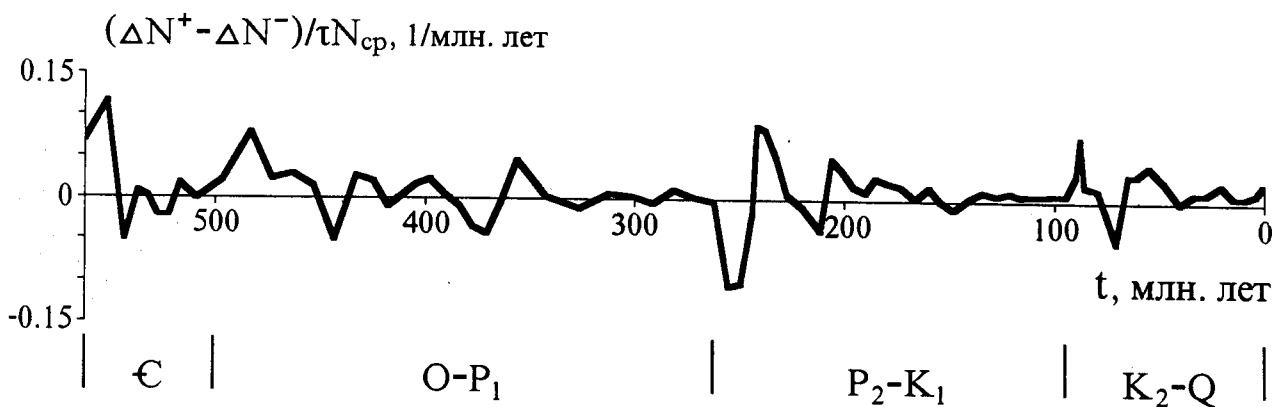


Рис. 12. Удельная скорость изменения числа родов морских животных в фанерозое

фоновая скорость. Для позднего мела - кайнозоя (без маастрихта) определяемая таким способом средняя относительная ошибка продолжительностей 31%. Максимальная относительная ошибка - 135%, относится к появлению родов в коньяке, там же для вымираний - 60%. Продолжительность коньяка в использованной здесь шкале Американского геологического общества скорее всего преуменьшена, в большинстве же случаев оценки τ соответствуют обычным представлениям о точности изотопно-геохронологической шкалы позднего мела - кайнозоя (в палеозое разные изотопно-геохронологические шкалы нередко показывают двух-трехкратно различающиеся продолжительности веков).

Дополнительное обстоятельство, затрудняющее непосредственное сопоставление оценок по палеонтолого-стратиграфическим данным с изотопно-геохронологической шкалой, связано с природой тех и других оценок. Продолжительности веков в изотопно-геохронологической шкале определяются по датировкам границ, которые вычисляются на основе условия об их наилучшем соответствии всем пригодным аналитическим определениям возраста из уверенно датированных отложений в окрестностях границы. Точное положение изохронной поверхности, имеющей полученную таким способом датировку, в большинстве конкретных разрезов не может быть указано, а на практике оно принимается таким, как принято в использованной схеме стратиграфической корреляции. То же относится к оценкам по глобальным палеонтолого-стратиграфическим данным. Если корреляционные схемы различны, изохронные уровни заведомо не совпадают и возникнет дополнительное несоответствие оценок.

Полностью отнести наблюдаемые отклонения скоростей появления и вымирания от постоянных на счет погрешностей временной шкалы не удастся. В этом случае относительная ошибка должна быть примерно одинакова при оценке ее и для появления

и для вымираний. Таких интервалов выявлено всего четыре: турон (32 и 35%), сантон (7 и 4%), даний (17 и 16%) и рупель (30 и 31%), остальные интервалы (7 из 17) такого совпадения не обнаруживают, а часто и знак погрешности отличается (остальные 6 интервалов). В случае совпадения знака можно выделить ту часть большего из отклонений, которая может быть не связана с погрешностями временной шкалы, если меньшее отклонение отнести полностью на счет временной погрешности. Сделанные таким способом оценки несколько уменьшают нормированное отклонение остатка, но он все равно слишком часто оказывается выходящим за пределы допустимого для стационарного процесса. Таким образом, о существенных изменениях скоростей свидетельствуют: во-первых, слишком большие нормированные отклонения, не устранимые в предположении об их хотя бы частичном возникновении в результате погрешностей временной шкалы; во-вторых, разный знак погрешности для появлений и вымираний в некоторых интервалах; в-третьих, наличие минимумов на кривой разнообразия.

По крайней мере частично изменения наблюдаемых скоростей могут быть связаны с погрешностями палеонтолого-стратиграфических данных, причем они могут обусловить в некоторых случаях наличие второго и третьего свидетельств изменения скоростей (см. ниже раздел о погрешностях). В данном разделе палеонтолого-стратиграфические погрешности не учитываются, а в отношении скоростей ниже приведены результаты дальнейшего анализа, необходимость которого следует из предположения об их неслучайных изменениях.

Рис. 11 дает представление об изменениях скоростей и удельных скоростей по векам фанерозоя. Обращает на себя внимание волнообразное, в большинстве случаев согласованное увеличение или уменьшение скоростей и удельных скоростей (рис. 11, б, в) как появления, так и вымирания с постепен-

ными, в течении обычно нескольких веков, изменениями в их соотношении (см. также рис. 9). Общий характер этой картины не изменится при уточнении продолжительностей веков, которые связаны общей продолжительностью более длительных временных интервалов и могут только перераспределяться в ее пределах. Соотношение скоростей в отдельных веках не зависит от их продолжительностей. Уточнение последних может изменить лишь относительную высоту пар столбцов в разных веках (рис. 11, б, в) из числа составляющих наиболее надежно датированные более длительные интервалы и несколько сместить максимумы и минимумы. Так как изменения скоростей и удельных скоростей появления и вымирания координированы, представляет интерес их разность, определяющая собственно изменения разнообразия.

На рис. 12 показана удельная скорость изменений разнообразия по векам. Видны четыре однотипные серии нерегулярных затухающих колебаний: кембрийская, ордовикско-раннепермская, позднермско-раннемеловая и позднемеловая-кайнозойская. Кембрийская своеобразна, а последняя не завершена, тогда как две другие вероятно отображают полные циклы диверсификации. Они отличаются затуханием колебаний около 0 в позднем палеозое (постоянное разнообразие) и в области небольших положительных значений в раннем мелу (медленно растущее разнообразие) на фоне юрско-раннемелового общего снижения удельной скорости диверсификации. Ненулевая величина ее в раннем мелу может быть связана с участием в составе фауны мезозоя и кайнозоя все большего числа (по мере приближения к современности) существующих ныне родов (см. ниже раздел о мерах разнообразия). Хотя кривая может в дальнейшем подвергаться значительным уточнениям (в частности, позднемеловой максимум снизится?), ее общий характер вряд ли изменится принципиально.

Как известно, системам с регулированием свойственны детерминированные автоколебания различного типа, обусловленные временными задержками в контурах обратной связи, в том числе затухающие, периодические или квазистохастические. Кривая на рис. 12 вполне может отображать процесс такого типа с возможным существенным участием стохастической составляющей. В этой связи каузальный анализ изменений разнообразия может значительно усложниться.

Рис. 12 косвенно указывает на возможность единого количественного описания глобального процесса диверсификации, включая эпизоды снижения разнообразия, на основе моделей, в которых влияния абиотических факторов не требуется (хотя

оно не вызывает сомнений на региональном уровне - неоген Паратетиса и др.). Удачное построение таких моделей (с биологически оправданным истолкованием смысла и величины параметров) означало бы невозможность выяснить реальное значение абиотических изменений путем анализа только суммарных фаунистических данных. Для этого необходима комплексная реконструкция конкретных процессов и событий, что обычно и делается (хороший пример - изучение импактного события на границе маастрихта и дания), но исходные позиции многих таких исследований основаны на априорной убежденности в необходимости внешнего влияния: выясняется, насколько тот или иной гипотетический фактор мог быть причиной глобального вымирания. (Реконструкция событий необходима при анализе каждого шага диверсификации вследствие постоянной смены таксономических групп).

В этой связи обращают на себя внимание ордовикско-раннепермский цикл диверсификации (рис. 12). Он не связан с предваряющим снижением разнообразия, то есть нет необходимости искать предшествующее крупное абиотическое событие, а последующее развитие до середины перми предположительно может быть описано как детерминированные автоколебания. На графике сходно выглядит позднемеловой-кайнозойский цикл, но его характеристики могут быть искажены: продолжительность конъюнкты возможно сильно занижена, а маастрихтские события имеют уникальные характеристики и их описание как автоколебаний может быть неадекватным. Классические представления о вынужденных колебаниях разнообразия со снижением его под действием внешних причин и последующей мощной диверсификацией в условиях экологического пространства, свободно доступного для освоения, описывают не единственный правдоподобный механизм изменений разнообразия. Характерно появление в последнее время гипотез о биологических процессах, связанных с общей структурой экологических ниш, в которых уменьшение разнообразия может быть слабо зависящим от абиотических событий или даже не зависящим от них (Каландадзе, Раутиан, 1993). Здесь проиллюстрирован иной, очень простой подход к выяснению общих особенностей диверсификации, который приводит к похожим предположениям и, кроме того, открывает некоторые возможности количественного изучения. Наиболее сложны для изучения должны быть смешанные случаи, сочетающие вынужденные изменения разнообразия с автоколебаниями.

Предположение об автоколебаниях биоразнообразия с возможностью его постепенного снижения в результате биотических процессов завершает обоб-

щенный перечень гипотез о причинах возникновения минимумов разнообразия. Ранее предлагались в основном гипотезы реактивного снижения разнообразия в ответ на какие-либо изменения во внешней среде - постепенного (как в крупных трансгрессивно-регрессивных циклах), либо катастрофического (импактные события и проч.). Позже были описаны гипотетические внутрибиотные механизмы автономного возникновения биоценологических кризисов в общем катастрофического характера (Жерихин, 1978). Автономное постепенное снижение разнообразия признавалось невозможным, и последний из четырех логически возможных вариантов не обсуждается.

Вновь обращаясь к уравнению регрессии (5) для удельных скоростей, усредненных на больших временных интервалах, следует сказать, что в зависимости от значений параметров могут осуществляться весьма различные режимы диверсификации. В палеонтологической литературе для фанерозоя в целом или его крупных частей рассматривались в основном два случая.

1. $\gamma_1 = \gamma_2 = 0$ (индекс 1 относится к появлению, 2 - к вымиранию): экспоненциальное увеличение разнообразия (Benton, 1995), скорости появления и вымирания $\sim N$, удельные скорости постоянны, появления и вымирания родов независимы.

2. $\gamma_1 = 0, \gamma_2 = 1$: ограниченное логистическое увеличение разнообразия (Courtillet, Gaudemer, 1996); скорость появления как в предыдущем случае, скорость вымирания $\sim N^2$ (или содержит слагаемое $\sim N^2$, этот член появляется при учете биотических отношений между представителями таксонов по аналогии с моделями зависящего от плотности логистического роста популяций), удельная скорость вымирания $\sim N$.

Приведенные выше результаты не подтверждают развитие разнообразия морских животных по какой-либо из этих двух моделей (возможно $\gamma = 0$ в кембрии). В течение значительных частей фанерозоя осуществлялась диверсификация с $\gamma_1 = \gamma_2 = -1$ при колебаниях скоростей около средних b_1, b_2 , удельные скорости $\sim N^{-1}$, основные перестройки процесса связаны с изменениями b_1, b_2 . То же можно сказать о животных - обитателях неморских водоемов, неморских моллюсках и о насекомых (см. с. 73, 76, 79). Ниже, в разделе по тетраподам (с. 90), приведены данные, показывающие рост разнообразия этой группы в мезокайнозойе в целом близкий к экспоненциальному. Таким образом, в четырех из пяти изученных совокупностей $\gamma_1 = \gamma_2 = 0$ и в одной $\gamma_1 = \gamma_2 = -1$. Это вряд ли может быть случайным совпадением, что делает оправданным предположение о существовании немногих устойчивых режимов диверсификации.

В целом на больших временах процесс диверси-

фикации обнаруживает значительную независимость от изменений, происходящих в течение немногих веков. Ведущие факторы, определяющие его основные особенности на временных интервалах различной характерной продолжительности, должны быть разными. Рост разнообразия не может быть неограниченным, отсутствие признаков его замедления в мезокайнозойе заставляет ставить вопрос о причинах этого явления и адекватном описании ограниченного роста, в том числе о его пределах и удаленности от них современной фауны.

В исследованиях изменений таксономического разнообразия базовыми величинами являются удельные скорости появления и вымирания таксонов. Однотипная зависимость удельных скоростей от разнообразия определяет их заметную связь между собой (рис. 11, коэффициент корреляции 0.90). Если исключить этот фактор, изучая связь отклонений удельных скоростей от линии регрессии (7) на четырех указанных выше временных интервалах, для которых скорости появления и вымирания можно принять постоянными (60 пар значений), коэффициент корреляции 0.69. Изменения удельных скоростей обычно происходят более или менее согласованно, в том числе в окрестностях минимумов разнообразия. Отчетливо выделяются удельные скорости вымирания в гваделупии и в маастрихте, намного превосходящие в этих двух случаях удельные скорости появления. Последние обычно не обнаруживают сколько-нибудь существенного возрастания после минимумов разнообразия. Так, в лландовери удельная скорость появления родов выше, чем в ашгилле, но ниже, чем в карадоке (при использовании изотопно-геохронологической шкалы Американского геологического общества 1989 г.). В жедине удельная скорость появления родов не выше позднесилурийской; в геттанге она меньше карнийской; в турне, башкирском веке, берриасе, раннем олигоцене ниже, чем в фамене, серпуховском веке, в конце юры и позднем эоцене соответственно. Только после пермо-триасового вымирания эта скорость оказывается очень высокой в оленекское время, тогда как в дании она сравнима с сеноманской и туронской. По-видимому, удельные скорости появления после минимумов разнообразия в целом укладываются в общую зависимость от разнообразия и не являются необычными, то есть представления о свободной быстрой дивергенции после "массовых вымираний" не подтверждаются, хотя в этом отношении желателен более детальный анализ.

Общая тенденция к увеличению удельных скоростей с уменьшением разнообразия создает дополнительные трудности при попытках использовать удельную скорость вымирания в качестве критерия для выявления крупных вымираний. Например, по

имеющимся данным в эйфеле - фране картина удельных скоростей следующая:

	Появление	Вымирание
Эйфель	0.071	0.081
Живет	0.075	0.110
Фран	0.084	0.127

В живете удельная скорость вымирания возрастает по сравнению с эйфельской значительно больше, чем удельная скорость появления, но дальнейшее увеличение обеих скоростей во фране сопоставимо (на 12% и 15% по сравнению с живетом) и определяется преимущественно уменьшением разнообразия. Несущественное трехпроцентное различие зависит от несколько большего снижения во фране абсолютной скорости появления, чем вымирания. Такие случаи затрудняют изолированное использование удельной скорости вымирания как показателя экстраординарных событий, требуя вычленения из ее общего прироста той части, которая связана с общей зависимостью от уменьшения разнообразия. Поскольку связь скорости с разнообразием коррелятивна это, как правило, окажется затруднительным. Более интересны могут быть случаи, когда удельная скорость изменяется противоположно общей фанерозойской тенденции. Так, в карнии - рэте удельные скорости следующие:

	Появление	Вымирание
Карний	0.13	0.12
Норий	0.06	0.07
Рэт	0.03	0.07

Хотя разнообразие уменьшается, возрастания удельных скоростей установить не удастся, они уменьшаются, причем скорость появления с карния до рэта более чем вчетверо, вымирания - менее чем вдвое. Сходная картина наблюдается в раннем карбоне и возможно в конце силура. В конце юры удельная скорость вымирания не повышается, а появления снижается. В эоцене удельная скорость вымирания постоянно незначительно возрастает в течение всей эпохи, тогда как появления - постоянно снижается. Все сравнения скоростей и удельных скоростей в разных веках, как неоднократно указывалось выше, зависят от погрешностей изотопно-геохронологической шкалы и могут сильно меняться при ее уточнении. Полагая равновероятными уточнения продолжительностей отдельных веков как в сторону ее увеличения, так и уменьшения, следует ожидать, что указанные здесь качественные характеристики не всех, а только некоторых эпизодов могут в дальнейшем измениться на противоположные.

Синхронное повышение обеих удельных скоростей в некоторых веках означает ускоренное обновление фауны. Эти века могут характеризоваться повышенной долей вымерших таксонов без уменьшения разнообразия (плинсбах, апт, сеноман, средний

миоцен) (Дмитриев, 1989). На кривых когортного анализа (Raup, 1978) и обратных лайелевых кривых эпизоды ускоренного обновления отражаются ступенеобразными изгибами. В связи с повышенной вероятностью вымирания для таких веков должно быть характерно присутствие большего количества короткоживущих таксонов, особенно в окрестностях минимумов разнообразия и в кембрии.

Семейства насекомых

Второй пример относится к разнообразию насекомых, изменения которого изображены на двух кривых (рис. 13), построенных на основе разных списков семейств. Различия списков очень велики. Их можно охарактеризовать следующими числами: всего семейств - 1049 (Лаборатория членистоногих; из них отсутствуют в списке Лабандейры - 148) и 1263 (Лабандейра; из них отсутствуют в списке Лаборатории членистоногих - 362); общих семейств для обоих списков - 901, для них датировки появления не совпадают в 638 случаях (71%); в том числе вымерших общих семейств - 403, для них датировки вымирания не совпадают в 233 случаях (58%).

Несмотря на столь значительные несоответствия, общая конфигурация обеих кривых оказывается весьма сходной. Формальная оценка сходства по коэффициенту корреляции дает 0,986 - очень высокую величину. Особый интерес представляют наиболее заметные различия этих двух кривых, которые указаны на рис. 13 теньями в пяти возрастных интервалах.

Два случая - в поздней юре и палеогене, демонстрируют смещение однотипных резких ступенеобразных изгибов обеих кривых на один интервал. Обе ступени связаны с крупнейшими уникальными местонахождениями ископаемых насекомых - Каратау в поздней юре и насекомыми балтийского янтаря в палеогене. Оба местонахождения не сопоставимы по объему и разнообразию коллекций с ближайшими местонахождениями и содержат большое количество представителей семейств, не встреченных в более древних отложениях. Изученность ископаемых насекомых поздней юры и палеогена оказывается весьма неравномерной, что влечет за собой резкий излом кривых разнообразия в хронологических интервалах, к которым относятся эти местонахождения. Различия в положении описываемых ступеней определяются разными датировками местонахождений. Каратау в материалах Лаборатории членистоногих отнесено к келловею, Лабандейра - к оксфорду; балтийский янтарь соответственно к позднему эоцену и раннему олигоцену.

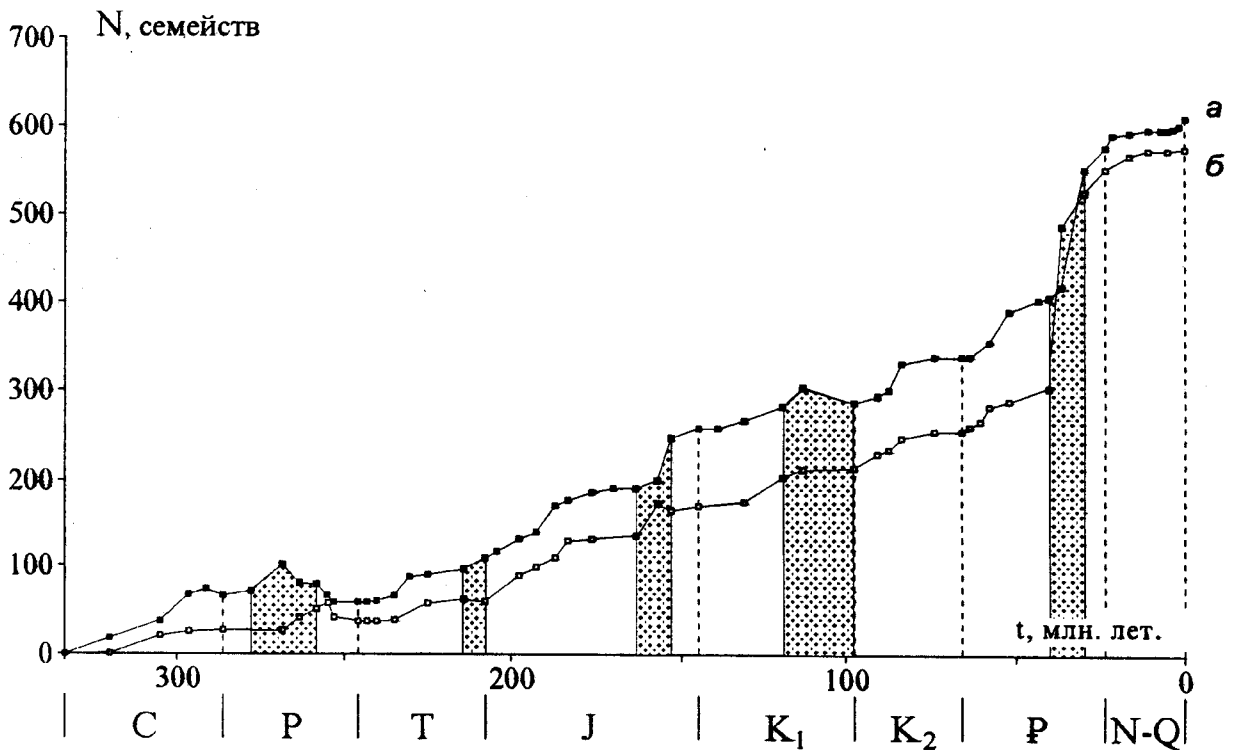


Рис. 13. Сопоставление кривых числа семейств ископаемых насекомых: а - по данным Labandeira, 1994, б - данные Лаборатории членистоногих ПИН. Теньями выделены интервалы наиболее существенных несовпадений. Объяснения в тексте

В двух других случаях - в конце триаса и раннего мела - направленность сравниваемых кривых различна: некоторое снижение разнообразия в конце триаса по данным Лаборатории членистоногих и повышение по данным Лабандейра; малозаметное повышение разнообразия в конце раннего мела по данным Лаборатории членистоногих и его существенное снижение у Лабандейра.

В первом из них, триасовом, при анализе исходного материала обнаруживается различие датировок австралийского местонахождения Ипсвич: карний у Лаборатории членистоногих, рэт у Лабандейра. Поскольку в Ипсвиче зафиксированы первые находки представителей 10 семейств, различие датировок оказывается определяющим; дополнительно следует упомянуть два семейства из раннеюрского местонахождения Согюты, появление которых отнесено Лабандейра также к рэту в соответствии с более ранними датировками этого местонахождения (Беккер-Мигдисова, 1962).

Во втором случае также выявляется, что расхождение кривых зависит от разного понимания возраста местонахождений. В апте и альбе, если рассматривать их совместно, число семейств насекомых незначительно возрастает на обеих кривых. Различия определяются значительно более резким ростом числа семейств в апте с появлением локального мак-

симума по данным Лабандейра. Аптский рост определяется здесь появлением 11 семейств в крупном забайкальском местонахождении Байса, которое в списках Лаборатории членистоногих учитывается как позднеэокомское. Дополнительно к этому для альбы играет роль вымирание ряда семейств, последний раз в геологической летописи встреченных в Забайкалье, в отложениях дискуссионного возраста, относимых одними исследователями к поздней юре (Пономаренко, 1990), другими - к альбу (Жерихин, 1978). Первый вариант принят при построении кривой по данным Лаборатории членистоногих, тогда как Лабандейра использовал вторую датировку. Соответственно, нижняя кривая показывает снижение разнообразия в оксфорде, уменьшая тем самым число семейств, вымерших в альбе, а верхняя отражает противоположную точку зрения.

Наконец, пермский участок различия двух кривых связан в основном с датировками трех крупных местонахождений: Обора в Чехии, Элмо в Канзасе и Калтан в Кузбассе. Первое ранее датировалось как ассельское, и эта датировка принята Лабандейра, тогда как в списке Лаборатории членистоногих оно считается артинским, а местонахождения Элмо и Калтан отнесены не к сакмарскому ярусу, как у Лабандейра, а к артинскому первое и уфимскому второе.

Таким образом, сопоставление результатов обработки двух независимо составленных списков семейств насекомых не дало возможности выявить существенные различия кривых, зависящие от принимаемой системы, в том числе разного понимания состава семейств. Все рассмотренные случаи таких различий оказываются связаны с разными датировками крупных местонахождений. Неравномерная изученность ископаемых насекомых с непропорционально высокой ролью материала из уникальных местонахождений приводит к появлению заведомых искажений общей формы кривой.

Первая интерпретация кривых разнообразия

Выше кратко охарактеризованы и проиллюстрированы некоторые практические приемы изучения изменений таксономического разнообразия, но принципиальные основы такого изучения неочевидны. Рассмотренные выше кривые для родов, семейств и отрядов морских животных, а также семейств насекомых позволяют считать, что выявляемая с помощью кривых разнообразия картина его изменений в некоторых основных чертах слабо зависит от таксономического ранга и принимаемой системы. Это хорошо согласуется с неоднократными указаниями в палеонтологической литературе на те же свойства кривых, а также на устойчивость их общей формы в процессе изучения (Sepkoski *et al.*, 1981).

Форма кривой определяется безразмерным отношением ординат, то есть число таксонов само по себе не имеет значения. Оно используется только как средство для измерения некоторой величины. Как можно предполагать, эта величина - морфологическое разнообразие. Какое-то соответствие морфологического и таксономического разнообразий - тривиальный факт, но следует разъяснить, в каком смысле можно говорить именно об измерении первого с помощью второго и обсудить основные особенности такого измерения.

Таксону можно поставить в соответствие некоторую меру морфологического разнообразия, которую удобно называть его морфологическим объемом (или просто объемом, отличая его от объема таксона как термина свободного пользования, подразумевающего чаще всего число подчиненных таксонов). Таксоны предполагаются различающимися по своему объему, следовательно, вся их совокупность может описываться некоторым статистическим распределением объемов и соответствующим средним объемом таксона. Исходя из этих общих предпосылок, можно обсудить некоторые следствия предположения об измерении, не определяя пока самой меры.

Трудность интерпретации кривых числа таксонов как отображающих изменения морфологического разнообразия определяется тем, что здесь не вводится в явной форме стандартная единица измерения; единица появляется только как средний объем таксона. При подсчете большого числа таксонов становится возможным соизмерение морфологических разнообразий на разных хронологических уровнях, но оно имеет свои специфические особенности.

Таксоны во многих случаях удобно рассматривать как группы точек в многомерном пространстве признаков; это представление используется в дальнейшем изложении. Разнообразие всех организмов в пространстве признаков отображается множеством точек, которое изменяется во времени. Предполагается естественная структурированность этого множества, задающая определенные рамки его разбиению по таксонам; в пределах более или менее четко очерченных таксонов систематик скорее всего стремится уменьшить дисперсию распределения объемов подчиненных таксонов. Каждый систематик работает в ограниченной части пространства признаков, в той или иной мере согласовывая свои решения со специалистами, занимающимися этой же частью. Это приводит к тому, что средний объем таксонов одного ранга может существенно отличаться в разных частях геохронологической шкалы даже в одной крупной группе организмов. Для разных крупных групп отсутствуют процедуры соизмерения объема таксонов, поэтому невозможно что-либо утверждать о соотношениях объемов. Когда строится график числа таксонов того или иного ранга, то, с точки зрения измерения морфологического разнообразия, это означает, что неявно принято допущение о среднем объеме таксонов этого ранга в качестве единицы для всего изучаемого возрастного интервала и для всех суммированных при составлении графика групп.

Вряд ли график числа таксонов, построенный на такой основе, непременно правильно отображает реальные изменения морфологического разнообразия, но можно указать условие, при соблюдении которого он будет пригоден: если характерное время возможного существенного изменения мгновенного среднего объема таксонов много больше продолжительности веков, то график верен для смежных точек кривой. Так, показанное на рис. 6, в увеличение разнообразия морских животных в 3.89 раза в начале маастрихта по сравнению с началом плейстоцена не следует принимать всерьез, но длительное сохранение разнообразия в палеозое и, возможно, длительный мезокайнозойский рост достаточно обоснованны, как и более частные особенности кривой - участки возрастания, убывания и стабильности, главные минимумы и максимумы. Именно эти качествен-

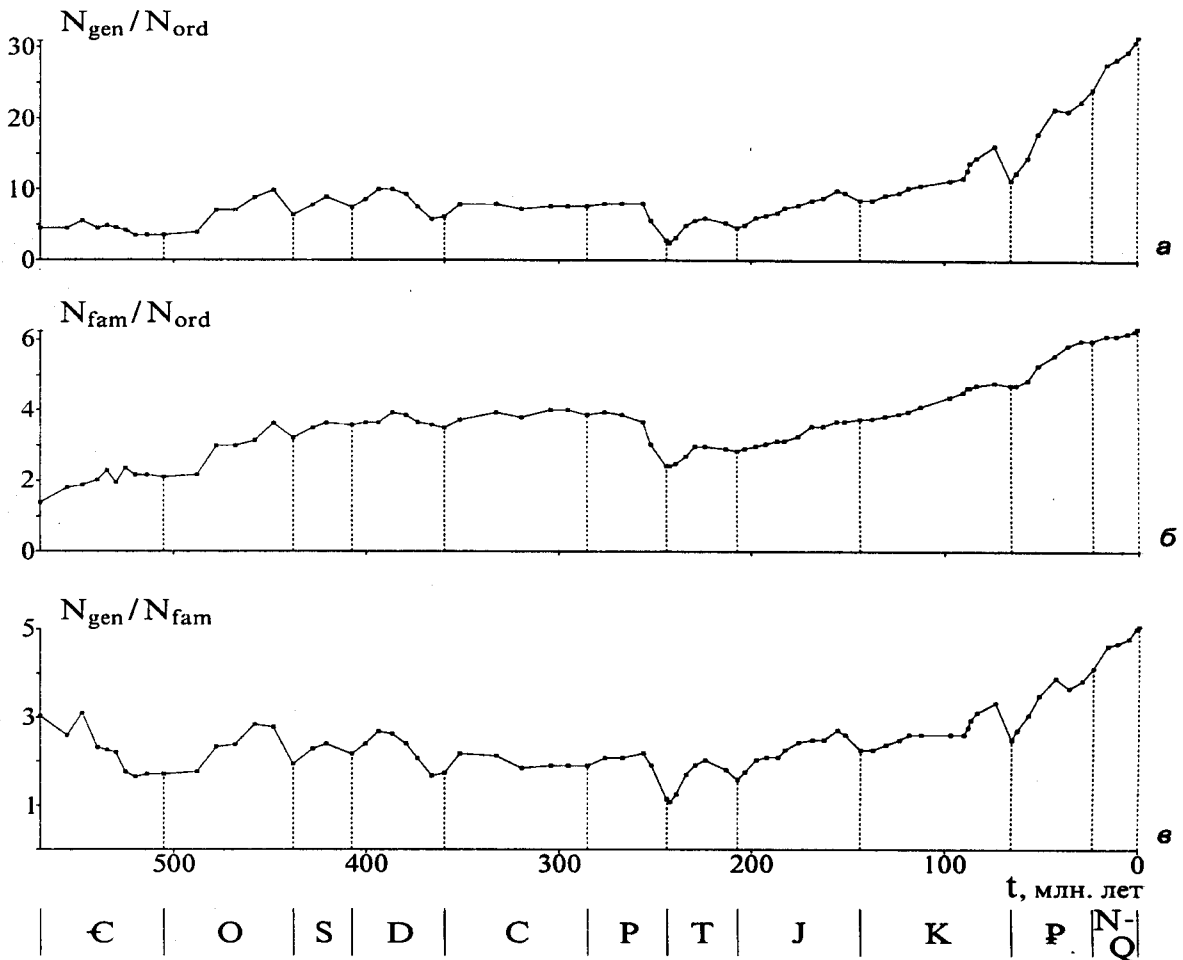


Рис. 14. Изменения мгновенного среднего числа таксонов морских животных в составе таксонов более высокого ранга: а - родов в отряде, б - семейств в отряде, в - родов в семействе

ные характеристики представляют основной интерес, но следует убедиться в медленном изменении мгновенного среднего объема таксонов.

При изучении числа таксонов невозможно определить скорость изменения их мгновенного среднего морфологического объема (для этого нужно непосредственно использовать меру разнообразия), но косвенное суждение возможно по числу подчиненных таксонов (объему в обычном понимании). На рис. 14 показано изменение среднего числа семейств и родов в составе отрядов и родов в составе семейств. Обращает на себя внимание присутствие на всех трех графиках тех же основных минимумов и максимумов, что и на кривых числа таксонов. При увеличении (или снижении) числа таксонов, как правило, увеличивается (снижается) также и среднее число подчиненных таксонов. Кривая для числа таксонов высокого ранга, не учитывающая этого, оказывается сглаженной по сравнению с кривой для таксонов более низкого ранга. Сглаживание неоднократно воспроизводилось на компьютерных моделях

(Lasker, 1976). Например, отношение числа отрядов в конце и начале ашгилла 0.95, семейств - 0.86, родов - 0.60. В серпуховском веке число отрядов не изменяется в отличие от его увеличения в турне и визе (рис. 6), а число семейств и родов уменьшается. Прекращение (и замедление?) роста числа таксонов высокого ранга может быть признаком снижения числа таксонов более низкого ранга. Так, палеоцен-эоценовое увеличение числа родов заканчивается к позднему эоцену, что может указывать на уменьшение числа видов в позднем эоцене, то же можно сказать о конце ранней юры и в некоторых других случаях. В титоне наблюдается даже уменьшение числа родов при продолжающемся росте числа семейств и отрядов; такие случаи могут быть выявлены только при переходе к изучению следующего, более низкого уровня таксономической иерархии.

Изменения среднего числа подчиненных таксонов свидетельствуют о невысокой точности оценки изменений разнообразия с помощью числа таксонов. В течение века число родов в составе семейства ме-

няется (по отношению к числу родов на его нижней границе) в среднем на 10%, то есть именно с такой средней точностью приращения числа семейств за век пропорциональны приращениям числа родов. Это неплохо для палеонтологического материала, однако в окрестностях минимумов разнообразия среднее число родов может меняться на 20-40%, как в сторону уменьшения слева от минимума, так и увеличения справа от него. Значительные изменения происходят также в раннем и среднем кембрии. Если исключить эти случаи, число родов в составе семейства меняется в течение века в среднем на 6%. Своеобразие кембрийской диверсификации, выявляющееся также на рис. 7, свидетельствует о необходимости специального анализа кембрийских преобразований разнообразия. В течение длительного времени до середины мела среднее число подчиненных таксонов меняется незначительно, затем быстро увеличивается (кроме маастрихта и поднего эоцена). Этим объясняется несоответствие кайнозойских фоновых скоростей появления и вымирания семейств и родов, отмеченное выше: для окончательного вымирания семейства требуется все больше вымерших родов (рис. 14, в) и видов (Flessa, Jablonski, 1985). Хотя фоновая скорость вымирания родов в кайнозое несколько выше средней для фанерозоя в целом, скорость вымирания семейств значительно ниже.

Хотя локальные приращения для таксонов разного ранга могут быть примерно пропорциональны, кривые в целом связаны нелинейно и имеют разную общую форму, что свидетельствует о возможности преимущественно только качественного анализа. Различие формы кривых биологически определяется историей формирования и исчезновения архетипических структур, а в терминах пространства признаков - историей общей структуры множества точек, отображающего мгновенные разнообразия. Так, увеличение числа отрядов в кембрии и ордовике до 75% современного числа представленных в ископаемом состоянии отрядов в пространстве признаков отразится как быстрое формирование более или менее изолированных подмножеств точек.

Принципиальное ограничение метода состоит в том, что необходимо использовать оценки мгновенного разнообразия, тогда как кривые числа таксонов маскируют изменения их мгновенных средних объемов. Именно вследствие этого появляются различия кривых по таксонам разного ранга и возникает необходимость анализировать изменения среднего числа подчиненных таксонов. Частичное решение этой проблемы при работе с таксонами видится в увеличении разрешающей способности метода, то есть переходе на уровень видов, тогда как полное решение связано с перспективой непосредственно

го использования мер разнообразия. Для видов исследование пока возможно только на ограниченном материале, но по мере развития быстро накапливающихся компьютерных баз данных станет более доступным.

Рис. 14 и изложенное выше его обсуждение иллюстрируют общий подход к анализу на разных уровнях детальности. Сказанное о среднем морфологическом объеме таксонов, подразумевающим максимальную детальность характеристики разнообразия, может быть без изменений перенесено на уровень видов. Очевидно, имеется статистическое распределение надвидовых таксонов одного ранга по числу входящих в их состав видов с соответствующим средним. Как и ранее, условием пригодности кривой разнообразия для дальнейшего анализа будет достаточно медленное изменение мгновенного среднего числа видов, тогда мгновенное число надвидовых таксонов локально изменяется примерно так же, как число видов (Дмитриев, 1989). Для имеющихся палеонтологических данных среднее число видов может быть подсчитано как мгновенная характеристика для границ геохронологических подразделений, так что изменения эмпирического среднего доступны для изучения. Аналогично можно говорить о родах в составе семейств или отрядах и семействах в составе отрядов (рис. 14). Отличие от интерпретации кривых через меру морфологического разнообразия заключается в том, что число подчиненных таксонов может рассматриваться только в рамках какого-либо конкретного варианта системы. Мера разнообразия должна быть не зависящей (или слабо зависящей) от принятой системы и вследствие этого характеристикой более высокого уровня общности.

Распределение таксонов по числу подчиненных таксонов хорошо известно для крупных групп современных животных и растений как распределение Ципфа (Виллиса, Парето и др.). Оно удовлетворительно описывает таксономическую структуру многих высших таксонов, поэтому в историческом развитии должно быть достаточно консервативным. Распределение Ципфа не центральное (мода не совпадает со средним), что обуславливает определенную специфичность работы с характеризующими их совокупностями. На палеонтологическом материале распределение почти не изучалось, хотя представляет несомненный интерес, так как только палеонтологические данные позволяют сопоставлять распределения для всей истории существования крупных групп или значительных временных интервалов и мгновенные распределения на разных временных срезах.

В теории ветвящихся случайных процессов мгновенные и интервальные распределения связывают-

ся определенными соотношениями, справедливыми для некоторых размножающихся и гибнущих частиц или квазичастиц. Общие параметры участвуют также в описании распределения продолжительностей существования частиц (квазичастиц) и распределения во времени точек дивергенции и филетического вымирания. Соответствие (или несоответствие) эмпирического палеонтологического материала теоретическим соотношениям для ветвящихся процессов представляет большой интерес в различных аспектах, в том числе в изучении природы таксонов.

Вторая интерпретация кривых разнообразия

Другая интерпретация кривых разнообразия основана на анализе приращений числа таксонов в течение веков как суммы приращений для отдельных групп. На рис. 15-23 показаны приращения по основным крупным группам морских животных от позднего венда до современности. Ранее такие же диаграммы были охарактеризованы для семейств, но проиллюстрированы только выборочно (Дмитриев, 1989). Для родов, которых на порядок больше, чем семейств, удастся показать на одной диаграмме от 28 (в триасе) до 50 (в девоне) групп, и общая картина более представительна (по семействам - около 15 групп). На всех приведенных здесь диаграммах масштаб одинаков, высота наименьшего столбца равна одному роду. Положительные приращения показаны в верхней полуплоскости, отрицательные - в нижней. При построении диаграмм использованы только данные о родах, появление и вымирание которых датировано с точностью до века или его части; всего таких родов оказалось 29313.

Общая структура всей совокупности диаграмм не отличается от полученной ранее для семейств. При возрастании разнообразия диаграмма в целом помещается в верхней полуплоскости в результате согласованного роста разнообразия в большинстве групп. В нижней полуплоскости занятая диаграммой площадь незначительна, что определяется небольшим преобладанием вымирания в немногих группах. При убывании разнообразия диаграмма перемещается в нижнюю полуплоскость, в немногих группах может быть некоторое преобладание появления новых родов. Степень выраженности этой картины прямо зависит от отношения $\Delta N/\Delta N^+$, определяющего наклон графика $N(N^+)$. Увеличение $\Delta N/\Delta N^+$ соответствует перемещению все большей части диаграммы вниз. Если разнообразие не меняется ($\Delta N/\Delta N^+ = 1$), приращения для разных групп обычно невелики и хаотически распределяются внизу и вверху. В связи с таким строением диаграмм их смена от века к веку хорошо согласуется с ходом графика $N(N^+)$. Напри-

мер, девонская дуга (рис. 9) на диаграммах для жедина - франа (рис. 17, *a-e*) отображается как закономерное плавное перемещение основной площади диаграммы из верхней полуплоскости в нижнюю.

Таким образом, имеется согласованное коллективное поведение всей совокупности рассмотренных групп, явно определяющееся существованием факторов, регулирующих разнообразие морских животных в целом. Наряду с обсуждавшейся выше независимостью скоростей появления и вымирания родов и семейств от разнообразия, это еще один показатель высокой интегрированности поведения всей биоты. В отличие от скоростей, в данном случае регулирование может быть внешним по отношению к биоте. Для морских животных одним из лимитирующих факторов может быть общая площадь мелководных местообитаний, связанная с крупными трансгрессивно-регрессивными циклами (Newell, 1967).

Высокая согласованность в изменениях разнообразия основных крупных групп выражается в отсутствии явного доминирования приращений в каких-либо отдельных группах в общей структуре каждой из диаграмм; вклад каждой группы в общее приращение разнообразия оказывается более или менее соразмерным вкладу других групп. Однако имеются исключения. Наиболее очевидным из них является раннекембрийский максимум разнообразия, полностью зависящий от изменений числа родов и семейств археоциат (рис. 6, 9, 15, *z,d*). В этом случае можно предполагать сильное влияние существенно комбинативной системы археоциат (Розанов, 1973) с большим количеством монотипных семейств и родов (Sepkoski, 1979; Дмитриев, 1989). Другой случай относится к гжелскому веку, когда общее снижение числа родов (рис. 6, 9, 18, *e*) определяется вымиранием криноидей (по семействам вымирание в конце карбона распределяется по крупным группам более равномерно).

По всей совокупности диаграмм не удастся выявить какие-либо специальные черты "массовых вымираний", выделяющие их из общего хода последовательных перемещений диаграммы из одной полуплоскости в другую. Исключение составляет только маастрихтское вымирание, хотя в кампане уже проявляется тенденция к перемещению диаграммы вниз. Постепенность процесса, отображаемая диаграммами, может быть связана с влиянием эффекта Сигнора-Липпса (Signor, Lipps, 1982), но только в тех случаях, когда скорость вымирания наибольшая перед минимумом разнообразия, как указывалось выше (раздел по морским животным). Более резкими, чем вымирания, обычно оказываются переходы к новой диверсификации после минимумов разнообразия.

Единообразии общей картины коллективного поведения всей совокупности крупных таксонов не

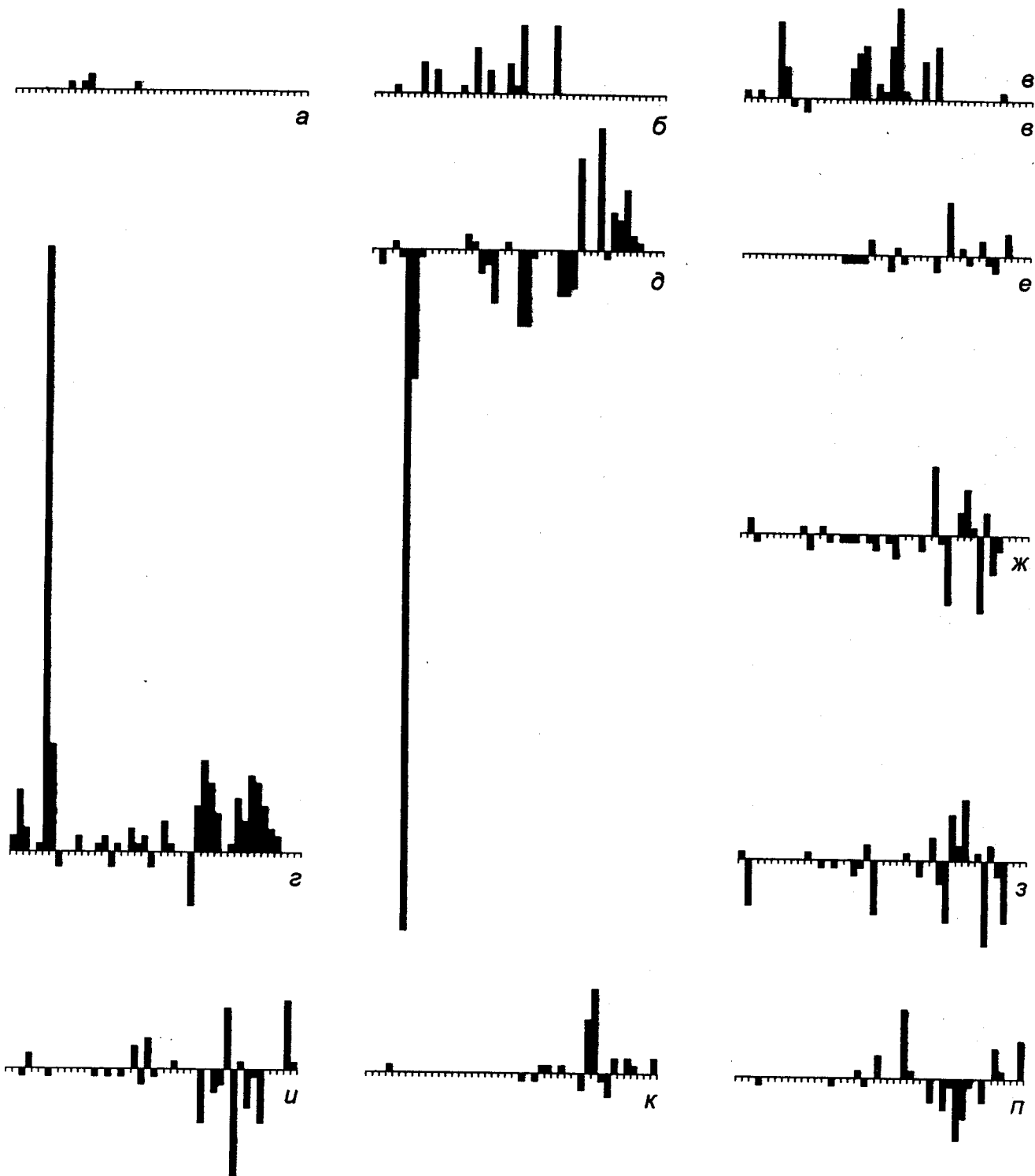


Рис. 15. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в позднем венде и кембрии; а - поздний венд, б - немакит-далдын, в - томмот, г - агдабан, д - конец раннего кембрия, е-з - средний кембрий: е - начало, ж - середина, з - конец, и - дресбач, к - франкон, л - тремпельон. Основные группы слева направо: 1 - Protozoa, 2 - Demospongia, 3 - Calcarea, 4 - Hexactinellida, 5 - Porifera inc. cl., 6 - Regulares, 7 - Irregulares, 8 - Trilobozoa, 9 - Cyclozoa, 10 - Scyphozoa, 11 - Hydrozoa, 12 - Anthozoa, 13 - Coelenterata inc. sed., 14 - Chaetognatha, 15 - Annelida, 16 - Coeloscleritophora, 17 - Tommotiida, 18 - Machaeridia, 19 - прочие Problematica, 20 - Tergomya, 21 - Helcionelloida, 22 - Rostroconchia, 23 - Orthothecimorpha, 24 - Hyolithomorpha, 25 - Bivalvia, 26 - Gastropoda, 27 - Cephalopoda, 28 - прочие Mollusca, 29 - Olenellida, 30 - Agnostida, 31 - Redlichiida, 32 - Corynexochida, 33 - Odontopleurida, 34 - Asaphida, 35 - Ptychopariida, 36 - прочие Trilobita, 37 - Ostracoda, 38 - прочие Arthropoda, 39 - Inarticulata, 40 - Articulata, 41 - Echinodermata, 42 - Pterobranchia, 43 - Graptolithina, 44 - Conodonta

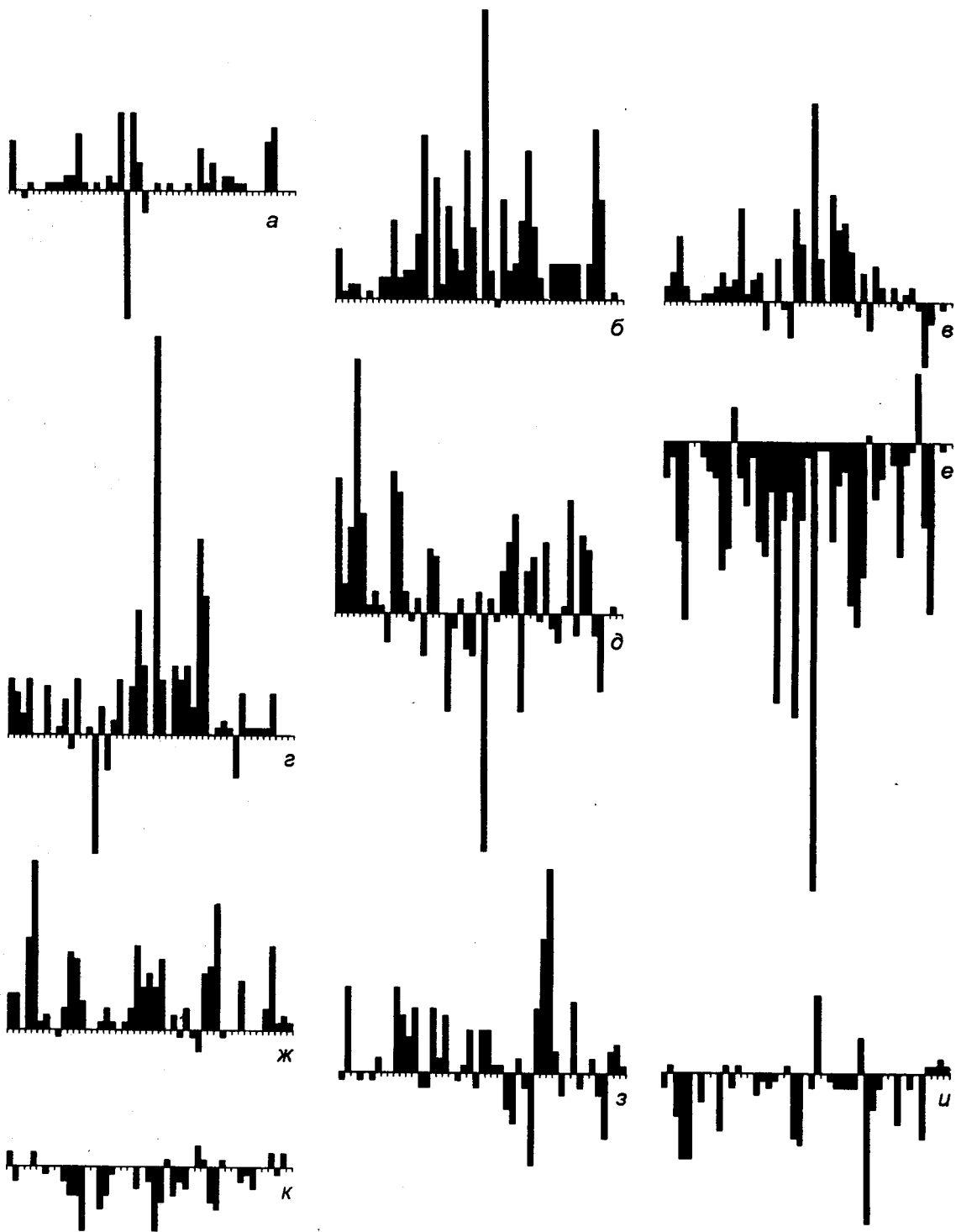


Рис. 16. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в ордовике и силуре; а - тремадок, б - арениг, в - лланвирн, г - лландейло, д - карадок, е - ашгилл, ж - лландовери, з - венлок, и - лудлов, к - пржидол. Основные группы слева направо: 1 - Protozoa, 2 - Stromatoporoidea, 3 - прочие Porifera, 4 - Tabulata, 5 - Rugosa, 6 - прочие Coelenterata, 7 - Annelida, 8 - Problematica, 9 - Hyolithomorpha, 10 - Bivalvia, 11 - Archaeogastropoda, 12 - прочие Gastropoda, 13 - Orthocerida, 14 - Actinocerida, 15 - Endocerida, 16 - Oncocerida, 17 - прочие Cephalopoda, 18 - прочие Mollusca, 19 - Asaphida, 20 - Ptychopariida, 21 - Proetida, 22 - Phacopida, 23 - прочие Trilobita, 24 - Merostomata, 25 - Palaeocopida, 26 - прочие Ostracoda, 27 - прочие Arthropoda, 28 - Trepostomata, 29 - Cryptostomata, 30 - прочие Bryozoa, 31 - Inarticulata, 32 - Orthida, 33 - Strophomenida, 34 - Pentamerida, 35 - прочие Articulata, 36 - Rhombifera, 37 - Diploporita, 38 - Stylophora, 39 - Crinoidea, 40 - прочие «Pelmatozoa», 41 - Edrioasteroidea, 42 - прочие «Eleutherozoa», 43 - Graptolithina, 44 - Conodonta, 45 - Cephalaspidomorphi, 46 - Pteraspidomorphi, 47 - Acanthodii



Рис. 17. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в девоне; а - жедин, б - зиген, в - эмс, г - эйфель, д - живет, е - фран, ж - фамен. Основные группы слева направо: 1 - Spumellaria, 2 - Chitinozoa, 3 - Foraminifera, 4 - Stromatoporoidea, 5 - прочие Porifera, 6 - Rugosa, 7 - Tabulata, 8 - прочие Coelenterata, 9 - Polychaeta, 10 - Machaeridia, 11 - Bivalvia, 12 - Archaeogastropoda, 13 - прочие Gastropoda, 14 - Orthocerida, 15 - Discosorida, 16 - Oncocerida, 17 - Ammonoidea, 18 - прочие Cephalopoda, 19 - прочие Mollusca, 20 - Odontopleurida, 21 - Proetida, 22 - Phacopida, 23 - прочие Trilobita, 24 - Palaeoscopida, 25 - Metascopida, 26 - Podocopida, 27 - прочие Ostracoda, 28 - прочие Arthropoda, 29 - Cystoporata, 30 - Trepostomata, 31 - Fenestrata, 32 - прочие Bryozoa, 33 - Inarticulata, 34 - Orthida, 35 - Strophomenida, 36 - Pentamerida, 37 - Rhynchonellida, 38 - Spiriferida, 39 - Atrypida, 40 - Terebratulida, 41 - Crinoidea, 42 - прочие «Pelmatozoa», 43 - «Eleutherozoa», 44 - Graptolithina, 45 - Conodonta, 46 - Cephalaspidomorphi, 47 - Placodermi, 48 - Chondrichthyes, 49 - Acanthodii, 50 - Osteichthyes

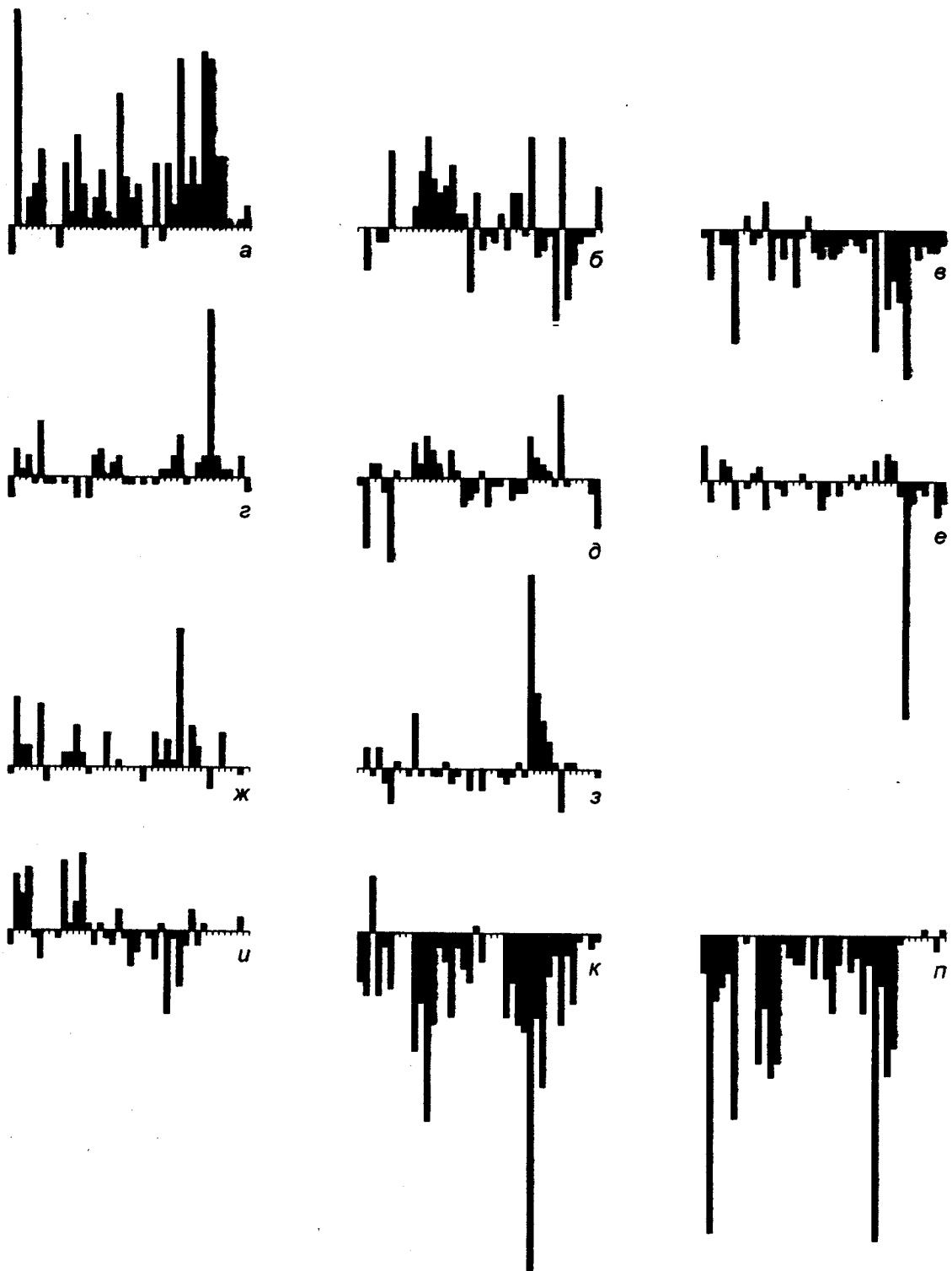


Рис. 18. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в карбоне и перми: *а* - турне, *б* - визе, *в* - серпуховский век, *г* - башкирский век, *д* - московский век, *е* - поздний карбон, *ж* - ассельский век, *з* - сакмарский век, *и* - ленеерд, *к* - гваделупий, *л* - джюльфинский и дорашамский века. Основные группы слева направо: 1 - Radiolaria, 2 - Foraminifera, 3 - Permosphincta, 4 - прочие Porifera, 5 - Tabulata, 6 - Rugosa, 7 - прочие Coelenterata, 8 - «Vermes», 9 - Problematica, 10 - Pterioidea, 11 - прочие Bivalvia, 12 - Archaeogastropoda, 13 - прочие Gastropoda, 14 - Orthocerida, 15 - Nautilida, 16 - Goniatitida, 17 - прочие Cephalopoda, 18 - прочие Mollusca, 19 - Trilobita, 20 - Malacostraca, 21 - Palaeoscorpida, 22 - Podocopida, 23 - прочие Ostracoda, 24 - прочие Arthropoda, 25 - Cystoporata, 26 - Trepostomata, 27 - Fenestrata, 28 - прочие Bryozoa, 29 - Strophomenida, 30 - Rhynchonellida, 31 - Spiriferida, 32 - прочие Brachiopoda, 33 - Monobathrida, 34 - Cladida, 35 - прочие Crinoidea, 36 - прочие «Pelmatozoa», 37 - «Eleutherozoa», 38 - Graptolithina, 39 - Conodonta, 40 - Pisces

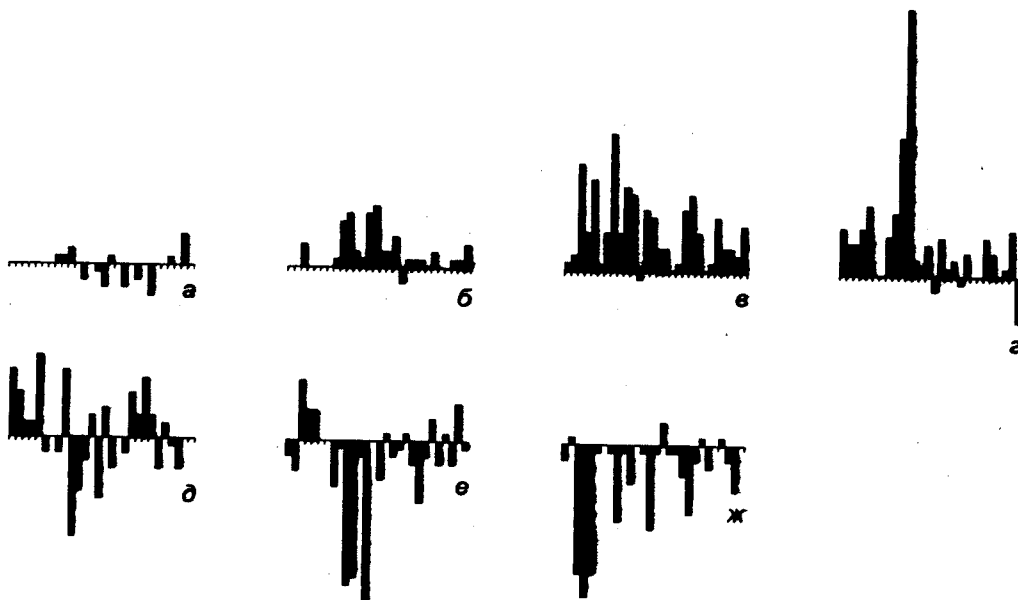


Рис. 19. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в триасе; а - мид, б - оленек, в - анизий, г - ладин, д - карний, е - норий, ж - рэт. Основные группы слева направо: 1 - Spumellaria, 2 - Nassellaria, 3 - Foraminifera, 4 - Porifera, 5 - Scleractinia, 6 - прочие Coelenterata, 7 - Polychaeta, 8 - Pterioidea, 9 - прочие Bivalvia, 10 - Archaeogastropoda, 11 - Mesogastropoda, 12 - прочие Gastropoda, 13 - Nautilida, 14 - Ceratitida, 15 - прочие Cephalopoda, 16 - Ostracoda, 17 - прочие Arthropoda, 18 - Bryozoa, 19 - Rhynchonellida, 20 - Spiriferida, 21 - Terebratulida, 22 - прочие Brachiopoda, 23 - Crinoidea, 24 - Holothuroidea, 25 - прочие «Eleutherozoa», 26 - Conodonta, 27 - Chondrichthyes, 28 - Reptilia

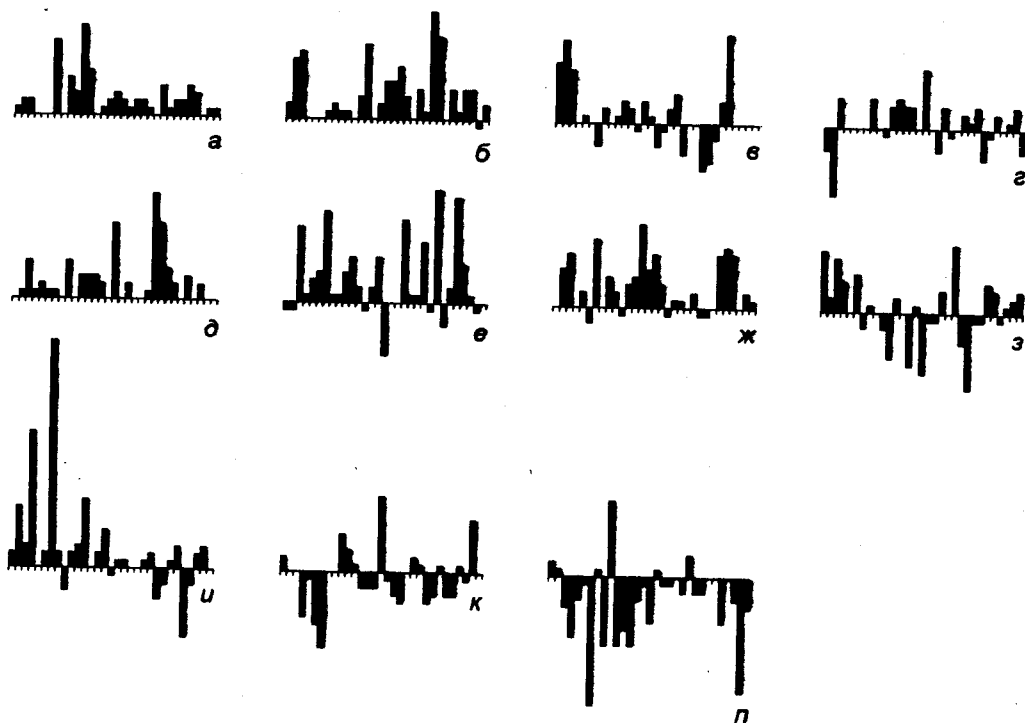


Рис. 20. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в юре; а - геттанг, б - синемюр, в - плинсбах, г - тоар, д - аален, е - байос, ж - бат, з - келловей, и - оксфорд, к - киммеридж, л - титон. Основные группы слева направо: 1 - Spumellaria, 2 - Nassellaria, 3 - Foraminifera, 4 - Demospongia, 5 - Calcarea, 6 - Hexactinellida, 7 - Coelenterata, 8 - Annelida, 9 - Pterioidea, 10 - Trigonioidea, 11 - Veneroidea, 12 - прочие Bivalvia, 13 - Archaeogastropoda, 14 - Mesogastropoda, 15 - прочие Gastropoda, 16 - Ammonoidea, 17 - прочие «Ectocochlia», 18 - Coleoidea, 19 - Podocopida, 20 - прочие Ostracoda, 21 - прочие Arthropoda, 22 - Bryozoa, 23 - Rhynchonellida, 24 - Terebratulida, 25 - прочие Brachiopoda, 26 - «Pelmatozoa», 27 - Echinoidea, 28 - прочие «Eleutherozoa», 29 - Chondrichthyes, 30 - Osteichthyes, 31 - Reptilia

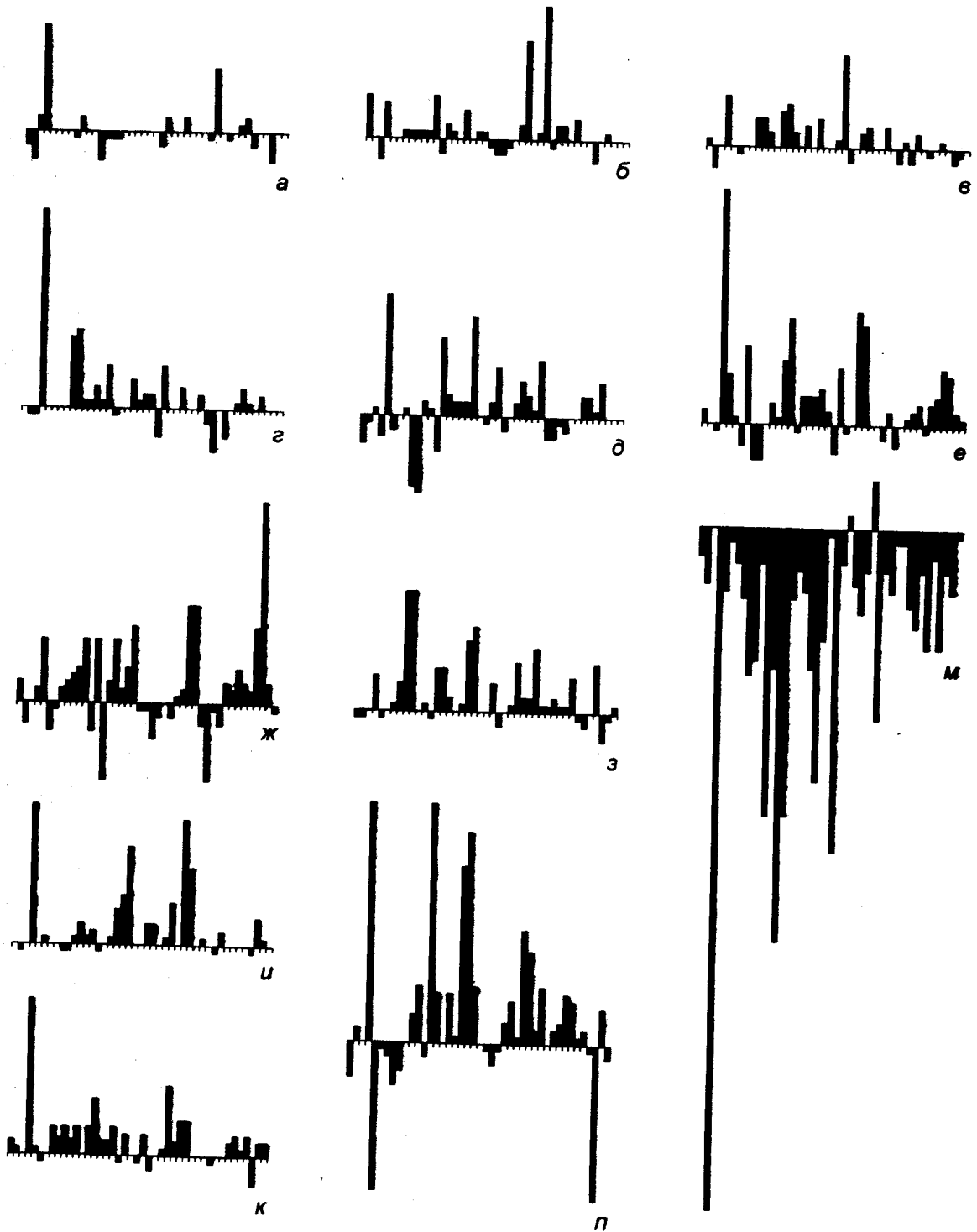


Рис. 21. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в мелу; а - берриас, б - валанжин, в - готерив, г - баррем, д - апт, е - альб, ж - сеноман, з - турон, и - коньяк, к - сантон, л - кампан, м - маастрихт. Основные группы слева направо: 1 - Spumellaria, 2 - Nassellaria, 3 - Ciliata, 4 - Foraminifera, 5 - Lithistida, 6 - прочие Demospongia, 7 - Calcarea, 8 - Hexactinellida, 9 - Scleractinia, 10 - прочие Coelenterata, 11 - Annelida, 12 - Pterioidea, 13 - Trigonioida, 14 - Veneroidea, 15 - Hippuritoida, 16 - Pholadomyoidea, 17 - прочие Bivalvia, 18 - Cephalaspidea, 19 - Mesogastropoda, 20 - Neogastropoda, 21 - прочие Gastropoda, 22 - Nautilida, 23 - Ammonoidea, 24 - Coleoidea, 25 - прочие Mollusca, 26 - Malacostraca, 27 - Ostracoda, 28 - прочие Arthropoda, 29 - Cheilostomata, 30 - прочие Bryozoa, 31 - Rhynchonellida, 32 - Terebratulida, 33 - прочие Brachiopoda, 34 - «Pelmatozoa», 35 - Cassiduloida, 36 - Holasteroidea, 37 - Spatangoida, 38 - прочие Echinoidea, 39 - прочие «Eleutherozoa», 40 - Chondrichthyes, 41 - Osteichthyes, 42 - Reptilia, 43 - Aves

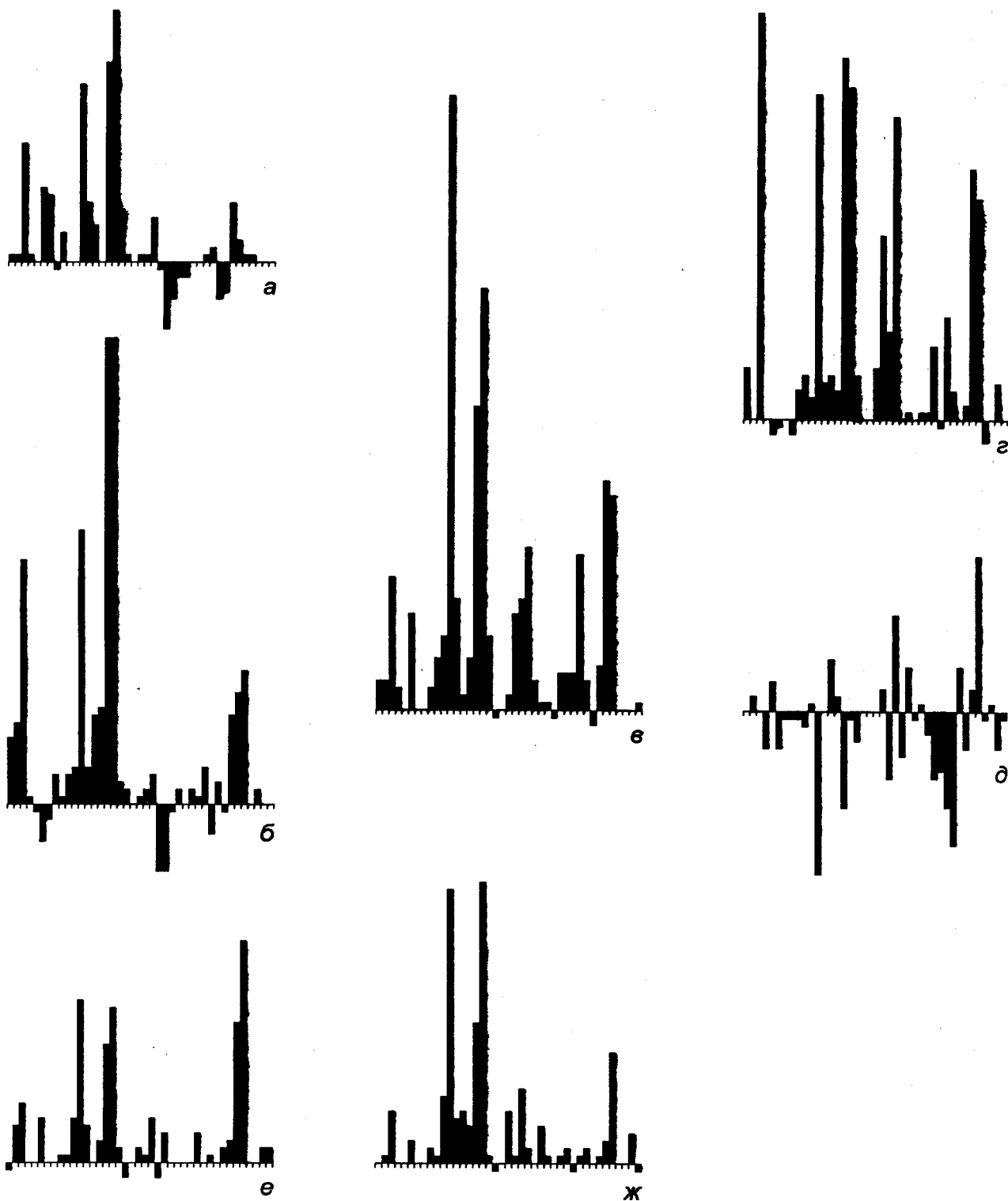


Рис. 22. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в палеогене: а - даний, б - палеоцен, в - ипр, г - лютец, д - бартон и приабон, е - рюпель, ж - хатг. Основные группы слева направо: 1 - Spumellaria, 2 - Nassellaria, 3 - Foraminifera, 4 - прочие Protozoa, 5 - Porifera, 6 - Scleractinia, 7 - прочие Coelenterata, 8 - Annelida, 9 - Nuculoida, 10 - Arcoida, 11 - Pterioida, 12 - Veneroida, 13 - прочие Bivalvia, 14 - Archaeogastropoda, 15 - Heterostrophia, 16 - Mesogastropoda, 17 - Neogastropoda, 18 - прочие Gastropoda, 19 - Cephalopoda, 20 - прочие Mollusca, 21 - Cirripedia, 22 - Malacostraca, 23 - Ostracoda, 24 - Cheilostomata, 25 - прочие Bryozoa, 26 - Terebratulida, 27 - прочие Brachiopoda, 28 - «Pelmatozoa», 29 - Temnopleuroida, 30 - Clypeasteroida, 31 - Cassiduloida, 32 - Spatangoida, 33 - прочие Echinoidea, 34 - прочие «Eleutherozoa», 35 - Chondrichthyes, 36 - Perciformes, 37 - прочие Osteichthyes, 38 - Reptilia, 39 - Aves, 40 - Cetacea, 41 - прочие Mammalia

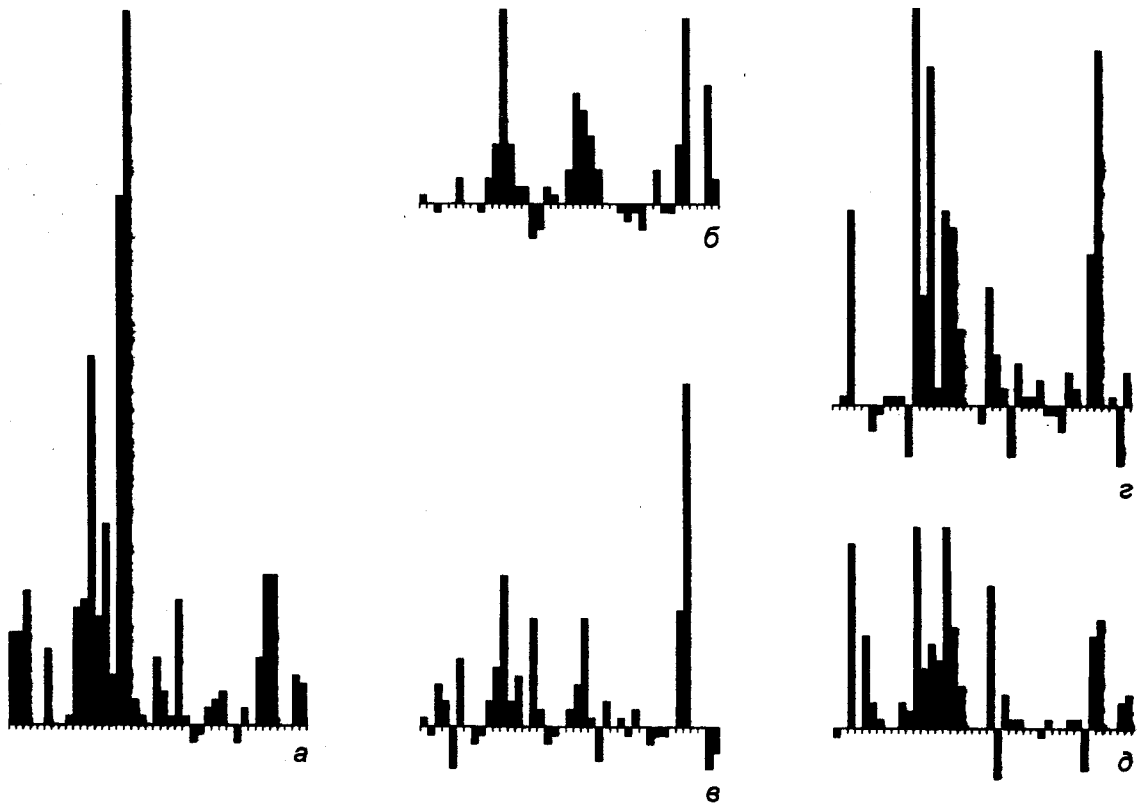


Рис. 23. Приращения числа родов в основных крупных группах морских животных в неогене и антропогене; а-в - миоцен: а - ранний, б - средний, в - поздний, г - плиоцен, д - антропоген. Основные группы как на рис. 22

дает возможности легко выявить какие-либо группы, ведущие себя особым образом вне общей тенденции. Это указывает на отсутствие или слабое проявление различий групп по их реакции на общий рост или уменьшение разнообразия, то есть разделение фонового и "массовых" вымираний по их таксономической селективности на диаграммах не выражено.

Диаграммы приращений позволяют положительно ответить на вопрос об обоснованности суммирования данных по морфологически удаленным группам организмов на одном графике. Коллективность изменений разнообразия обеспечивает адекватность качественных характеристик суммарного графика - уже упоминавшихся выше интервалов монотонности и экстремумов. График действительно отображает общие изменения разнообразия, а не разрозненные выбросы в отдельных группах. Однако примеры археоциат и криноидей показывают, что отсутствие таких случаев не гарантировано, и контроль с помощью диаграмм всегда желателен, хотя не всегда возможен. Так, коллективное поведение не удалось убедительно выявить для семейств неморских водных животных (Дмитриев и др., 1995, см. ниже главу о неморской водной биоте) из-за малого числа основных групп.

Диаграммы, как и приведенные выше графики, показывают поведение реально изученного разнообразия организмов, но, в отличие от графиков, они позволяют обосновать экстраполяцию за его пределы. Коллективность изменений в известной части разнообразия свидетельствует о сходных изменениях и в недоступной для изучения его части, то есть кривая числа таксонов может качественно характеризовать изменения всего существовавшего в прошлом разнообразия морских животных (но см. раздел «Полное разнообразие»). Отсюда же следует объяснение устойчивости общей формы кривых разнообразия в процессе изучения. Устойчивость кривых на разных стадиях исследования палеонтологического материала сама по себе также позволяет предсказать результаты последующего изучения, но в этом случае может быть дан только осторожный прогноз для той же совокупности групп ископаемых организмов.

С позиций первой интерпретации кривых разнообразия для числа таксонов они основаны, как обсуждено выше, на предположении о среднем морфологическом объеме таксона определенного ранга как общей единице разнообразия для всех суммированных групп, что противоречит обычным интуитив-

ным представлениям систематиков. Вопрос принципиален, так как график для одной крупной группы также суммирует данные о весьма различных составляющих группу таксонах. Средний объем таксонов может оказаться средним некоторого полимодального распределения с очень большой дисперсией, суммирование в таком случае приводит к неявному введению неизвестных весовых коэффициентов. При постепенной смене основных доминирующих групп возможен тренд среднего объема таксонов, искажающий общую форму кривой числа таксонов по сравнению с действительной картиной изменений морфологического разнообразия в геологическом прошлом. Еще более неудобны резкие изменения основного группового состава.

Применительно к диаграммам приращений эти соображения означают, что при переходе к мере разнообразия величина приращений для разных групп может непредсказуемым образом измениться, хотя вряд ли можно опасаться серьезных изменений картины в целом. Все же желательно, чтобы подобные предположения получали эмпирическое подтверждение.

Интерпретация кривых разнообразия с помощью диаграмм приращений чисто качественная. Она не дает обоснования применению количественных показателей диверсификации. В этом отношении первая интерпретация является более перспективной (как видно на примере по морским животным, иллюстрирующем, в частности, необходимость изучения скоростей), и в следующих разделах развивается количественный подход к анализу изменений разнообразия. Вторая интерпретация, кроме того, обнаруживает нежелательную зависимость обоснования кривых разнообразия от особенностей изучаемого процесса. Если коллективность изменений отсутствует или не продемонстрирована, смысл суммарной кривой становится неопределенным.

Меры морфологического разнообразия и объем таксонов

Обе интерпретации кривых выявляют многочисленные проблемы, возникающие при использовании таксона как единицы морфологического разнообразия. Без посредничества таксонов обойтись не удастся, но его цена кажется слишком высокой. В перспективе можно ожидать перехода к применению мер морфологического разнообразия.

Наблюдаемый носитель разнообразия - не таксон, а экземпляр со свойствами ему изученными элементарными признаками. Определяющими для оценки разнообразия являются различия между экземплярами; их морфологическая сложность не име-

ет значения. В пространстве признаков реально наблюдаемое (актуальное) морфологическое разнообразие отображается множеством точек, в котором точке соответствует экземпляр или группа экземпляров с общей характеристикой, как это обычно бывает в палеонтологических описаниях. Непрерывная изменчивость признака в группе однородных по остальным признакам экземпляров разбивается на классовые интервалы, и группа отображается несколькими точками. Материал, представляющий исходные сведения в подходящей форме, частично накоплен в смежной области - в результате подготовки данных для обработки методами нумерической (фенетической) таксономии (для оценки разнообразия может потребоваться некоторая детализация). Это создает предпосылки для применения мер морфологического разнообразия. (В последние годы фенетическая таксономия в значительной мере уступила место кладистским методам и накопление данных сильно замедлилось или даже прекратилось).

Мерой морфологического разнообразия может служить сумма всех таксономических расстояний между точками (в математике - мера Лебега). Простейшее таксономическое расстояние - квадрат евклидова расстояния. Когда в матрице признаков используются только 0 и 1, оно равно числу признаков, различающих соответствующие экземпляры или группы экземпляров. Для k экземпляров (групп экземпляров) простейшая мера морфологического разнообразия - сумма чисел различающихся признаков для $k(k-1)/2$ попарных сравнений экземпляров (групп). Если k - число всех экземпляров (групп), известных в составе таксона, то мера разнообразия равна морфологическому объему таксона. В литературе по фенетической таксономии (Sneath, Sokal, 1973; Quicke, 1996) обсуждаются различные коэффициенты сходства и связанные с ними таксономические расстояния. Все они могут быть применены для измерения морфологического разнообразия (многие коэффициенты эквивалентны друг другу - Песенко, 1982). Возможно использование мер, учитывающих морфологическую сложность, так как при большом числе признаков более вероятно обнаружение различий и появление новых точек с соответствующим увеличением объема таксонов. В общем виде идея об использовании мер в пространстве признаков высказывалась и ранее, но не нашла применения из-за сложностей практической реализации (Foote, 1993).

При использовании меры морфологического разнообразия величины в основном равенстве (1) приобретают следующий смысл: $N^+(t)$ - мера множества точек, соответствующих экземплярам (группам экземпляров), найденным в отложениях с возрастом древнее t ; $N(t)$ - мера множества точек, соответству-

ющих последним (наиболее молодым) находкам экземпляров, отличия которых от каких-либо более древних не удастся выявить и находки которых древнее t ; $N(t)$ - мгновенное разнообразие в момент t , выраженное в единицах используемой меры.

Необходимость рассматривать во времени группы экземпляров, внутри которых они принимаются неотличимыми, означает использование классификации видового и внутривидового уровня. Внутривидовые группировки, как правило, не будут выходить за пределы одного века, больший интерес они могут представлять в сравнительно редких случаях очень полно изученных региональных последовательностей. Во многих описаниях (возможно в большинстве) виды характеризуются в целом. Тогда можно зафиксировать лишь первые и последние находки представителей вида, который в таком случае оказывается элементарной единицей анализа с мерой 0. Это не означает какой-либо фундаментальной роли вида (в контексте обсуждаемой проблематики) и зависит лишь от обилия коллекционного материала и глубины его изучения.

Полного исключения таксонов в описываемом способе измерения не происходит, но их роль становится иной. Мера разнообразия может быть применена и к очень дробным внутривидовым единицам, ограничение уровнем вида предлагается здесь только из сугубо практических соображений. Единицей измерения становится не таксон, а некоторое различие между теми или иными группами экземпляров, в частности, видами. Измеряется различие между комбинациями признаков, и основой работы становится признак. Признаки в процессе изучения более консервативны, чем таксоны. Привлечение нового признака в результате усовершенствования морфологических знаний - более редкое событие, чем изменение в системе. Число признаков многократно меньше числа таксонов, и в этом смысле они более элементарны, исследование разнообразия в целом переходит на следующий, теперь уже предельный уровень детальности. Признак в данном случае рассматривается как элементарная единица имеющихся знаний, а мера морфологического разнообразия как количественное описание знаний. Число таксонов также описывает накопленные знания, но в этом случае единица не элементарна. Морфологическая природа видов в палеонтологии определяет принципиальную обоснованность применения меры морфологического разнообразия.

Другой аспект использования системы связан с аддитивностью меры. Объем таксона высокого ранга, вычисленный без учета его разделения на подчиненные таксоны, больше суммы объемов подчиненных таксонов, так как в первом случае суммируются все таксономические расстояния, а во втором толь-

ко внутри подчиненных таксонов. Полная мера морфологического разнообразия всей совокупности сильно удаленных таксонов будет включать сравнения, которые не учитываются в обычной работе систематиков. Чтобы получаемая картина более или менее удовлетворительно описывала результаты повседневной практики, следует отсечь неиспользуемые сравнения. Подходящей мерой во многих случаях, возможно, будет сумма объемов семейств (иногда надсемейств или отрядов). При ограничении детальности анализа уровнем видов основой для работы становится матрица таксономических расстояний видов в пределах семейства, то есть обычный рабочий материал фенетической таксономии. Для полного исследования крупной группы требуется однотипное кодирование признаков и использование единого показателя сходства для всех семейств. Отличие от работы систематика заключается, кроме отсутствия таксономической процедуры (в связи с другими целями исследования) и использования элементов уже имеющейся системы, в необходимости отслеживать величины $N^+(t)$ и $N^-(t)$, тогда как при построении системы временной аспект отсутствует.

Приведенное выше новое определение $N^+(t)$, $N^-(t)$ позволяет уточнить первую интерпретацию кривых разнообразия. Графики $N^+(t)$, $N^-(t)$ для таксонов отображают накопленное число событий появления и вымирания, тогда как график $N(t)$, по этой интерпретации, - изменения морфологического разнообразия. Согласование одного с другим на уровне таксонов возможно только через константный средний объем таксона, что представляется слишком огрубленным, поскольку этот же средний объем придется приписывать таксонам в моменты их появления или вымирания. Переход к мере устраняет это осложнение.

Применение меры морфологического разнообразия к изучению общей картины диверсификации ископаемых организмов возможно после предварительной подготовки обширного палеонтологического материала.

До того на основе меры и в связи с ней могут исследоваться некоторые частные вопросы. Так, перспективным направлением может быть статистика матриц признаков и сходства и объемов таксонов. В частности, представляет интерес распределение таксономических расстояний, которое часто соответствует распределению числа различающихся признаков (если таксономическое расстояние учитывает только число совпадающих и различающихся признаков без отдельного учета совпадений отсутствия признака). В западной палеонтологической литературе в последние годы морфологическое разнообразие иногда сравнивается с помощью суммы дисперсий признаков (Foote, 1993). При одном и том же

наборе признаков (чаще всего в близкородственных группах или одной группе на разных временных срезах) и постоянном коэффициенте вариации матрицы признаков сумма пропорциональна среднему квадрату евклидова расстояния, то есть (при кодировании признаков 0 и 1) среднему числу различающихся признаков. Для описания морфологического разнообразия, как оно определено здесь, этого недостаточно. Кроме того, в данном случае могут сильно влиять психологические характеристики таксономической процедуры.

Распределение объемов семейств определяется распределением таксономических расстояний и распределением числа видов в семействе. Некоторые методы обработки данных в фенетической систематике включают вычисление среднего таксономического расстояния и, следовательно, объема, так что эти характеристики в ряде случаев могут быть уже известны. Все три распределения отражают не только определенную структуру актуального разнообразия, но и результаты таксономического процесса, давая возможность исследования его с точки зрения особенностей работы систематика. Для двух крупных близких семейств с одним и тем же средним таксономическим расстоянием квадратные корни морфологических объемов примерно пропорциональны числу видов, то есть обиходному в систематике неформальному объему таксона.

При большом k число возможных попарных сравнений растет примерно как $k^2/2$. Вследствие этого создание системы или таксономическая ревизия крупной группы могут быть чрезмерно трудоемкими. Естественным путем сокращения числа осуществляемых сравнений является использование иерархической классификации (Беклемишев, 1994), которая возникает как способ работы при неограниченных возможностях классифицирующих субъектов (практический путь иерархизации через выделение типов позволяет еще более сократить число производимых сравнений; в этом состоит таксономическая (не номенклатурная) роль типов). Эти замечания общего характера имеют отношение к уравнению (3) из раздела о разнообразии морских животных. Используя соотношение для числа сравнений Z_i

$$Z_i = g_i N_i^2 / 2, \quad (8)$$

где g_i - доля осуществляемых (точнее, небессмысленных) сравнений, i - ранг таксона, от (3) можно перейти к равенству для числа сравнений Z_i (и далее меры M_i). В данном случае принимается во внимание сокращение числа сравнений, связанное с иерархической классификацией. В пространстве признаков подмножество точек, соответствующих роду, семейству или отряду, заменяется точкой в центре подмножества. Мера уменьшенного множества точек

$$M_i = h_i Z_i,$$

где h_i - среднее таксономическое расстояние, учитывающее признаки, используемые для сравнения таксонов i -го ранга, и игнорирующее признаки, имеющие значение только внутри них. В качестве элементов разнообразия в этом случае рассматриваются таксоны i -го ранга, в отличие от описанного выше способа определения меры, подразумевающего наибольшую детальность анализа.

Подстановка в (3) из (8) дает равенство

$$Z_{i+1} = A_i (B + \ln Z_i)^2, \quad (9)$$

где $A_i = g_{i+1} A^2 / 2^{2i+1}$, $B = \ln 2 - \ln g_i$, то есть зависимость того же вида с дополнительным множителем при Z_i . При стабильных h_i , h_{i+1} величины Z_i , Z_{i+1} могут быть заменены на M_i , M_{i+1} .

В отсутствие теоретического обоснования зависимости (3) сближение ее с (9) является формально-спекулятивным. Тем не менее, удовлетворительная аппроксимация по (3) позволяет предположить примерное постоянство величин g_i , g_{i+1} для всего фанерозоя (кроме интервалов существенного различия фактических и вычисленных величин), то есть однотипную структуру системы в аспекте доли возможных сравнений. Этот вывод не должен измениться при уточнении зависимости (3). Более точного соответствия кривых, фактической и вычисленной по уравнению регрессии, можно искать, эмпирически изучая величины g_i , определяющиеся главным образом статистическим распределением таксонов $i+1$ -го ранга по числу составляющих их таксонов i -го ранга. В кембрии и тремадоке несоответствие кривых наиболее выражено, и для этого же времени актуальное разнообразие вполне очевидно отличается своеобразными изменениями величин g_i , g_{i+1} (рис. 14).

Дифференцирование (3) приводит к равенству

$$N_i \ln N_i dN_{i+1} = r N_{i+1} dN_i,$$

выявляющему роль отношения N_i/N_{i+1} - мгновенного среднего числа таксонов i -го ранга в составе таксонов $i+1$ -го ранга, то есть важнейшей характеристики того же распределения. При сохраняющемся отношении N_i/N_{i+1} число таксонов $i+1$ -го ранга меняется как интегральный логарифм числа таксонов i -го ранга. Рассмотрение связи между мерами и числом таксонов разного ранга в геологической истории должно быть предметом отдельного исследования. В частности, интересны общие черты изменения числа видов и меры морфологического разнообразия, которые следуют из известных изменений числа родов. Они могут быть предсказаны на основе уравнения (3), если оценить параметры по нескольким точкам в разных частях фанерозоя. Современные представления о фанерозойской диверсификации на уровне видов весьма противоречивы (Mosbrugger, 1992; Sepkoski, 1993b).

На основе объема таксонов можно получить ма-

териал к вопросу об описанном Д. Раупом (Raup, 1979a) "вытягивании к современности" ("Pull of Recent"). Высокая по сравнению с ископаемым материалом изученность современных фауны и флоры приводит к обнаружению ископаемых представителей современных таксонов в тех случаях, когда без знания современных представителей они скорее всего были бы включены в состав каких-либо других таксонов. Наряду с несомненным ростом разнообразия многих крупных таксонов, в фаунистических списках мезозоя и особенно кайнозоя могут присутствовать слабо обособленные, небольшие, существующие ныне группы. В результате общее увеличение числа таксонов в мезозое и кайнозое, неуклонно наблюдающееся в подавляющем большинстве крупных групп, не обязательно отражает соответствующее увеличение морфологического разнообразия.

Свой вклад в мезокайнозойский рост вносят также реликтовые современные группы, их роль предлагал учитывать В.В. Жерихин (1978), который при анализе меловых семейств насекомых использовал представление о "практически вымерших" семействах. Сходным образом влияют редкие находки ископаемых представителей в целом плохо сохраняющихся групп, представленных в современной биоте (Raup, 1979a). Другой фактор - большая доступность более молодых отложений для изучения - имеет преимущественное отношение к проблеме полноты палеонтологических данных, которая рассматривается ниже. Без применения меры выяснение действительного значения "вытягивания к современности" возможно, если специально создать систему только ископаемых организмов, полностью игнорируя современных, но трудно ожидать, что такая работа будет выполнена. На основе меры морфологического разнообразия решение этого вопроса, хотя бы частичное, может быть очень простым. Достаточно сравнить средний объем семейств и родов в некоторых крупных группах, например, в триасе и неогене.

Другое направление в использовании меры морфологического разнообразия, которое может представлять большой интерес, - изучение скоростей морфологической эволюции. Эта область исследований ограничивается преимущественно исследованием скорости изменений отдельных или взаимосвязанных признаков. В последние годы все чаще применяется многомерный анализ (Fenster *et al.*, 1991), но во всех случаях изучаются небольшие филогенетические последовательности. Мера морфологического разнообразия дает способ количественно описывать изменения всего комплекса признаков в любых крупных группах организмов и их совокупностях. Кажется перспективным использование мер, учитывающих морфологическую сложность групп (Schopf *et al.*, 1975).

Мера морфологического разнообразия и морфологический объем таксонов зависят от состояния морфологических знаний. При вводе в употребление новых, ранее не использовавшихся признаков увеличивается число столбцов матрицы признаков. Реже, когда некоторые признаки оказываются артефактами, оно может уменьшаться. При уточнении морфологии экземпляров меняются отдельные компоненты в строке. Число строк увеличивается при разделении группы экземпляров и уменьшается при объединении. Все изменения матрицы признаков могут влиять на меру. При постоянно продолжающемся изучении групп влияние этого фактора на кривые разнообразия невелико, если мера изменяется сходным образом в разных возрастных интервалах. Представляет интерес изучение меры в историческом аспекте, в ходе морфологических и таксономических исследований крупных групп. Это дало бы возможность оценить влияние морфологических знаний на изучение процессов диверсификации и одновременно исследовать некоторые особенности таксономических решений.

Неоднородность методов выделения скелетных остатков и их изучения (традиционное и химическое препарирование, световая и электронная оптика и т. д.), неполная сохранность остатков и их неполная изученность могут вносить значительную неопределенность, так как некоторым компонентам матрицы признаков не удастся приписать определенное значение. Это может затруднить или даже сделать невозможным применение меры разнообразия к организмам, известным преимущественно по неполным остаткам, таким как наземные тетраподы, насекомые или растения. То же относится к разным стадиям онтогенеза, например, водных насекомых. В подобных случаях возможно применение меры для гомологичных структур и одинаковых стадий. Если в матрице признаков пробелов немного, неизвестным признакам может присваиваться значение от 0 до 1 в зависимости от частоты признака и корреляции его с другими признаками. В других случаях можно сократить число столбцов, огрубляя морфологическую характеристику до типичной для группы детальности. Применительно к изучению диверсификации организмов уточнение и детализация морфологических знаний имеют своим следствием повышение точности оценок изменений разнообразия.

Погрешности и отношения

Кривая числа таксонов всегда точно описывает изменения этой величины в одном из возможных вариантов системы и стратиграфической корреляции. Это не гарантирует, что она, кроме того, отражает действительные изменения разнообразия.

Прежде всего, кривая показывает изменения реально изученного (или актуального) разнообразия, которое не совпадает с разнообразием, потенциально доступным для коллекционирования и последующего изучения. В свою очередь, потенциальное разнообразие меньше полного разнообразия, существовавшего в геологическом прошлом. Вопросы, относящиеся к этой области исследований, разработаны недостаточно. Обычно ограничиваются непосредственным анализом графиков, как и было сделано выше в разделе о морских животных. В данном разделе погрешности и отношения рассматриваются на примере числа таксонов, но все выводы в той же степени относятся и к мере морфологического разнообразия.

Ситуация в целом описывается отношениями

$$\delta_t = X/X^*,$$

где X обозначает одну из установленных по имеющимся данным величин ΔN^+ , ΔN^- или N_t - полное число таксонов из интервала продолжительностью τ ; X^* - та же величина при полной изученности существовавшего разнообразия, нижний индекс означает, что данная величина характеризует временной интервал τ . От δ_t следует отличать δ_{ij} , которая описывает только отношение N_i/N_j^* мгновенных разнообразий в момент t . При сопоставлении разных временных срезов t_1, t_2, \dots изменения N_t верно отображают изменения N_t^* , если $\delta_{ij} = \delta_{ij}$, то есть изученность одинакова (i, j - номера границ). Для временных интервалов τ_1, τ_2, \dots условие $\delta_{ij} = \delta_{ij}$ недостаточно, о чем будет сказано ниже.

В условиях, когда неизвестна, возможно велика и неодинакова неизученная часть существовавшего разнообразия и, кроме того, вследствие несовершенства временной шкалы затруднено использование скоростей, кажется естественной популярности такого показателя, как доля (процент) вымерших таксонов. Повышение доли интерпретируется как признак более интенсивного вымирания, вплоть до массовых вымираний (Raup, Sepkoski, 1984; Sepkoski, Koch, 1996), которым ставятся в соответствие максимумы соответствующей кривой (Sepkoski, 1996). Предполагается, что доля вымерших (и появившихся) таксонов правильно характеризует именно тот временной интервал, для которого подсчитана, но это не так или не всегда так.

Доля вымерших таксонов $R = \Delta N^- / (N_0 + \Delta N^+)$ увеличивается не только с возрастанием числа вымерших таксонов, но и с уменьшением числа N_0 общих таксонов со смежным более древним веком и числа появившихся таксонов. Поэтому при постепенно снижающемся разнообразии, как в среднем девоне и франском веке, доля вымерших таксонов может закономерно возрастать даже при незначительном росте числа вымерших таксонов. Изменения родов

морских животных в этом хронологическом интервале характеризуются следующими числами.

	ΔN^+	ΔN^-	N_0	$N_0 + \Delta N^+$	R, %
Эйфель	607	688	1256	1863	37
Живет	479	704	1175	1654	43
Фран	488	735	950	1438	51

В живете доля вымерших родов возрастает на 7% по сравнению с эйфелем, во франском веке еще на 8%, в обоих случаях на 19% по отношению к своему предыдущему значению. В то же время число вымерших родов растет соответственно только на 2 и 4%. Основной вклад в рост доли вымерших родов в живете и фране вносит уменьшение знаменателя $N_0 + \Delta N^+$. Здесь ясно видна зависимость изменения доли от предыдущей истории, то есть она не может служить специфической характеристикой данного хронологического интервала (в связи с наличием в знаменателе слагаемого N_0). Более удачна в этом отношении величина $\Delta N^- / \Delta N^+$, основная для обсуждавшихся выше графиков $N(N^+)$.

Более того, зависимость изменений доли вымерших таксонов от окружения изучаемого века и других факторов - продолжительности веков и неравномерной изученности фаун при возможных колебаниях скоростей появления и вымирания, может приводить к противоречивым результатам. Так, максимум доли вымерших родов устанавливается в среднем миоцене (Sepkoski, 1996). По абсолютной величине (8,9%) он невелик, но на графике, приведенном Сепкоски, ясно обособляется. Согласно подсчетам по его списку родов, доля закономерно растет в два раза от позднего олигоцена и затем также закономерно снижается в 5 раз к плейстоцену. Однако на графиках числа родов (рис. 6, в, 9) и диаграммах приращений (рис. 23, в, е) нет снижения разнообразия, но есть стабильный рост, замедляющийся по сравнению с ранним миоценом и не отличающийся от позднего миоценового. Скорость роста составляет 29,9 рода/млн. лет и в среднем и в позднем миоцене (здесь временная шкала не вызывает особых опасений), отношение $\Delta N^- / \Delta N^+$ равно 0,74 в среднем и 0,72 в позднем миоцене. Имеется явное противоречие: кривые не показывают среднемиоценового снижения разнообразия, но максимум доли вымерших родов обычно интерпретируется как индикатор существенного вымирания.

Можно проиллюстрировать один из возможных случаев возникновения ложного максимума доли вымерших таксонов с помощью простого числового примера. Пусть на нижней границе некоторого

временного интервала имеется 100 таксонов и происходит линейный рост разнообразия в течение трех веков с продолжительностями 5, 13 и 4 при постоянных скоростях: появления - 12, вымирания - 10. Процент вымерших таксонов составит последовательно 31, 49 и 22. Максимум доли получен в результате простого подбора подходящих продолжительностей. Согласно обычной трактовке в среднем веке - массовое вымирание.

Здесь нет прямой аналогии со среднемиоценовым максимумом, так как продолжительности трех частей миоцена соотносятся иначе (7.1, 5.4 и 5.9 млн. лет), а снижение доли вымерших родов от среднего миоцена к позднему (0.2%) незначимо. Пример показывает возможное влияние продолжительностей и необходимость учитывать его. Доля вымерших (и появившихся) таксонов имеет полностью определенный смысл, если только все вымершие в течение века таксоны вымерли одновременно (и все появившиеся возникли также одновременно), то есть не существует фонового вымирания (появления). Такая модель процесса свойственна раннему катастрофизму. Возврат к ней казался оправданным для вымираний после публикаций Д. Раупа и Дж. Сепкоски (Raup, Sepkoski, 1984; Raup, 1986), в которых сообщалось об отсутствии корреляции числа вымерших семейств и продолжительности веков. Характер кривых на рис. 8 и их обсуждение в разделе о морских животных явно противоречат этому результату. А.С. Алексеев (1989а,б) рассмотрел материал по морским родам и семействам с кампана по среднему эоцен и пришел к выводу о достоверной корреляции числа вымерших таксонов с продолжительностями веков. То же подтверждается при подсчете по списку родов Сепкоски.

Коэффициенты корреляции подсчитывались по векам в отдельности для каждого из указывавшихся выше, при описании графиков для морских животных, продолжительных временных интервалов. За исключением вымирания в ариениг-турнейском интервале, в котором продолжительность слишком многих веков определяется делением длительности крупных хронологических единиц на число составляющих их веков, везде получены невысокие, но значимые коэффициенты. Они следующие (в скобках - коэффициент для числа появившихся родов; знаком ! помечена значимость корреляции больше 0.99): ариениг - турне 0.1 (0.5), визе - ленерд 0.70 (0.75), анизий - альб 0.57 ! (0.59 !), даний - ныне 0.63 (0.77 !), фанерозой в целом 0.35 ! (0.31 !). Поскольку понятие о скорости вымирания (появления) и фоновой (средней) скорости не является бессмысленным, истолкование долей вымирания и появления (как и числа появившихся и вымерших таксонов) возможно при условии, что продолжительности веков изве-

стны с достаточной точностью (в частности, все равны, либо меняются по известному закону), но это условие не соблюдается.

Другой случай возникновения ложных максимумов доли вымерших таксонов может быть связан с неравномерной изученностью. Его также можно пояснить с помощью числового примера. Пример нарочито утрирован и характеризует предельный случай. Пусть сохранялось постоянное число таксонов, равное 50, на протяжении трех одинаковых временных интервалов, равных 10. Скорости появления и вымирания равны 1, число появившихся и вымерших таксонов - по 10, доли вымерших таксонов во всех трех интервалах - 16.7%. Для простоты предполагается отсутствие таксонов и появившихся, и вымерших в течение одного временного интервала. Допустим изученность ранней и поздней фауны 100%, а среднему интервалу соответствует hiatus в хронологической шкале, то есть изученность равна 0. В этих условиях хронологическая шкала включает два века, причем вымирание всех вымерших в пропущенном интервале таксонов оказывается приписанным первому веку, а появление - второму. Тогда доля вымерших таксонов в первом веке - 33.3%, во втором - 14.3%, а на кривой разнообразия появится ложный минимум на их границе. Если несколько смягчить условия примера и полагать изученность фауны среднего интервала 50%, доли теперь уже в трех веках составят последовательно 25, 10 и 16.6%, ложный минимум разнообразия также присутствует.

Таким образом, доля вымерших (и появившихся) таксонов, используемая как средство преодоления неопределенности, возникающей вследствие неравномерной изученности фауны, оказывается сильно зависящей от этой же неравномерности, как и минимумы кривой разнообразия. Пример показывает также аналогию между сниженной палеонтологической изученностью и hiatusом в хронологической шкале - таков же будет результат полного отсутствия палеонтологической характеристики в некотором стратиграфическом интервале. Различие состоит в том, что сниженная палеонтологическая изученность есть погрешность собственно палеонтологических данных, которая может быть уменьшена при получении и изучении дополнительных коллекций, тогда как для устранения hiatusа в хронологической шкале необходим комплекс стратиграфических исследований.

Искажения, зависящие от стратиграфических ошибок, частично сходны с погрешностями палеонтологической изученности. В результате неверных датировок отложений часть разнообразия переносится из одного века в другой. В нем δ может стать больше 1 для любого компонента X. Вследствие неравномерной палеонтологической изученности то же

может произойти с величиной ΔN^- при "оттеснении" вымершего разнообразия из хуже изученного века в более древние и ΔN^+ - появившегося разнообразия, - в более молодые, но $\delta_i < 1$ для N_i во всех случаях, ΔN^+ в недостаточно изученном и предшествующих ему веках, ΔN^- в недостаточно изученном и последующих веках; δ_i может быть различна у компонент X. Искажениям (в обоих случаях - при стратиграфических ошибках и неодинаковой изученности) подвергаются также доли появившихся и вымерших таксонов и отношение $\Delta N^-/\Delta N^+$, кроме того, возможно возникновение ложных минимумов разнообразия.

В современной общей шкале, как можно надеяться, не должно быть слишком грубых неточностей, но обобщение палеонтологических данных всегда основано на некоторой таблице стратиграфической корреляции, где идеальным изохронным границам веков ставятся в соответствие определенные уровни в регионах и конкретных разрезах. Обоснованность положения границ в разных случаях весьма отличается, часто оно очень неопределенно. Множественность корреляционных таблиц и непрерывные стратиграфические дискуссии не оставляют сомнений в неизбежности неверных датировок. Особенно часты они должны быть в пограничных частях стратонов. Возможна взаимная компенсация возникающих при этом искажений, но она не обязательно будет полной.

Хотя на изучение эволюции разнообразия влияет стратиграфическая изученность, этот аспект находится за пределами собственно палеонтологии в отличие от палеонтологической изученности. Поскольку искажения, связанные со стратиграфическими неточностями, всегда выражаются в неверных датировках первых и последних находок, они могут быть минимизированы при аккуратном датировании в списках исходного материала. При компиляции данных о распространении таксонов желательно избегать прямого заимствования датировок из литературы без выяснения их положения в принятой для компиляции шкале.

Не следует стремиться к точной хронологической локализации находок в сомнительных случаях, лучше указывать наименьший несомненный интервал, к которому находка относится. Тогда при обработке исходных данных такие датировки могут быть распределены по более дробным хронологическим интервалам, как указано выше (см. начало раздела "Примеры"), причем сам характер материала определяет возможную в данном исследовании детальность хронологической шкалы (некоторые интервалы приходится объединять). Оценка величины искажений, зависящих от состояния стратиграфии, может быть осуществлена, по-видимому, только при сравнительном изучении картин эволюции разнообразия,

получаемых на основе альтернативных стратиграфических корреляций.

В отличие от доли вымерших и появившихся таксонов, отношение $\Delta N^-/\Delta N^+$ теоретически, для идеального случая высокой равномерной изученности, может рассматриваться как более адекватная характеристика века и будет достоверным и достаточно точным при обычных для веков величинах в несколько сот вымираний и появлений родов морских животных. При росте числа родов в ходе дальнейшего изучения существенных изменений $\Delta N^-/\Delta N^+$ в этом случае не должно происходить. По своему содержанию отношение идентично предложенному ранее В.В. Жерихиным (1978) индексу когерентности $(\Delta N^+ - \Delta N^-)/(\Delta N^+ + \Delta N^-)$, но (как и этот индекс - Расницын, 1988) не взвешено по масштабу событий, что затрудняет его изолированное применение. На графике $N(N^+)$ оно определяет угол наклона и хорошо вписывается в общую картину изменений разнообразия. В частности, должны быть очень наглядны эпизоды предполагаемых катастрофических вымираний, так как при чистом вымирании (без появления) соответствующий отрезок графика становится вертикальным.

Статистические свойства отношения $\Delta N^-/\Delta N^+$ (и других) отличаются некоторым своеобразием. Совокупность таксонов определенного ранга, известных из отложений того или иного яруса, может составлять весьма значительную часть всего способного захорониться разнообразия древних скелетных организмов (при оценке его числом таксонов этого же ранга), в отличие от обычных выборок статистики, малых по сравнению с генеральной совокупностью. С другой стороны, исходный для подсчетов список уравнивает таксоны, тогда как вероятность их присутствия в списке изначально неодинакова. Кроме того, с позиций меры морфологического разнообразия, список игнорирует дисперсию объема таксонов.

Отношение $\Delta N^-/\Delta N^+$ более однородно по характеру исходного материала, чем доли вымерших или появившихся таксонов, так как использует только фактические находки первых и последних представителей таксонов. В случае доли вымерших (появившихся) таксонов знаменатель включает также все таксоны, существование которых в течение века устанавливается не непосредственно, а по находкам только в более древних и более молодых отложениях (то же относится к удельным скоростям появления и вымираний). В этом отношении число таксонов в веке отличается и от мгновенного разнообразия, отнесенного к границе хронологического интервала. Последнее учитывает только находки представителей таксонов ниже и выше границы.

В реальном исследовании погрешности отношения $\Delta N^-/\Delta N^+$ могут быть значительными в связи с

неравномерной палеонтологической изученностью и ошибками стратиграфической корреляции, вплоть до полной невозможности его применения (не соблюдается условие статистической репрезентативности).

Требование $\delta_{i1} = \delta_{i2}$ для мгновенных разнообразий при переходе к временным интервалам, характеризующим изученностями δ_t , замещается другим условием. Если в нескольких веках существовало без изменений крупное надсемейство с двумя равными семействами, причем в отложениях выше границы с возрастом t встречены только представители одного из них, а ниже нее - другого, то $\delta_t = 0.5$ для обеих фаун, эмпирическая доля вымерших к моменту t 100%, как и появившихся после него, δ_t составит для момента t и ближайших к нему границ 0.5, 0, 0.5, минимум разнообразия также неизбежен. Поэтому должно быть $\delta_{i1} = \delta_{i2}$ не только для всей изучаемой фауны, но и в отдельности для каждого из составляющих ее таксонов при одинаковой изученности каждого из них. Если для всей совокупности групп $\delta_t \ll 1$, это усиленное условие заведомо неосуществимо, а при $\delta_t = 1$ выполняется всегда. Точное условие пригодности данных $\delta_{i1} = \delta_{i2} = \delta_t = 1$, но полная и равномерная по всей хронологической шкале изученность всех групп - слишком суровое требование к палеонтологическому материалу. На практике достаточно, чтобы общая изученность была близка к 1 и не слишком отличалась для смежных границ, то есть менялась медленно (аналогично такому же условию для среднего объема таксонов в первой интерпретации кривых разнообразия). Например, если фауна начала века известна с $\delta_t = 0.85$, а в конце его $\delta_t = 0.88$, то отношение разнообразий на границах века определяется с относительной ошибкой 3.5%. Однако относительная ошибка доли вымерших таксонов может быть неприемлемо велика даже при высокой изученности, если все не обнаруженные в первом из двух веков группы представлены во втором и наоборот (пределный случай).

Пределный случай маловероятен, а абсолютная ошибка доли может быть не очень большой - здесь имеет значение сам подход к этим вопросам. Часто используется оценка погрешности доли вымерших таксонов с помощью стандартного метода, основанного на биномиальном распределении (Sepkoski, Koch, 1996). Считается, что доля вымерших (или появившихся) таксонов в их списке дает статистически обоснованную оценку этой же доли в изучаемом древнем разнообразии. Но при неравномерной изученности обоих типов - по вертикали и между группами - возможна и может быть обычной ситуация, когда δ_t для общего числа таксонов и для числа вымерших (появившихся) таксонов различны. Тогда доля вымерших (появившихся) таксонов характеризует не природное разнообразие, а только сам

список таксонов, который в этом случае не имеет статуса подходящей для исследования выборки. Ошибка доли (как и любых других отношений и коэффициентов) теряет свой смысл, так как фактически изучаемой генеральной совокупностью оказывается список таксонов, а доля - генеральной долей в этой совокупности. Происходит неявная подмена объекта изучения (ниже будет рассмотрен другой похожий случай).

Некоторая корректировка коэффициентов и отношений, включающих общее число таксонов, возможна при учете только таксонов, фактически присутствующих в отложениях того или иного века. Такой подход устраняет неоднородность используемого фаунистического списка со смещением реально найденных и не представленных в каменном материале таксонов и зависящие от нее артефакты, как в случае с долей вымерших таксонов. Точно так же оценка вероятностей появления и вымирания (основной характеристики процесса) будет более адекватной, если для нее используются только фактически найденные таксоны. Однако во всех сводках с датировками только первых и последних находок необходимая информация отсутствует. Кроме того, такое уточнение количественных оценок не устраняет погрешностей, зависящих от неоднородной изученности.

Если $\delta = 1$, список таксонов исчерпывает древнее разнообразие. Тогда основным средством изучения диверсификации будет сама кривая разнообразия как таковая, любые отношения становятся излишними, хотя могут использоваться для дополнительного более наглядного иллюстрирования особенностей процесса. При неполной изученности никакие отношения не свободны от различных искажений, а их интерпретация оказывается неоднозначной.

Кривая разнообразия в целом менее чувствительна к неполной изученности, чем число или доля появившихся и вымерших таксонов. Так, при изученностях δ_t на смежных границах 0.30 и 0.35 относительная погрешность будет 14%, но при этом отсутствует способ определения δ_t и оценка достоверности результатов невозможна. Это может быть сделано только при изученностях, приближающихся к 1 (см. ниже). Все изложенное является конкретизацией применительно к палеонтологическому материалу простого факта: если имеются основания сомневаться в статистической репрезентативности выборки (неоднородная изученность исключает репрезентативность), никакие выборочные показатели неприменимы и исследование может быть основано только на изучении самой генеральной совокупности. Стремление палеонтологов составить как можно более полный список таксонов и делать выводы, обобщая данные по всему списку, свидетельствует именно об оправданном недоверии к выборочным характеристикам.

Часто предполагают, что изученность много меньше 1 для всех групп вместе, непостоянна и различна для разных групп. Тогда первую интерпретацию кривых разнообразия следует признать нереалистичной и ограничиться второй. В этом случае придется отказаться от числовых оценок и использовать только осторожный качественный анализ направленности процесса, не исключая возможности артефактов, порождаемых неравномерной и неполной изученностью.

Использование количественных характеристик подразумевает достаточно высокую изученность. Возможный способ увеличить ее - повышение ранга таксонов. Имеются сомнения в пригодности данных по видам, тогда как роды и семейства признаются подходящими (Шиманский, Соловьев, 1982). Смысл этого мнения очевиден: когда зафиксировано присутствие семейства в некотором возрастном интервале (даже если его представители найдены только в более древних и более молодых отложениях), любое число последующих находок представителей семейства в этом интервале не меняет изученности на уровне семейств. Компьютерное моделирование (Lasker, 1978) показывает, как неполнота изученности на низших таксономических уровнях может быть скомпенсирована при повышении ранга таксонов. Работа с высшими таксонами связана с потерей детальности описания процесса, обсуждавшейся в первой интерпретации кривых разнообразия (регистрация присутствия семейства в нескольких последовательных временных интервалах ничего не говорит об изменениях в них числа родов или видов). Сама первая интерпретация при неполной изученности оказывается, кроме того, неприложимой к конкретному материалу: попытка применить меру разнообразия требует во всяком случае не меньшей изученности, чем работа на уровне видов. (Отсутствие детальных глобальных обобщений по многим группам вместе для видов в течение всего фанерозоя на практике определяется не общими соображениями пригодности данных, а отсутствием подготовленного должным образом материала).

Еще одна возможность улучшить исходные данные - отбор достаточно полно изученных групп и отказ от использования известных лишь фрагментарно. Так поступил Сепкоски (Sepkoski, 1996), приведя кривую доли вымерших родов с исключением "плохо сохранившихся" групп. Этим способом удастся несколько откорректировать получаемые оценки, но полностью устранить погрешности палеонтологической изученности невозможно - тогда пришлось бы аккуратно изъять все неравномерно изученные группы, что влечет за собой противоречивую ситуацию: во-первых, последовательно проведенное изъятие скорее всего приведет к исключению всех групп, и во-вторых, такая процедура предпола-

гает полное знание, которое делает ее ненужной.

Предварительное суждение о пригодности материала по той или иной группе можно получить, рассматривая распределение продолжительностей существования родов (или семейств) в ее составе. Обычное распределение - показательное, обусловленное монофилетичностью родов (семейств) в достаточно изученных группах. А.В. Марков и Е.Б. Наймарк (1994) показали, что объединяемые в "искусственные семейства" случайные группы родов характеризуются (как и должно быть из вероятностных соображений при разрыве связи по происхождению) равномерным распределением продолжительностей существования. Там же было продемонстрировано равномерное распределение продолжительностей существования семейств правильных морских ежей. Как правило, такие случаи будут сопряжены с фрагментарной неравномерной изученностью, препятствующей формированию хорошо обоснованной системы и, равным образом, изучению диверсификации группы. Другой способ отбраковки недостаточно изученных групп упоминается в следующем разделе (см. также Foote, Sepkoski, 1999).

Некоторая компенсация неполноты исходных данных возможна при введении поправок на хиатусы в распространении таксонов. Случаи, когда полное распространение семейства не покрывается установленным распространением составляющих его родов, сравнительно нередки. Хиатусы более часты в окрестностях минимумов разнообразия и характерны преимущественно для фрагментарно изученных групп. Это может приводить к парадоксальному установлению в моменты минимального разнообразия большего числа семейств, чем родов. Для отрядов и входящих в них семейств хиатусы выявляются реже, для семейств и родов, родов и видов - чаще. В таких случаях можно использовать поправку, продолжая до середины хиатуса распространение наиболее молодого рода из встреченных до хиатуса и наиболее древнего из встреченных после хиатуса. Если принимается какая-либо филогенетическая гипотеза, связывающая разделенные хиатусом роды, поправка может быть более сложной и, возможно, более точной. Ниже будет указан более эффективный метод, уменьшающий влияние не вполне верных филогенетических реконструкций.

Адекватность кривой разнообразия (числа таксонов) прямо зависит от δ_1 и косвенно от δ_2 , так как примерное постоянство δ_1 обеспечивается только при высоких изученностях δ_2 . В отличие от кривой разнообразия графики $N^+(t)$, $N^-(t)$ непосредственно зависят от соответствующих δ_2 .

Обобщая изложенное выше, можно дать следующую систематизацию источников погрешностей:

- 1) ошибки стратиграфической корреляции;
- 2) точность временной (радиоизотопной) шкалы;
- 3) измерение разнообразия числом таксонов и точности системы групп;
- 4) неравномерность палеонтологической изученности фаун разного возраста;
- 5) неоднородность изученности разных групп.

Первые две категории погрешностей обусловлены факторами, не относящимися к палеонтологии в узком смысле. Некоторые способы уменьшить влияние погрешностей первой группы были указаны выше. Погрешности временной шкалы являются очень существенными при изучении скоростей и вероятностей появления и вымирания. Сравнения скоростей и вероятностей в одном веке от них не зависят. Графики $N(N^+)$ используют накопленное число появившихся таксонов N^+ в качестве собственного (внутреннего) времени процесса диверсификации. Отсюда следует принципиальная возможность широкого сравнительного изучения скоростей диверсификации и вымирания с использованием N^+ для многих групп вместе в качестве независимой переменной. Перспективы и ограничения этого подхода не вполне ясны.

В разделе о первой интерпретации кривых разнообразия обсуждены недостатки числа таксонов как средства измерения разнообразия. В случае перехода к непосредственному использованию меры морфологического разнообразия погрешности, зависящие от использования числа таксонов и через него, опосредованно - с морфологической изученностью, заместятся погрешностями, прямо связанными с изученностью морфологии групп организмов.

Имеется еще один тип погрешностей, зависящий от системы в ее связи с филогенией. Момент филогенетического вымирания отражается в списке таксонов как вымирание предкового таксона и одновременное появление нового таксона. Число таксонов на границах не изменится, если филогенетическое вымирание произошло в течение века, в противном случае оценка разнообразия на границе, с которой совпало это событие, будет занижена. Число учитываемых появлений и вымираний увеличится, хотя реально вымирания и появления не было. Значение этого фактора зависит от относительной роли филогенетического вымирания и дивергенции и может быть различным в разных крупных группах. Влияние филогенетического вымирания в целом в данной работе предполагается несущественным, так как в подавляющем большинстве известных автору случаев устанавливается одновременное существование предкового и производного от него таксона. Даже в тех нечастых случаях, когда удается детально проследить на популяционном уровне переход одного вида в другой, крайние члены переходной популяции таксономи-

чески иногда относят к разным видам (Левен, 1970), что определяется морфологической природой вида в палеонтологии.

Другой тип искажений имеет преимущественное отношение к истории палеонтологии и стратиграфии и связан со специализацией исследователей на изучении отложений определенного возраста, что в прошлом, сочетаясь с катастрофистскими представлениями о неизбежных крупных изменениях таксономического состава на рубежах единой шкалы, нередко приводило к появлению синонимов (горизонтальная классификация). В последние десятилетия в связи с более узкой таксономической специализацией палеонтологов и особым интересом к границам систем, определившим внимательное изучение пограничных отложений, синонимия по крайней мере надвидовых названий, как можно надеяться, во многом выявлена и устранена.

Погрешности четвертого и пятого типа совместно устраняются при полной изученности. Для их выявления и оценки необходимо выяснение полноты палеонтологических данных. Погрешности пятого типа возникают при неравномерной изученности по вертикали некоторых групп из числа составляющих всю изучаемую совокупность. Они сильно влияют на адекватность системы: при фрагментарной изученности в системе группы могут превалировать случайные объединения неродственных форм.

Актуальное и потенциальное разнообразия

Применительно к количественному изучению полнота палеонтологических данных может обсуждаться в двух аспектах: 1) полнота реально изученного или актуального разнообразия по отношению к потенциально доступному для изучения материалу и 2) соотношение с полным существовавшим в геологическом прошлом разнообразием. Оба вопроса касаются уже не отображения имеющихся знаний (актуальное разнообразие), а их отношения к той реальности, которую эти знания должны описывать. Ниже обсуждаются два подхода к проблеме соотношения актуального и потенциального разнообразий, первый из них назван здесь асимптотическим, второй - экстраполяционным. Асимптотический подход ориентирован на частичное выяснение пригодности имеющихся данных, экстраполяционный преследует более далеко идущие цели улучшения количественных оценок.

Асимптотический метод

Принцип асимптотического метода иллюстрируют несколько парадоксальные графики на рис. 24. По данным таблицы распространения родов гастро-

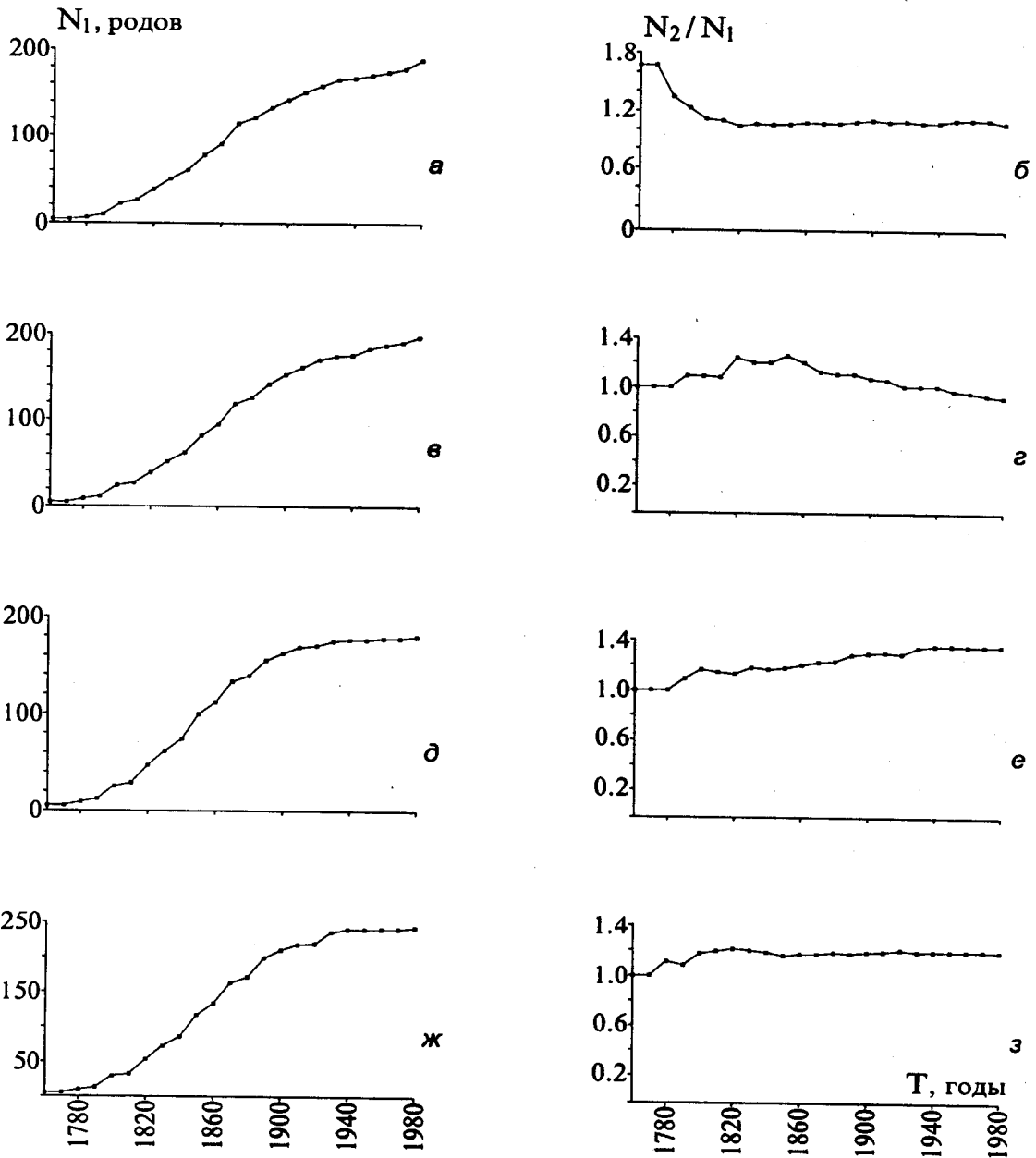


Рис. 24. Число родов (слева) морских гастропод на нижней границе веков конца мела и начала палеогена и отношение (справа) числа родов на верхней границе к числу родов на нижней границе века в зависимости от времени первоописания родов: а, б - кампан, в, г - маастрихт, д, е - даний, ж, з - монс. Данные по Амитров и др., 1981. Пояснения в тексте

под из работы О.В. Амитрова и др. (1981) построены графики двух типов для кампана (рис. 24,а,б), маастрихта (рис. 24,в,г), дания (рис. 24,д,е) и монса (рис. 24,ж,з). По горизонтальной оси всех графиков обозначены годы, по вертикальной - число родов N_1 на нижней границе века (левые графики) и отношение числа родов N_2/N_1 на верхней границе века к числу родов на его нижней границе (правые графики). Ординаты точек на всех графиках соответствуют числам, получаемым при учете только родов, выделенных к году, обозначенному у горизонтальной

оси. Даты первоописаний взяты из справочников "Treatise on invertebrate paleontology", "Основы палеонтологии" и сводок В. Венца (Wenz, 1938-1944; Wenz, Zilch, 1960). Учитывались только морские гастроподы, материал в исходной таблице - глобальный. Все графики могут показаться лишеными какого-либо смысла. Это не совсем так, но необходимы довольно подробные пояснения.

В отложениях, доступных для сбора палеонтологических коллекций, захоронено некоторое разнообразие остатков организмов, которое часто называют

потенциальным разнообразием. Если потенциальное разнообразие достаточно полно представлено в имеющихся коллекциях, новые сборы не меняют сколько-нибудь существенно уже известного (или актуального) разнообразия, и увеличение числа родов связано преимущественно с таксономическими ревизиями. Происходит в основном уменьшение среднего объема родов, а на графиках отношений должна выявиться горизонтальная асимптота.

Чтобы избежать кажущегося противоречия: актуальное разнообразие есть число известных таксонов, а увеличение числа таксонов не приводит к изменению актуального разнообразия, под актуальным разнообразием как и выше (см. раздел о мере) понимается множество точек в пространстве признаков. Тогда потенциальное разнообразие - множество точек, соответствующее полной изученности; актуальное разнообразие является его подмножеством. "Чистые" таксономические ревизии (без нового каменного материала и уточнения морфологии) приводят только к изменениям в разбиении актуального разнообразия по таксонам, не меняя его самого. Если мера морфологического разнообразия - сумма объемов семейств, то при чистых ревизиях родов она останется той же.

Упомянувшееся выше повышение изученности при переходе на более высокие таксономические уровни (интуитивно ясно) определяется вероятностью попадания точек из дополнения актуального разнообразия до потенциального в те части пространства признаков, которые при существующем разбиении актуального разнообразия по таксонам находятся внутри границ одного из таксонов. Вероятность выше при близости актуального и потенциального разнообразий и более крупном членении актуального разнообразия. Последнее дает еще одно объяснение высокой устойчивости кривых разнообразия в процессе изучения древних фаун. Общей таксономической тенденцией является дробление таксонов, и на предшествующих этапах изучения большее несоответствие актуального и потенциального разнообразий компенсировалось делением актуального разнообразия на более крупные части.

Потенциальное разнообразие в процессе изучения не константно и зависит от изученности морфологии организмов (см. раздел о мере). Оно определяется списком признаков, учитываемых в матрице признаков. В этом и следующем разделах потенциальное разнообразие считается зафиксированным на современном уровне морфологических знаний.

На рис. 24 состав и распространение родов приняты в соответствии с представлениями авторов исходной таблицы ко времени ее составления. Корректное изучение подразумевает учет изменений таких представлений в ходе познания группы, для чего не-

обходимы специальные исторические исследования: сведения о распространении таксонов в разные моменты истории изучения обобщаются на основе современной стратиграфической шкалы и корреляции (стратиграфический аспект истории изучения в данном случае излишен). Такие исследования трудоемки и более доступны при наличии развитых компьютерных баз данных. Без учета истории изучения точки на графике занимают положение, к которому они перемещаются от некоторого исходного "правильного" положения по мере того, как понимание состава и распространения родов приближается к современному. Величина перемещения точек уменьшается слева направо: при приближении к современному состоянию изученности область, в пределах которой точки располагались изначально, постоянно сужается. (Самая левая часть всех графиков на рис. 24 является фиктивной - она соответствует родам, первоначально выделенным в составе современной фауны и лишь значительно позже обнаруженным в ископаемом состоянии в кампане - монсе. При полном исследовании эта часть графиков исчезнет).

Протяженная горизонтальная асимптота на графиках отношений N_2/N_1 (рис. 24, б, з) дает основания надеяться, что она сохранится и при полном исследовании, а представления об изменениях разнообразия в течение века являются достаточно обоснованными. Это делает оправданным дальнейший переход к полному анализу. Отсутствие выраженной горизонтальной асимптоты (рис. 24, з, е) позволяет прогнозировать дальнейшее изменение N_2/N_1 в ходе последующих исследований. Полный анализ скорее всего окажется преждевременным. Увеличение отношения N_2/N_1 для дания и уменьшение для маастрихта свидетельствуют о еще не стабилизировавшейся оценке глубины маастрихт-датского минимума разнообразия морских гастропод.

Имеется механизм, обуславливающий тенденцию к появлению ложной горизонтальной асимптоты на графиках отношений N_2/N_1 при неполном исследовании. Последовательность отношений (точек) на таких графиках формируется в результате постепенного увеличения учтенного числа родов, которое продолжается до исчерпания всего используемого списка родов. Отношения можно рассматривать как выборочную статистическую характеристику, уточняющуюся при увеличении объема выборки. Генеральной совокупностью в этом случае будет весь массив имеющихся данных (список), ордината крайней правой точки соответствует отношению N_2/N_1 в генеральной совокупности. Горизонтальная асимптота выявится, когда учтенное число родов станет репрезентативным для списка в целом; ордината асимптоты может быть никак не связана с отношением потенциальных разнообразий.

Возможное появление ложной асимптоты при неполном исследовании предполагает, что в этом случае действительная история исследования может стираться вследствие подмены объекта изучения. Вместо постепенно увеличивающихся выборок из неизвестного потенциального разнообразия (научно-исторической последовательности актуальных разнообразий) составляются выборки из исходно фиксированного массива данных (современного актуального разнообразия). Но если при неполном исследовании история всегда заглушается, все графики будут выходить на горизонтальную асимптоту. На рис. 24 такая асимптота проявилась для кампана и монса, но не маастрихта и дания, то есть основные черты истории изучения все же сохраняются. Это должно быть следствием того, что по крайней мере в правой части "правильного" графика положение точек не сильно отличается от их положения на рис. 24 и перемещение точек в ходе изучения ограничено здесь узкой зоной вблизи кривой. В этом случае надежность выводов даже при отсутствии полного исследования может быть более высокой. Без графиков для маастрихта и дания сохранение истории не могло бы выявиться.

Горизонтальная правая часть графика отношений N_2/N_1 не обязательно связана с высокой однородной изученностью, которая может быть на сравниваемых границах и разной, но длительно сохраняющейся, и сходно меняющейся. Наиболее ясный случай появления горизонтальной асимптоты - постепенное повышение и одновременно стихийное выравнивание изученностей δ_i сравниваемых мгновенных разнообразий. Для такого процесса можно получить и строгое формальное обоснование, но применительно к эмпирическому материалу асимптотический метод в своей основе индуктивен, и результаты желательнее контролировать другими способами.

Левые графики на рис. 24 показывают изменения в ходе исследований числа родов на нижней границе веков, что позволяет более полно понимать результаты, показанные на правых графиках. Они также отличаются от "правильных" графиков, но здесь прямолинейная трактовка кажется менее опасной. Обращает на себя внимание горизонтальный участок справа на кривой для монса (рис. 24, ж). Увеличения числа родов не происходит начиная примерно с 1940 года. Такая же картина характерна для танета и веков эоцена. Причины этого явления могут быть различными, от стабилизации системы палеогеновых морских гастропод на уровне родов к 1940 году, вследствие практически полной изученности родов, до неполного учета родов, выделенных после 1940 года, вследствие отсутствия мировых справочников родового уровня для многих групп гастропод после сводки Венца (Wenz, 1938-1944).

Поскольку число родов с 1940 года стабилизируется, отношения N_2/N_1 (рис. 24, з) на этом участке графика также не меняются, но кривая отношений горизонтальна не только для 40 лет после 1940 года, но и еще 80 лет до того, в течение которых происходил постоянный рост числа описанных родов.

Монский случай иллюстрирует необходимость разностороннего анализа, в частности, использованная здесь ось времени изучения может оказаться не самой удачной. Абсциссой может быть любая величина, монотонно растущая при накоплении коллекций, прежде всего это число экземпляров (особенно если изучается отношение мер разнообразия), затем различные паллиативы: число видов или родов (если изучается отношение для таксонов более высокого ранга), число местонахождений, точек сбора, коллекций (К. Кох и Дж. Морган (Koch, Morgan, 1988) успешно использовали число коллекций для других целей - см. ниже) и, наконец, время изучения. В случаях длительно сохраняющегося отношения N_2/N_1 при росте числа родов можно дополнительно анализировать способ роста: если актуальное разнообразие на уровне родов близко к потенциальному, новые рода выделяются на основе уже известных видов, или такие виды указываются в их составе, или включаются в состав рода впоследствии. На уровне видов то же будет с ранее описанными в составе других видов экземплярами.

При повышении изученности групп происходит постепенное вытеснение новых таксонов, описываемых по материалу вновь поступающих коллекций, новыми таксонами, появляющимися в ходе таксономических ревизий и не включающими существенно нового коллекционного материала. Этот признак изученности может использоваться для предварительной оценки пригодности данных (Дмитриев, 1978), а также оценки уже построенных графиков. Так, возрастание числа родов на границах кампана (рис. 24, а, в) при асимптотическом поведении отношения N_2/N_1 (рис. 24, б) может означать увеличение числа родов преимущественно в результате пересмотра системы без существенных изменений актуального разнообразия, хотя возможны и другие варианты. В первом случае графики типа 24, а, в для меры морфологического разнообразия, построенные с учетом реальной истории изучения, должны быть асимптотическими.

Полученный при полном исследовании график N_2/N_1 с выраженной горизонтальной правой частью дает обнадеживающие указания на возможно достаточную полноту данных, не доказывая ее, но делая более вероятной, и позволяет далее детализировать исследования до уровня видов и в перспективе - меры морфологического разнообразия. Для приемлемой точности отношения N_2/N_1 достаточно, как

указывалось выше, чтобы изученности δ_i на сравниваемых границах не слишком отличались. Это лишь частичная оценка качества исходных данных. При характеристике процесса в целом необходимы также сведения о появлении и вымирании, которые тоже могут контролироваться с помощью графиков отношений $\Delta N^+ / N_i$ и других такого типа. Для появлений и вымираний требования к материалу более жесткие, так как в этом случае главную роль играет полнота изученности δ_i , и риск получения неверных результатов возрастает. Ниже будет указан другой способ оценки данных о приращении ΔN^+ и ΔN^- .

Асимптотический метод кажется привлекательным своей свободой от каких-либо сложных предварительных предположений, единственная посылка: актуальное разнообразие есть постепенно увеличивающаяся в ходе исследований часть потенциального, но простота исходного положения также и ограничивает возможности этого подхода.

Экстраполяционный "метод"

Экстраполяционный подход к оценке полноты палеонтологического материала может быть охарактеризован только на уровне общей идеи и некоторых предварительных соображений; он еще отсутствует как рабочий метод и даже его осуществимость нуждается в обосновании. Обсуждение лишь гипотетической возможности кажется оправданным в связи с высокой перспективностью экстраполяционного подхода в случае удачной реализации.

Идея подхода заимствована из современных фаунистических исследований, где соответствующий метод применяется для оценки полного числа видов в локальных фаунах (Песенко, 1982). Распределение частот видов по числу экземпляров в больших коллекциях, согласно многочисленным исследованиям (см. цит. работу Песенко), подчиняется логарифмически нормальному (логнормальному) распределению. Эмпирическое распределение усеченное, левая часть полной кривой распределения в нем не представлена. При формальной интерпретации площадь под полной кривой нормального распределения логарифмов численностей соответствует числу видов в исследуемой фауне, а ее отношение к площади усеченного эмпирического распределения легко вычисляется. Прогноз общего числа видов подразумевает неизменную методику сборов, в палеонтологии также выделения материала из породы и стабильность практических критериев ранга таксонов.

Таким образом, описываемый подход предполагает экстраполяцию имеющихся данных до числа таксонов, соответствующего $\delta_i = 1$, для локальных или региональных ископаемых фаун на коротких временных интервалах с последующим расширением их до

полного глобального разнообразия (см. следующий раздел). Этим он отличается от примененного Ф. Сигнором (Signor, 1985) непосредственного приложения логнормального распределения сразу к глобальному материалу по периодам.

Оценка общего числа таксонов, существовавших в некотором временном интервале, является основной для определения мгновенных значений и числа появившихся и вымерших таксонов, причем для всех величин $\delta = 1$ (то же относится к работе с мерой морфологического разнообразия). Наиболее надежным представляется получение необходимых величин из очевидных равенств:

(1) число таксонов $N(t_{1/2})$ на границе двух последовательных временных интервалов τ_1 и τ_2

$$N(t_{1/2}) = N(\tau_1) + N(\tau_2) - N(\tau_1 + \tau_2),$$

$N(\tau_1)$, $N(\tau_2)$ - число таксонов в первом и втором интервалах, $N(\tau_1 + \tau_2)$ - число таксонов в обоих интервалах вместе;

(2) число появившихся таксонов

$$\Delta N^+ = N(\tau) - N(t_1),$$

$N(\tau)$ - общее число таксонов в интервале τ , $N(t_1)$ - число таксонов на его нижней границе;

(3) число вымерших таксонов

$$\Delta N^- = N(\tau) - N(t_2),$$

$N(t_2)$ - число таксонов на верхней границе интервала.

Очевидны серьезные преимущества этого способа оценки и компенсации неполной палеонтологической изученности. Снимается большинство связанных с ней вопросов, в том числе относящихся к филогенетическим связям, недоучет которых при неполной изученности может повлечь за собой неверную фиксацию моментов появления и вымирания таксонов (Patterson, Smith, 1989). В результате экстраполяции до $\delta = 1$ сложности, зависящие от неточной филогении, в значительной мере сглаживаются (но сохраняется погрешность, зависящая от филогенетического вымирания). Появляется возможность оценить погрешности всех получаемых величин и отобрать для работы пригодные данные на подходящем таксономическом уровне или на уровне меры. Совместно с детальностью хронологической шкалы, задаваемой автоматически в зависимости от состояния материала (см. раздел "Погрешности"), это обеспечивает контроль качества исходных данных и получаемых выводов на всех этапах работы, что является тривиальным условием современного научного исследования.

Подход назван здесь экстраполяционным, чтобы отразить общую идею, не связывая ее с конкретным видом распределения. Необходимость экстраполяции определяет жесткие требования к используемым функциям: они должны быть хорошо обоснованы теоретически. К сожалению, этого пока нет, но обо-

снование выбора адекватных функций, если оно окажется возможным, несомненно оправдывает затраченные усилия. В современной фаунистике изучаются мгновенные распределения, тогда как ископаемый материал относится к временным интервалам, что может повлиять на вид распределения, в том числе оно может меняться с увеличением продолжительности интервалов.

Палеонтологические данные почти не изучены эмпирически. Очень важные исследования проведены Кохом (Koch, 1987; Koch, Morgan, 1988) на материале меловых и голоценовых моллюсков Северной Америки. Он столкнулся с трудностями при попытках выяснить число экземпляров в старых коллекциях, но успешно продемонстрировал возможность замены его числом коллекций, что представляет большой интерес. Кох использовал логарифмический ряд Фишера, не позволяющий экстраполировать до $\delta_r=1$, но в его совместной публикации с Морганом отмечена принципиальная возможность работы с логнормальным распределением, которое применялось им в более ранних работах (Koch, 1978). Оно же было использовано в некоторых исследованиях по эволюции видового разнообразия (Sepkoski, 1993b). По Песенко (1982), в современной фаунистике логарифмический ряд Фишера и логнормальное распределение равноправны, причем выбор предпочтительного не удается обосновать. Исследования на палеонтологическом материале являются весьма актуальными.

Более подробное обсуждение экстраполяционного подхода применительно к ископаемому материалу кажется преждевременным. В случае доказательства его невозможности в описанном варианте, что очень вероятно, может быть использован простой метод, иллюстрируемый рис. 24,ж. Хотя для однозначной интерпретации данного рисунка, как указано выше, требуются некоторые дополнительные сведения, он наглядно показывает вид кривой, которая может характеризовать состояние высокой палеонтологической изученности. Как и в асимптотическом методе, принимается фиксированная стратиграфическая корреляция и, кроме того, состав таксонов в соответствии с современными представлениями. Почти так построены левые кривые на рис. 24, отличаясь тем, что обсуждаемые здесь графики строятся для временных интервалов, а не границ. По оси абсцисс должно быть число экземпляров в коллекциях, накопленных до определенных дат, по оси ординат - число таксонов или мера морфологического разнообразия в соответствии с теми данными о распространении, которые следуют из стратиграфического положения экземпляров, учтенных по оси абсцисс (исторический аспект, игнорируемый на рис. 24). Мера разнообразия предпочтительнее, когда на

графике для числа таксонов вырисовывается его постоянное увеличение, как в разобранный выше случае кампанского разнообразия гастропод. Если применение меры невозможно в связи с неподготовленностью материала, то придется отказаться от исследования приращений ΔN^+ , ΔN^- и ограничиться изучением отношения N_2/N_1 и сравнительным анализом роли таксономических ревизий и нового коллекционного материала.

Перспективным может быть построение графиков для увеличивающихся временных интервалов, так как изученность может зависеть от их продолжительностей. Значительная часть исходного материала содержится в обычных палеонтологических видовых картотеках и компьютерных базах данных. Выяснение числа экземпляров может оказаться затруднительным, эти осложнения могут преодолеваться заменой числа экземпляров на другую подходящую переменную, связанную с ним монотонной зависимостью, но интерпретация графиков может осложниться. Неприятной особенностью метода (как и асимптотического) может стать отсутствие асимптотической части в слишком многих случаях и вытекающая из этого необходимость дальнейших сборов и неопределенно долгого ожидания, пока асимптота проявится. Не исключено стереотипное строение графиков, допускающее экстраполяцию до асимптоты при неполной, но достаточно высокой изученности.

Полное разнообразие

В морских условиях площадь осадконакопления в общем совпадает с площадью обитания организмов. С некоторым огрублением потенциальное разнообразие морских организмов с мало подверженными постморальной деструкции частями можно считать соответствующим их полному прижизненному разнообразию в районах сборов палеонтологических коллекций. Если выявлено потенциальное разнообразие, вопрос о полном древнем разнообразии, региональном или глобальном, сводится к двум другим. Во-первых, какое дополнительное разнообразие может быть связано с закрытыми территориями, и во-вторых, какое разнообразие невосполнимо утеряно в результате постседиментационного разрушения древних отложений.

Для континентальных фаун и флор может быть велика роль организмов, обитавших в зонах отсутствия осадконакопления и плохо сохраняющихся. Это определяет сложность и меньшую достоверность реконструкции их разнообразия и ряд ее особенностей. Ниже подразумеваются преимущественно морские организмы.

Площадь отложений, содержащих потенциальное разнообразие, соответствует части площади обитания представленных в этих отложениях древних сообществ организмов. За счет чередования разнофациальных отложений один разрез может характеризовать древнюю фауну или флору значительных районов, площадь которых в общем случае неизвестна. Выстраивается последовательность: актуальное разнообразие, полученное с определенных территорий, - потенциальное разнообразие, характеризующее какие-то неустановленные площади прошлого распространения древних фаун и флор, - полное разнообразие, относящееся ко всей области их бывшего существования. Последнее может оцениваться с помощью графиков разнообразия - площадь путем экстраполяции на всю древнюю площадь обитания.

Количественные исследования зависимости разнообразия - площадь на ископаемом материале очень немногочисленны и ориентированы несколько иначе (Schopf, 1974; Sepkoski, 1976). Здесь можно только кратко отметить несколько вопросов.

Зависимость разнообразия - площадь подробно рассмотрена в современной биогеографии для островов и неизолированных территорий. Результаты не вполне однозначны (Песенко, 1982), но размеры изучавшихся площадей, как правило, меньше имеющих значение для обсуждаемой проблемы древнего разнообразия. Важным является заключение Е. Коннора и Е. Маккоя (Connor, MacCo, 1979) о сигмовидной форме кривых число видов - площадь при распространении исследований на большие территории. По Ю.Г. Пузаченко и Н.Н. Дроздовой (1986), для больших континентальных территорий число видов растет медленнее логарифма площади. В указанной работе теоретически исследовалась площадь охраняемых территорий, необходимая для сохранения биологического разнообразия. Она же есть площадь, достаточная для выявления полного состава фауны или флоры. Для европейской России желательная охраняемая площадь - 1% всей ее площади, а в гетерогенных условиях Горного Алтая - 4,5%. Предполагается специальный выбор положения охраняемых территорий, что не соответствует условиям сбора ископаемых организмов, но может хотя бы частично компенсироваться фациальным чередованием отложений. В морской биогеографии продемонстрировано быстрое, по показательному закону, уменьшение приростов числа элементарных биогеографических выделов при увеличении числа используемых для районирования видов (Нейман и др., 1977). Имеются все основания считать зависимость разнообразия - площадь асимптотической или очень близкой к асимптотической. Эмпирические исследования палеонтологического материала представляют большой интерес.

При построении кривой разнообразия - площадь с целью выявления полного разнообразия нельзя использовать актуальное разнообразие, так как тогда не обеспечивается выполнение условия $\delta=1$, следовательно ордината - потенциальное разнообразие, а абсцисса - площадь его обитания. В случае асимптотического поведения кривой для очень крупных регионов или глобальной кривой вопрос о реальной площади обитания потенциального разнообразия не имеет большого значения.

Теоретически она может оцениваться как площадь соответствующих биохорий на палеобиогеографических реконструкциях. Это придавало бы всему построению весьма спекулятивный характер, но асимптота может выявиться и при подходящей упрощающей замене независимой переменной даже при искажении ее соответствия площади биохорий. Возможность огрубляющей замены сильно зависит от того, какую часть полной площади обитания занимает асимптотическая часть кривой разнообразия - площадь.

Закрытые территории могут служить полигоном для выяснения региональной полноты фаун, изучаемых преимущественно по сборам из обнажений, и надежности прогноза полного регионального разнообразия. Такую возможность дают микропалеонтологическое изучение кернов и сборы в шахтах, а особенно - в глубоких открытых карьерах, когда они находятся на большом расстоянии от естественных обнажений в периферийных частях осадочных бассейнов. Изученность комплексов ископаемых организмов может быть высокой на фоне неполной изученности отдельных точек сбора, вследствие суммативности местных и региональных фаун и флор.

Разрушение отложений различными геологическими процессами может иметь большое значение, когда полностью или почти полностью исчезают древние биогеографические провинции. Тогда при глобальном анализе возможны попытки ввести поправки (с учетом градиентов разнообразия). Задача может быть легче, если провинция хотя бы фрагментарно известна по отложениям смежных возрастов. Субдукция океанической коры, уничтожающая громадные площади древних отложений, не имеет почти никакого значения, так как число глубоководных видов по разным оценкам в 30-70 раз меньше числа шельфовых и верхнебатиальных видов (Виноградова, 1977), но отдельная оценка желательна для вклада океанических островов. Преобладающее значение мелководного разнообразия дает возможность упростить выбор независимой переменной для кривых разнообразия - площадь. Может быть достаточным грубый подсчет площади эпиконтинентальных морей и шельфа (для шельфа - произведение его характерной ширины на длину).

Потенциальное разнообразие уничтожается преимущественно крупными блоками в связи с разрушением или метаморфизацией крупных масс вмещающих отложений. Это вызывает определенные сомнения в адекватности описания потерь разнообразия как пуассоновского процесса с постоянной плотностью (Pease, 1985).

Асимптотическое или близкое к нему поведение кривой разнообразия - площадь не противоречит известным представлениям о влиянии на разнообразие трансгрессивно-регрессивных циклов, но позволяет уточнить их. Если разнообразие приближается к полному на площадях, существенно меньших всей площади обитания, даже значительные колебания уровня моря могут никак не сказываться на нем. Например, не выявлено сколько-нибудь заметного избыточного вымирания родов и семейств в связи с гляциоэвстатической регрессией в антропогене, хотя имеются реконструкции, описывающие кратковременное снижение числа видов (Wise, Schopf, 1981). Отсутствие вымирания надвидовых таксонов при антропогеновой регрессии благоприятно для оценки перспективности кривых разнообразия - площадь в изучении полного древнего разнообразия по крайней мере на уровне выше вида.

Для регрессивных фаз характерна меньшая доступность ископаемых остатков из нормально-морских отложений и поэтому меньшая изученность фауны, что может привести к появлению ложных минимумов на кривой разнообразия и обусловить коллективное поведение групп, описанное в разделе о второй интерпретации кривых разнообразия.

Очевидно, при выявлении полного разнообразия древних фаун и флор должна быть исследована достаточно большая часть древней площади обитания при более или менее равномерной высокой изученности разных территорий. В континентальных отложениях выполнение этих условий проблематично, хотя положение может облегчаться аллохтонностью многих захоронений со смещением остатков из разных обстановок обитания. Во всяком случае, сама попытка построения кривых разнообразия - площадь предоставляет возможность контролировать как исходные данные в отношении полноты охвата территорий, так и зависящие от этого результаты. При существенной неравномерности данных по территориям велика опасность принять региональные события, зависящие от многих причин (резкие смещения климатических и биогеографических границ, смены ландшафтов, наличие перерывов в осадконакоплении, в том числе нераспознанных, и т. д.), за крупные глобальные изменения разнообразия.

Для перехода от кривых числа таксонов, которые всегда могут быть построены независимо от их адекватности изменениям разнообразия организмов прошлого, к кривым разнообразия в точном смысле необходим комплекс исследований различного характера. Современные кривые числа таксонов не подразумевают контроля качества результатов и поэтому относятся скорее к области донаучных верований, чем проверенного знания. Сплошные линии кажутся противоестественными. Реалистичная кривая должна в большей степени зависеть от состояния знаний: на участках, где не удастся получить удовлетворительные данные, может отсутствовать вообще, где-то прорисовываться робким пунктиром. Хотя общий ход изменений фанерозойского разнообразия во многом достаточно установлен (но не во всем, см. "Pull of Recent" в разделе о мере), задача состоит в повышении разрешающей способности исследований. Тогда вопросы обоснованности результатов приобретают большее и, возможно, решающее значение.

Выше описан ряд процедур, позволяющих сделать изучение древнего разнообразия более рациональным. Кажется необходимым обеспечить возможность обоснованного алгоритмизированного выбора пригодных для изучения групп организмов, уровня детальности исследований разнообразия (ранга таксонов или меры морфологического разнообразия) и дробности хронологической шкалы, а также контроля полноты данных по территориям.

Результатом должна быть оптимизация процесса изучения в рамках реальных возможностей конкретного палеонтологического материала: при изучении числа таксонов все более высокого ранга уменьшение погрешностей, зависящих от изученности, сопровождается потерей точности описания морфологического разнообразия.

В трехленной схеме перехода от актуального разнообразия к потенциальному и далее полному отчетливо нарастает сослагательность изложения. Это связано с неразработанностью двух последних ее частей, формулируемых только как идеи о возможных направлениях поиска. При попытках реализации схемы гипотетическая составляющая должна нарастать в той же последовательности вследствие объективных особенностей материала.

Ниже, в главе об изменениях разнообразия континентальных животных, в общих чертах описана схема теоретического изучения скоростей появления и вымирания, основанная на учете биотических от-

ношений между таксонами. Отношения, влияющие на дивергенцию и вымирание, могут устанавливаться в группах таксонов, часть которых не сохраняется в палеонтологической летописи. Отсюда следует необходимость дополнения ряда разнообразий еще одним членом, который можно назвать "общим разнообразием", включающим не только организмов с сохраняющимися частями, но и всех мягкотелых. Вопрос об эволюции общего разнообразия находится за пределами непосредственного анализа эмпирического материала, отображаемого кривыми разнообразия, и может частично решаться лишь на основе косвенных гипотетических соображений.

Полный анализ диверсификации древних организмов включает исследование роли нескольких взаимовлияющих переменных, обусловленных состоянием изученности крупных групп: полноты актуального разнообразия по отношению к потенциальному, изменений потенциального разнообразия в результате прогресса морфологии скелетных остатков, членения разнообразия на таксоны. Тем самым включается механизм научной саморефлексии - характеристики развитого знания, вплоть до исследования особенностей принятия таксономических решений, определяемых объективными психологическими закономерностями распознавания и классифицирования. Значение внешнего по отношению к палеонтологии (в узком смысле) фактора - стратиграфической корреляции - также может быть изучено. Очевидной целью анализа является выявление количественных характеристик, асимптотически постоянных в истории изучения групп. Принцип изучения общеизвестен: фиксация переменных, кроме изучаемой, но в палеонтологии он пока почти не применяется.

Программа исследований может осуществляться при участии широкого круга специалистов. Дж.

Сепкоски выполнил громадную работу по сведению данных о распространении семейств и родов, заложив основы дальнейшего продвижения, но это уже близко к пределу индивидуальных возможностей. Новые обобщения будут возможны, если исследование изменений разнообразия станет рутинной частью обычных палеонтологических работ по группам организмов. Необходима некоторая унификация способов представления исходных данных, допускающая их использование при пересмотре стратиграфической корреляции или хронологической шкалы.

Несомненно большое биологическое значение правильной интерпретации кривых разнообразия. Определенную роль могут сыграть математические модели, но здесь хотелось бы обратить внимание на менее очевидную сторону проблемы. Стереотипный ход кривых для числа таксонов разного ранга, их простая связь между собой и простые зависимости $N^+(t)$, $N^-(t)$ на длительных временных интервалах свидетельствуют о возможности феноменологического описания типичных вариантов диверсификации. Отсюда следует принципиальная возможность поставить обратную задачу - определение продолжительностей геохронологических подразделений (Дмитриев, 1978; Odin, Odin, 1990). Ее решение выходит за рамки интересов только палеонтологии и биологии и представляется весьма актуальным, учитывая плохое состояние изотопно-геохронологической шкалы (Рублев, 1996). Интерполяция возраста границ между точками опорных изотопных датировок по гладким кривым уже в настоящее время может существенно сузить разброс продолжительностей веков, свойственный современным шкалам палеозоя - юры. Полное выяснение этого вопроса потребует глубокого проникновения в сущность процессов диверсификации и может дать многие и неожиданные результаты.

ЭВОЛЮЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ БИОТ

Разнообразие континентальных экосистем до недавнего времени практически выпадало из рассмотрения, хотя именно на суше сосредоточена значительная часть всего органического разнообразия Земли. Без какой-либо попытки проведения таких работ было сочтено, что данные о континентальных - пресноводных и наземных - экосистемах настолько случайны и обрывочны, что их специальное рассмотрение невозможно. Общая картина изменений континентального биоразнообразия оставалась непроясненной, в том числе и в вопросе об их соответствии или несоответствии изменениям разнообразия морских фаун.

Лишь в последнее время появились попытки оценить и изменения разнообразия континентальной биоты, но они оказались малоудовлетворительными. Большую часть разнообразия составляют насекомые, и сведения по этой группе были одновременно и независимо обобщены в Англии (Ross, Jarzembowski, 1993) и в США (Labandeira, Sepkoski, 1993). Однако в обоих случаях не удалось собрать достаточно представительных данных. Из-за плохого знания фактического материала результаты, полученные американскими исследователями, содержат систематические ошибки и не достоверны, что уже отмечено в откликах на работу (Doyle, 1993). Английское исследование было выполнено на основе датировок появления и вымирания семейств с детальностью лишь до эпохи и не выявляет кратковременных событий. Для континентального блока более или менее представительными оказывались лишь данные по позвоночным животным (Benton, 1985, 1987, 1989; Каландадзе, Раутиан, 1993). Хотя оба анализа диверсификации тетрапод основываются на близком наборе данных, результаты оказались существенно разными в связи с различным временным разрешением. Дж. Бентон анализировал число таксонов, известных за век, а Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан - число таксонов за эпоху. В результате в первом случае получена кривая, весьма сходная с кривыми разнообразия морской фауны, во втором совершенно отличная. Более детальный их разбор следует ниже.

Исходя из сказанного, представилось весьма це-

лесообразным использовать возможности для изучения эволюции континентальной биоты, имеющиеся в Палеонтологическом институте РАН, где работает один из лучших в мире, а по палеоэнтомологии несомненно лучший в мире, коллектив специалистов по разным группам наземных животных, для того, чтобы получить более адекватное представление о количественных показателях эволюции разнообразия наземных и пресноводных животных. В последнее время, в силу известных причин, возможности для работы этого коллектива оказались резко ограниченными и перспектива их проведения в дальнейшем представляется пессимистичной. Особенно прискорбно то, что нигде в мире нет и не предвидится появление достаточных коллективов специалистов, которые могли бы компенсировать сокращение этих работ.

В качестве основной операционной единицы для дальнейшего анализа было выбрано семейство. Данные о геологическом распространении этих таксонов наиболее представительны, кроме того, они относительно менее зависят в своем геологическом распространении от тафономических причин. Значительный интерес представляло бы изучение временных окрестностей экологических кризисов прошлого на более детальном таксономическом уровне, но для этого не удалось получить достаточного банка данных. Полученные результаты никак нельзя считать полностью удовлетворительными, но, по крайней мере в отношении ископаемых насекомых, они и в таком виде достовернее результатов английского и американского обобщений.

Сначала были собраны данные по пресноводным организмам. Использовались литературные сведения, которые корректировались специалистами с учетом, по возможности, неопищенного материала. Были собраны данные более чем по девятистам семействам, из которых для подсчетов были использованы 894. Около 20 семейств, геологическое распространение которых охарактеризовано крайне скудными и случайными находками (простейшие, губки, черви, мшанки), из подсчетов были исключены. Тем самым было

использовано около 98% всего собранного материала.

Данные по 94 семействам моллюсков были предоставлены Я.И. Старобогатовым (Зоологический ин-т РАН), но распространение моллюсков, по большей части, было указано только до отдела.

Пресноводные членистоногие представлены 305 семействами, из них насекомых 177. Данные были собраны В.А. Благодаровым, К.Ю. Еськовым, Е.Д. Лукашевич, В.Г. Новокшеновым, А.Г. Пономаренко, Ю.А. Поповым, Л.Н. Притыкиной, А.П. Расницыным, Н.Д. Синиченковой, И.Д. Сукачевой, Д.Е. Щербаковым; эти сведения включают особенно большой объем неопубликованных данных об огромных коллекциях Палеонтологического института РАН.

Сведения о геологическом распространении 263 семейств бесчелюстных и рыб были собраны главным образом О.А. Лебедевым, по костистым рыбам - А.Г. Пономаренко с существенной помощью А.Ф. Банникова.

Данные о 54 семействах пресноводных и околводных птиц были предоставлены Е.Н. Курочкиным, 178 семействах пресноводных четвероногих - Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом.

Результаты работы по изучению диверсификации пресноводных животных в кратком виде были опубликованы ранее (Дмитриев и др., 1995). Ниже предлагается более развернутый анализ.

Для анализа закономерностей эволюции наземных животных были использованы материалы по геологическому распространению насекомых и позвоночных. Для насекомых получены данные о распространении с карбона по неоген 1049 семейств из 42 отрядов, включая и ряд еще не описанных семейств. Сведения по геологическому распространению насекомых были предоставлены указанным выше коллективом палеоэнтомологов ПИН РАН. Данные по антропогеновым насекомым не учитывались, так как по тафономическим причинам они за редкими исключениями не сравнимы с более древними. Были использованы материалы неописанных коллекций Палеонтологического института РАН. Специалистами ПИН РАН было также исправлено систематическое положение многих ископаемых насекомых с территории Европы, Китая и Южной Америки, описанных с многочисленными ошибками. Данные о стратиграфическом положении многих местонахождений в разных работах указывались по-разному, они также были исправлены в соответствии с современным пониманием. В тех случаях, когда специалистами по разным группам стратиграфическое положение местонахождений оценивается по-разному, для всех групп принималась условно единая оценка. Стратиграфическая привязка китайских местонахождений дана в соответствии с пред-

ставлениями тех китайских стратиграфов, которые проводят границу юры и мела по уровню, соответствующему положению этой границы в Забайкалье и Монголии, как она понимается палеоэнтомологами ПИН РАН. Уменьшение числа рассмотренных семейств по сравнению с предшествующими работами связано не с потерей информации, а с синонимизацией многих таксонов.

Из 1522 датировок появления или вымирания семейств (570 семейств присутствует в современной фауне) 1350 (90%) с различной степенью надежности детализированы до века. Остальные датировки, не поддающиеся уточнению, распределены по ярусам пропорционально известному в них числу появлений и вымираний семейств (этот же прием применялся и при обработке других групп данных). В триасе объединены сведения по ладину и карнию, так как из 94 триасовых датировок 71 относится к известному местонахождению Мадыген, время образования которого не может быть уточнено внутри ладина-карния.

Особой проблемой было получение современных достоверных данных о геологическом распространении исследуемых групп. Литературные сведения, как это делалось в зарубежных исследованиях, напрямую применять нельзя, поскольку к настоящему времени значительная часть из них оказалась недостаточно детальной для целей настоящей работы или вообще неверной, разные авторы датировку насекомых из одного и того же местонахождения часто указывают по-разному. Потребовалась дополнительная работа с привлечением специалистов по соответствующим отложениям, чтобы привести эти данные на современный уровень. К сожалению, не для всех датировок получен однозначный результат.

Для наземных позвоночных (без птиц) были использованы материалы о распространении семейств, собранные Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом. Поскольку во многих случаях геологическое распространение было указано только до периода или эпохи, были использованы данные из второго издания Fossil Record (Benton, 1993), которые были откорректированы в соответствии с современными представлениями сотрудниками ПИН РАН В.А. Алифановым, М.Ф. Ивахненко, Ю.М. Губиным, А.Г. Сенниковым, В.Б. Сухановым, М.А. Шишкиным. Авторы выражают самую глубокую благодарность всем лицам, оказавшим неоценимую помощь.

Анализ проводился методами, описанными выше, в разделе о кривых разнообразия. Использовались в основном графики двух типов: время - мгновенное разнообразие и накопленное число появлений - мгновенное разнообразие. Дополнительно к ним иногда применялись графики время - накопленное число появлений или вымираний семейств. Были

построены два варианта кривых разнообразия. В обоих по вертикальной оси откладывалось мгновенное число семейств, для оценки которого использовалось число семейств, общих для двух смежных веков, то есть пересекающих их границу, считающуюся изохронной. По горизонтальной оси в первом варианте кривой отложено геологическое время по шкале Геологического общества Америки 1989 года, во втором - накопленное к данному моменту времени число появившихся семейств. Для сравнения использовались аналогичным образом построенные кривые эволюции разнообразия семейств морских фаун, составленные по данным Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1982).

В дополнение к характеристике используемых графиков время - мгновенное разнообразие и накопленное число появлений - мгновенное разнообразие, которая была дана в указанном разделе, можно еще отметить их некоторые частные особенности. Если число таксонов в течение века не изменяется, на графиках первого типа точки на его границах располагаются на концах горизонтального отрезка. На графиках второго типа то же будет, если в течение века установлено появление и вымирание таксонов. В противном случае точки для обеих границ совпадают, и на графике вместо двух оказывается только одна точка. Тем самым на графиках накопленное число появлений - мгновенное разнообразие наглядно различаются века сбалансированного появления и вымирания таксонов и века отсутствия того и другого, что не выявляется при использовании только графиков время - мгновенное разнообразие. Эволюционное различие этих двух ситуаций вполне очевидно, но здесь необходима определенная осторожность, так как нулевой случай может быть и следствием слабой изученности фауны соответствующих отложений. Наклон графиков накопленное число появлений - мгновенное разнообразие зависит только от отношения числа появившихся и вымерших таксонов - важной характеристики хода диверсификации изучаемых групп или фаун. При закономерных изменениях или постоянстве этого отношения такие графики выявляют это легко и наглядно.

Оба типа графиков с ординатами - мгновенными разнообразиями, не учитывают (как составную часть мгновенных разнообразий) таксоны, известные только из отложений одного века. Такие таксоны бывают двух типов. Первый - это действительно кратковременно существовавшие таксоны, распространение которых в пределах века известно. Их вклад в изменение разнообразия может быть изучен при детализации используемой хронологической шкалы, то есть повышении ее временного разрешения. Второй тип таксонов составляют уникальные находки из локальных местонахождений. Эти таксоны имеют только

морфологическую характеристику, но время их появления и вымирания не установлено, то есть отсутствует характеристика распространения. Процедура обработки данных автоматически отказывается включать такие неполноценные с ее точки зрения таксоны - "полуфабрикаты" в состав мгновенных разнообразий (так же как они не могут быть составной частью материала для построения кривых выживания). Эта проблема относится к области полноты палеонтологической изученности и устраняется только при ее повышении. При полной палеонтологической изученности и достаточной детальности хронологической шкалы вопрос об учете всех таксонов, представители которых присутствуют в тех или иных отложениях, решается сам собой, но лишь в перспективе дальнейших исследований.

На графиках, использующих накопленное число появлений или вымираний, таксоны, описанные по уникальному материалу, отображаются, хотя правильное исключать их при подготовке материала. В данной работе это не делалось, так как исходные списки таксонов не содержат сведений такого рода и нет возможности их отдельного учета. Ниже, на примере ископаемых насекомых, частично иллюстрируется влияние этого фактора.

При традиционном способе построения графиков в координатах время - общее число таксонов, известных в отложениях определенного времени, происходит кумуляция всех таксонов, известных из данного отрезка времени, и результаты анализа оказываются зависимыми от продолжительности принятых для рассмотрения отрезков времени (в данном случае веков), которая для разных веков заведомо различна. Кроме того, на графиках, построенных таким способом, невозможно отличить периоды баланса в эволюции разнообразия, когда появляется и исчезает одинаковое число таксонов, и периоды стабильности, когда вообще ничего не появляется и не вымирает. Тем самым для анализа утрачивается существенная характеристика эволюционных изменений разнообразия.

Динамика разнообразия экосистем континентальных водоемов

При сравнении динамики разнообразия в море и внутриконтинентальных водоемах (для удобства будем называть их пресноводными, хотя среди них могут быть и солоноватоводные и даже пересолонные, но в русскоязычной литературе термин "неморские" вовсе не так широко принят, как "nonmarine" в англоязычной) следует учитывать, что в море почти все разнообразие возникает на месте, тогда как в пресных водах значительная его часть формируется за счет вселения из моря в пресные воды, причем

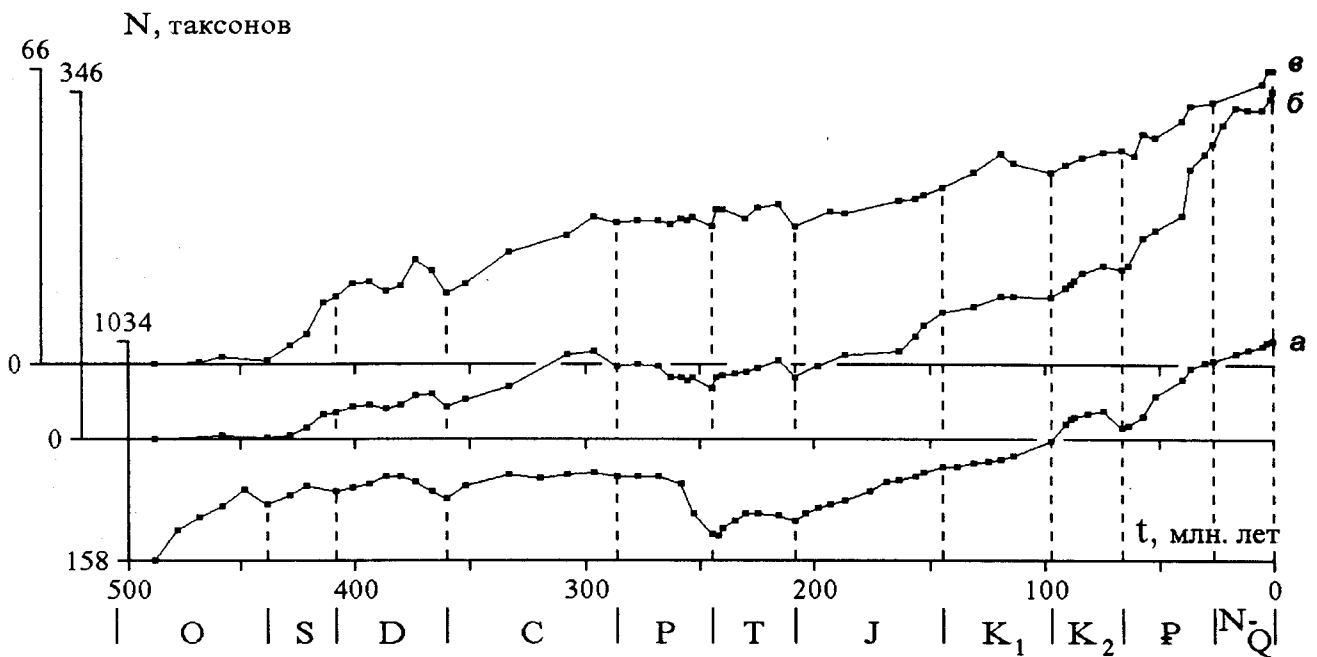


Рис. 25. Изменения разнообразия животных в морской и внутриконтинентальной водной биотах в координатах время - мгновенное разнообразие (Дмитриев и др., 1995): а - морская биота, семейства; б, в - неморская биота; б - семейства, в - отряды

это соотношение может существенно меняться во времени и почти наверняка на ранних этапах роль вселенцев была много существеннее, чем позднее.

Во-вторых, следует учитывать, что для отдаленного геологического прошлого не всегда удастся различать морские и континентальные отложения. В первую очередь это связано с характером древнего ландшафта, где при слабой противозероизной деятельности наземных растений, а, тем более, при их полном отсутствии, береговая линия водоемов была выражена намного хуже и существовали обширные переходные зоны (Заварзин, 1993).

Кроме того, оказалось, что в отдельные периоды времени, например в раннемеловое, в озерах Восточной Азии обитала специфическая пресноводная ихтиофауна, тогда как рыбы, обитавшие в европейских озерах, относились к тем же родам, что и в окрестных морях (вплоть до присутствия целакантов). Это сильно затрудняет отнесение многих животных к морским или пресноводным.

Рассмотрим эволюцию разнообразия отрядов и семейств пресноводных животных (рис. 25, 26) в сравнении с динамикой разнообразия морских фаун. Прежде всего, следует отметить отсутствие в палеозойской части графика периодов стабилизации разнообразия, присутствующих в истории морских фаун. Существование крайне низкого разнообразия в течение всего ордовика, возможно, представляет собой артефакт. Так, ныне показано, что ордовикские бесчелюстные были пресноводными (Graffin, 1992).

В силуре - карбоне разнообразие увеличивается, а затем в позднем карбоне и перми снижается. На кривой разнообразия отрядов обращает на себя внимание относительно более быстрый рост числа отрядов по сравнению с семействами (девонский максимум составляет 35% числа современных отрядов, известных в ископаемом состоянии, и лишь 13% семейств, карбонный 50 и 25% соответственно). Сходные соотношения характерны и для морских животных (карадокский максимум: отрядов - 79%, семейств - 42%). Резкого и глубокого падения разнообразия в конце перми нет, хотя по времени минимум разнообразия в море и внутриконтинентальных водоемах совпадает. Можно подчеркнуть разный характер вымирания в пресных водах и в море близ границы палеозоя и мезозоя. В море длительно поддерживается динамическое равновесие разнообразия на уровне около 400 семейств, затем за время около 10 млн. лет в конце перми оно падает на две трети, хотя незначительное снижение разнообразия происходило с начала позднего карбона. В континентальных водоемах падение разнообразия также наблюдается с начала позднего карбона, продолжается до конца перми около 50 млн. лет и составляет немного более 40%, отличаясь от морского отсутствием резкого ускорения в поздней перми. Таким образом, уже на этом примере мы можем видеть два важнейших из полученных результатов:

1) минимум разнообразия в море совпадает с таковым в пресных водах;

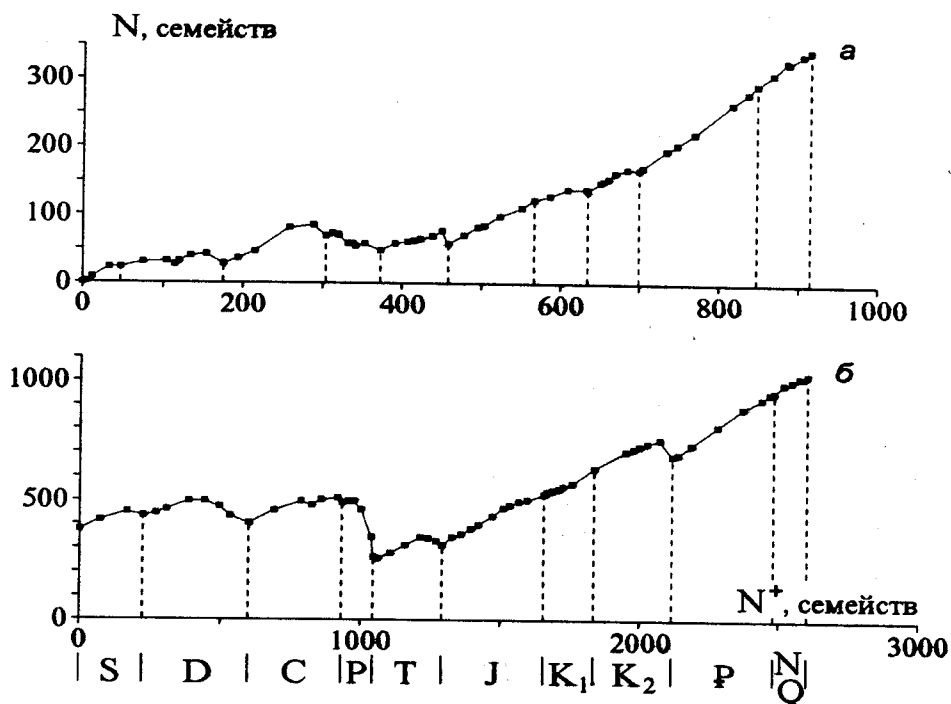


Рис. 26. Изменения разнообразия животных в морской и внутриконтинентальной водной биотах в координатах число появившихся семейств - мгновенное число семейств: а - неморская биота; б - морская биота.

2) снижение разнообразия семейств и в море и в неморских водоемах происходит длительно, в целом с позднего карбона, но в море оно резко ускоряется во второй половине перми, чего не наблюдается в пресных водах, то есть ход изменений разнообразия перед минимумом не однотипен.

В мезозое разнообразие семейств неморских водных животных растет, этот рост осложняется довольно сильным падением разнообразия в конце триаса и незначительным в середине мела и маастрихте. Триасово-юрский минимум разнообразия в море синхронен минимуму в пресных водах, но пресноводное вымирание в противоположность длительному пермскому сосредоточено полностью в рэте, тогда как морское, как и в перми, растянуто во времени (на уровне семейств, о родах см. раздел о кризисах разнообразия).

Среднемеловой минимум, отсутствующий в морских экосистемах, выражен в пресноводных очень небольшим снижением числа семейств в апте и альбе. Уменьшение числа семейств идет на фоне полного исчезновения некоторых характерных для мезозоя пресноводных экосистем, например, суперэвтрофных озерных экосистем Восточной Азии.

Вымирание на границе мела и палеогена, наиболее известное из всех главным образом из-за исчезновения динозавров, в морских экосистемах очень резкое; синхронное с ним падение разнообразия пресноводных организмов в конце мела слабое. Боль-

шинство групп пресноводных организмов минует этот биоценотический кризис без особых потерь.

В кайнозое, особенно в конце палеогена - начале неогена происходит быстрый рост разнообразия, вымирание почти отсутствует. Выраженный подъем кривой близ границы палеогена и неогена можно видеть в истории разнообразия большинства пресноводных групп. Возможно, он связан с олиготрофикацией пресноводных водоемов в результате снижения эрозии при распространении травянистых биомов и увеличении в водоемах роли погруженных макрофитов. В реальной ситуации этот прирост, вероятно, был сильнее, на графике он маскируется резким приростом разнообразия в позднем эоцене за счет огромной фауны балтийского янтаря. На более низком уровне - родов и видов - прирост также более резок.

Интересно отражение процесса эволюции разнообразия на кривых накопленное число появлений - мгновенное разнообразие (рис. 26), которые лучше отражают внутренние особенности процесса диверсификации. Поскольку ординаты здесь - мгновенные разнообразия, как и на кривых предыдущего типа, максимумы и минимумы обеих кривых совпадают, кривые накопленное число появлений - мгновенное разнообразие поэтому представляют основной интерес в анализе относительной роли появлений и вымираний. Пользуясь этим рисунком, отметим некоторые еще не обсужденные моменты.

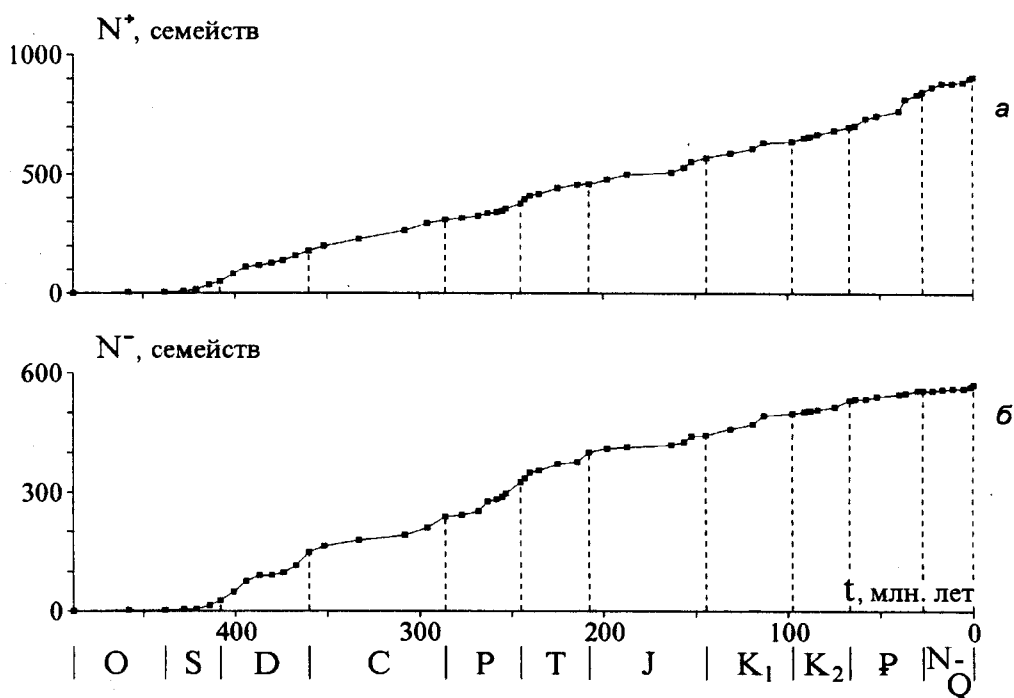


Рис. 27. Кривые время - накопленное число событий для пресноводной фауны: а - число появившихся семейств, б - число вымерших семейств

На кривой для пресноводных животных хорошо видна гладкая силурийско-девонская дуга с небольшими отклонениями в конце силура и в эмсе. В континентальных водоемах увеличение вымирания в конце силура не приводит к появлению существенного минимума. В девоне разнообразие морских животных растет в первой половине и падает во второй, у пресноводных на фоне сходного роста можно видеть дополнительный минимум в конце эмса, а во фране разнообразие не уменьшается, а растет с общим девонским максимумом в конце его, но скорость увеличения разнообразия во фране уменьшается по сравнению с живетом (рис. 25,б) в связи с увеличением относительной роли вымирания (рис. 26,а). Как и для морских семейств, здесь не находит отражения самостоятельный минимум на границе франа и фамена, но и у морских животных он выявляется только при детализации хронологической шкалы в фамене (рис. 9). Границе фамена и турне соответствует существенный минимум, общий в обеих средах.

В раннем и среднем карбоне разнообразие растет и в море и в континентальных водоемах, но в последних достигнутый уровень выше, тогда как в море он не превосходит максимального уровня девона. Наличие или отсутствие аналога намюрского морского минимума в пресных водах не выявлено, так как в исходном материале не удалось разделить серпуховский и башкирский века, которые рассмат-

риваются совместно. На границе карбона и перми можно видеть минимумы на обеих кривых. Минимум на границе с триасом в континентальных водоемах вполне заурядный, если рассматривать его в близкие окрестности, но в целом характеризуется значительной глубиной вследствие длительности снижения разнообразия.

В триасе разнообразие растет, преобладание вымирания в конце его в континентальных водоемах наиболее выраженное за всю историю. С юры донные в обеих средах идет почти постоянный рост, вымирание незначительно. Юрско-неокомский участок кривой 26,а почти прямолинеен, то есть отношение появлений и вымираний не испытывало закономерных изменений, то же в позднем мелу и кайнозое, за исключением маастрихта и, возможно, кампана. События середины мела характеризуются незначительными изменениями разнообразия. Отношение числа появлений и вымираний в апт-альбское время близко к 1, при этом апт выделяется существенным появлением новых семейств, тогда как в альбе оно почти отсутствует. Среднемеловое и терминально-меловое вымирания в континентальных водоемах слабые, последнее в море выражено значительно ярче.

При сравнительном анализе двух кривых на рис. 26 обращает на себя внимание соразмерность основных временных интервалов, таких как палеозой и мезокайнозой и большинство периодов. Только

N, семейств

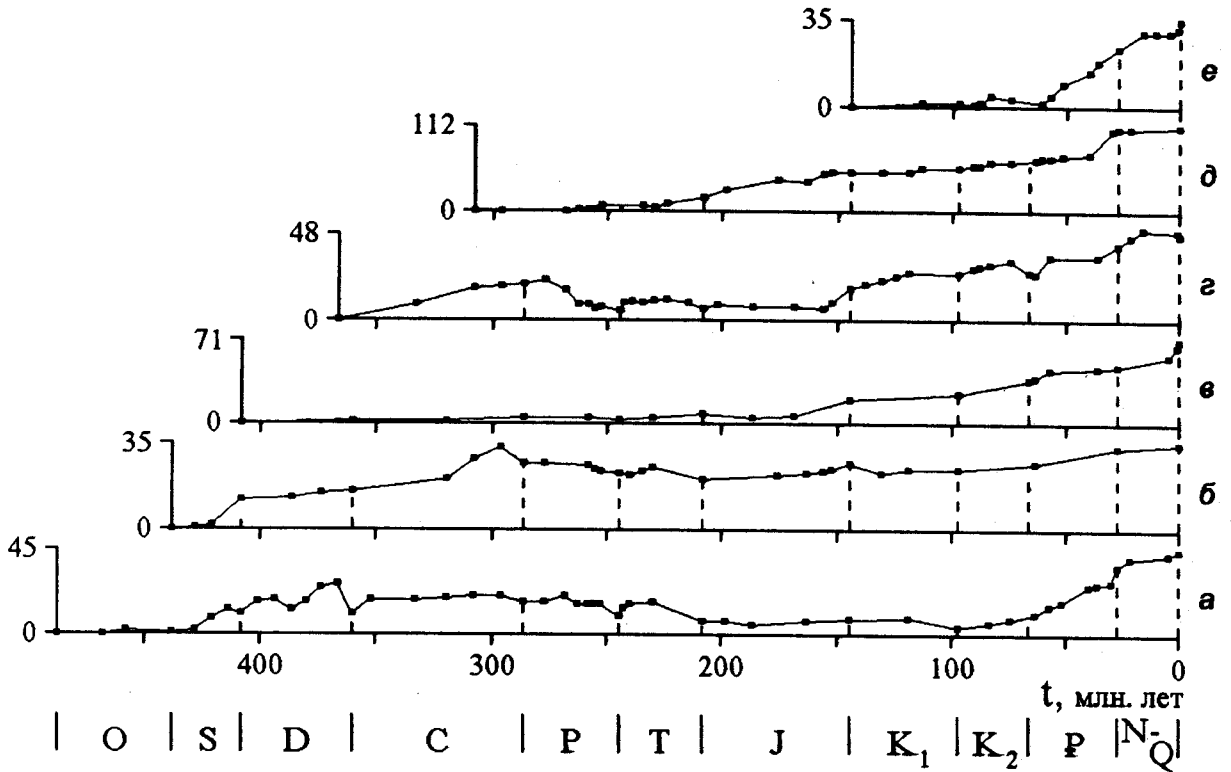


Рис. 28. Изменения разнообразия семейств основных крупных групп неморских водных животных в координатах время - мгновенное разнообразие (Дмитриев и др., 1995): а - бесчелюстные и рыбы, б - членистоногие (кроме насекомых), в - моллюски, г - тетраподы (кроме птиц), д - насекомые, е - птицы

пермь для морских животных характеризуется относительно малым числом появившихся в ней семейств. Соразмерность интервалов означает, что закон изменения скоростей появления семейств должен быть в самых общих чертах сходен в обоих случаях. Поскольку график время - накопленное появление семейств морских животных на участке от силура доныне колеблется около прямой и при грубой генерализации лучше всего описывается в предположении постоянной скорости появления (рис. 8,а), то это же должно быть характерно и для пресноводных животных. Действительно, график накопленных появлений семейств (рис. 27,а) выявляет ожидаемую картину независимости скорости появления семейств от разнообразия. Скорость вымирания семейств, во-первых, в целом уменьшается и, во-вторых, девонско-пермский и мезозойско-кайнозойский интервалы имеют собственные характерные скорости (рис. 27,б). Уменьшение скорости вымирания с триаса может быть связано с все большим присутствием семейств, доживающих до современности.

Пользуясь рис. 27, можно проанализировать изменения скоростей появления и вымирания перед

минимумами разнообразия. Напомним, что в этой части выводы сильно зависят от погрешностей не только собственно палеонтолого-стратиграфических данных, но и используемой временной шкалы и поэтому представляют собой скорее констатацию возможности, чем фиксацию установленных фактов. Интерес представляет эмское снижение разнообразия, характеризующееся уменьшением скорости вымирания при еще большем уменьшении скорости появления. В альбе обе скорости резко снижаются по сравнению с аптом. В других случаях обычно выявляется увеличение скорости вымирания при снижении или неизменении скорости появления (пржедол ?, фамен, поздний карбон, конец перми и триаса, маастрихт). Во фране и апте обе скорости возрастают. В перми в целом несомненно наблюдается достаточно устойчивое возрастание обеих скоростей на протяжении всего периода, более быстрое для скорости вымирания.

Устанавливаемые снижения разнообразия в большинстве случаев не имеют характера массовых вымираний в ответ на резкое однократное внешнее воздействие. Их особенности: растянутое постепенное снижение разнообразия, неполное совпадение стадий

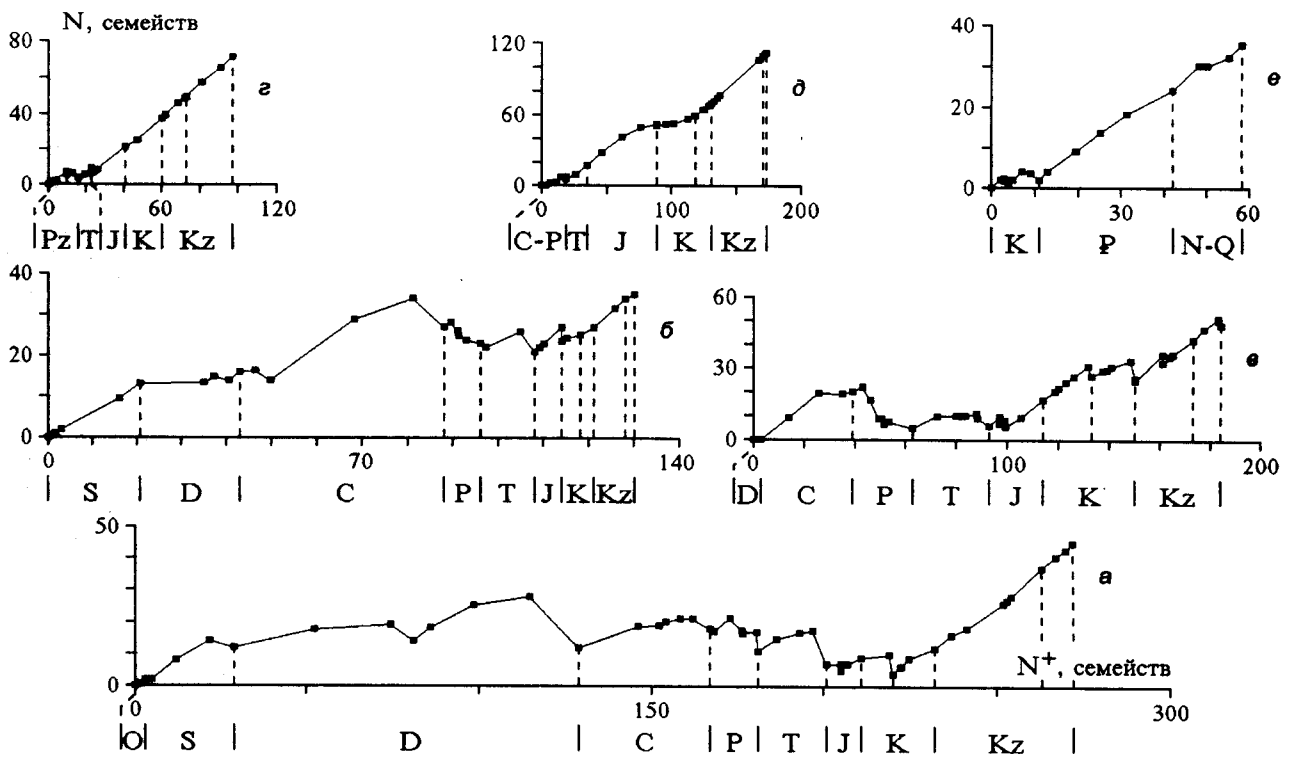


Рис. 29. Изменения разнообразия семейств основных крупных групп неморских водных животных в координатах число появившихся таксонов - мгновенное разнообразие: а - бесчелюстные и рыбы, б - членистоногие (кроме насекомых), в - тетраподы (кроме птиц), г - моллюски, д - насекомые, е - птицы

этого процесса в море и континентальных водоемах, разная роль появления и вымирания в формировании минимумов разнообразия - свидетельствуют скорее о земных внутрибиотных причинах большинства вымираний и необходимости дифференцированного подхода к анализу отдельных минимумов разнообразия.

Рассмотрим теперь, какими именно группами животных определяется полученный ход кривой (рис. 28, 29). В силуре и девоне представлены главным образом древние членистоногие и бесчелюстные, в девоне также рыбы, характер суммарной кривой определяется позвоночными. Для этого отрезка времени наибольшие трудности встречает установление морского или континентального характера водоемов. Прирост разнообразия в карбоне определяется тетраподами и членистоногими, падение его в конце карбона последними и в меньшей степени первичноводными позвоночными. Для перми характерно согласованное снижение разнообразия артропод (кроме насекомых), рыб и тетрапод. Моллюски в течение перми почти не изменяют разнообразия семейств, но к концу периода можно видеть небольшое снижение разнообразия и у моллюсков. История водных насекомых близ границы с триасом изучена недостаточно.

Снижение разнообразия в конце триаса определяется позвоночными и древними членистоногими, пресноводные насекомые и моллюски в это время увеличивают свое разнообразие. В юрское время для четырех из пяти рассматриваемых здесь групп характерна длительная стагнация на низком уровне разнообразия. Лишь водные насекомые существенно увеличивают свое разнообразие, а в поздней юре также и другие членистоногие, моллюски и тетраподы. В раннем мелу значительно увеличивается число семейств водных и амфибиотических четвероногих, в остальных группах не наблюдается выраженного роста, рыбы продолжают вялое развитие, характерное для юры. В конце раннего мела (ап и альб) слегка уменьшается разнообразие тетрапод и более отчетливо - рыб, в связи с чем появляется небольшой минимум на кривой суммарного разнообразия неморских водных животных.

В позднем мелу и кайнозое происходит согласованное увеличение наблюдаемого разнообразия всех групп. Минимум суммарной кривой на границе с данием связан с уменьшением числа семейств в маастрихте только у тетрапод, возможно, включая птиц. Минимум разнообразия в обоих случаях показан на верхней границе дания, но для птиц это может быть связано с неполнотой данных, из-за чего нет точки

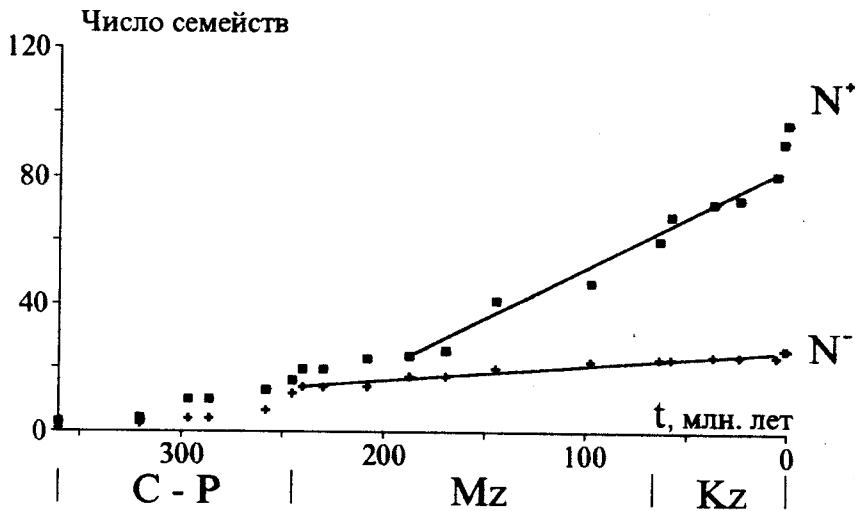


Рис. 30. Появление и вымирание семейств пресноводных моллюсков; N^+ - число появившихся семейств, N^- - число вымерших семейств

на границе дания и маастрихта. У прочих тетрапод минимум смещен на границу палеоцена в связи с предполагаемым датским возрастом последних находок динозавров. Данные по моллюскам и членистоногим (в том числе и насекомым) для конца мела недостаточно детальны.

Таким образом, процесс диверсификации в разных группах обнаруживает менее единообразную картину, чем эволюция разнообразия морской и пресноводной биот как целого. Имеющиеся материалы по распространению семейств пресноводных животных часто не являются достаточно полными для сравнительного анализа изменений разнообразия в отдельных группах.

Кривые накопленное число появлений семейств - мгновенное разнообразие удобнее рассмотреть по отдельным крупным группам животных (рис. 29). Наиболее простые кривые характеризуют развитие моллюсков, насекомых и птиц (рис. 29, z-e). Моллюски обнаруживают самостоятельный цикл развития в палеозое, затем стабильный рост с очень малой и почти постоянной ролью вымирания семейств, слегка осложняющийся небольшим снижением разнообразия в ранней юре. Линейность графика после ранней юры определяется скоростями появления и вымирания семейств, колеблющимися до плиоцена около некоторых постоянных (рис. 30). Колебания более интенсивны для скорости появления семейств, тогда как скорость вымирания меняется незначительно. В плиоцене скорости обоих процессов увеличились, но график накопленное число появлений - мгновенное разнообразие остается прямолинейным. Отношение вымирание/появление (норма сохранения нового разнообразия) в плиоцене и плейстоцене вместе сохранилось. В плейстоце-

не вымирание семейств не установлено, наклон графика меняется до 45° от 39° в плиоцене (при одном масштабе по обоим осям), тогда как на всем интервале средняя юра - ныне средний наклон графика 41° .

В развитии водных насекомых палеозойский этап выражен не столь отчетливо, как у моллюсков, возможно в связи с недостаточной изученностью энтомофауны раннего триаса. После палеозоя роль вымирания незначительна, оно существенно проявляется только в конце юры и раннем мелу, а в кайнозое практически отсутствует. В неогене скорость появления семейств сильно уменьшается. У птиц в мелу выделяются два цикла развития, примерно соответствующие эпохам, хотя данные могут быть существенно неполны. В кайнозойской диверсификации водных птиц роль вымирания в целом незначительна. В среднем и позднем миоцене разнообразие не увеличивается, появление новых семейств замедлено и компенсируется вымиранием.

Более сложно выглядит история разнообразия рыбообразных и рыб, тетрапод и водных групп членистоногих (рис. 29, a-e). В развитии первых и последних обращает на себя внимание масштабное появление семейств в силуре - карбоне и умеренные скорости появления, начиная с перми. Наиболее глубокий минимум разнообразия рыб приходится на границу раннего и позднего мела, и снижение разнообразия в целом растягивается до этого времени от палеозойского максимума в начале фамена (рис. 29, a). Хорошо выявляются несколько циклов развития, крайне замедленное появление семейств в юре и позднемеловой-кайнозойский монотонный рост разнообразия с очень малой ролью вымирания, которая оказывается наибольшей за это время в конце мела.

Водные членистоногие (без насекомых) (рис. 29,б) также демонстрируют редуцированную мезокайнозойскую часть кривой, особенно после триаса, границе которого с юрой соответствует наиболее глубокий минимум разнообразия. Максимум палеозойского разнообразия в карбоне почти равен современному числу известных в ископаемом состоянии семейств. Сходный тип изменений разнообразия характерен для таких морских групп животных с преобладанием палеозойского развития и умеренной диверсификацией в мезокайнозое, как кишечнополостные и морские артроподы.

Водные и амфибиотические тетраподы (рис. 29,в) характеризуются отчетливыми карбоново-пермским и триасовым циклами, крайне замедленным развитием в ранней и средней юре, стабильным увеличением числа семейств в поздней юре - апте, увеличением роли вымирания в позднем мелу и его уменьшением в кайнозое в целом.

Таким образом, несмотря на существенные отличия в характере пресноводной и морской суммарных кривых в палеозое, основные «события» в море и пресных водах совпадают, что означает существование некоего общепланетарного механизма, вызывающего снижение разнообразия и синхронизирующего его минимумы. В пресных водах снижение разнообразия обычно происходит более плавно, а минимумы менее глубокие, чем в море.

Эволюция разнообразия наземных организмов

Насекомые

При изучении эволюции разнообразия наземных организмов главное внимание было уделено группам, которые лучше представлены в геологической летописи - наземным четвероногим, насекомым и наземным растениям. Из рассмотрения были исключены группы, данные о которых не могли изменить установленные основные тенденции эволюции разнообразия вследствие плохой представленности в геологической летописи: птицы, хелицеровые, черви. Отсутствие достаточно представительных данных об этих группах весьма прискорбно, поскольку их экологическая роль велика.

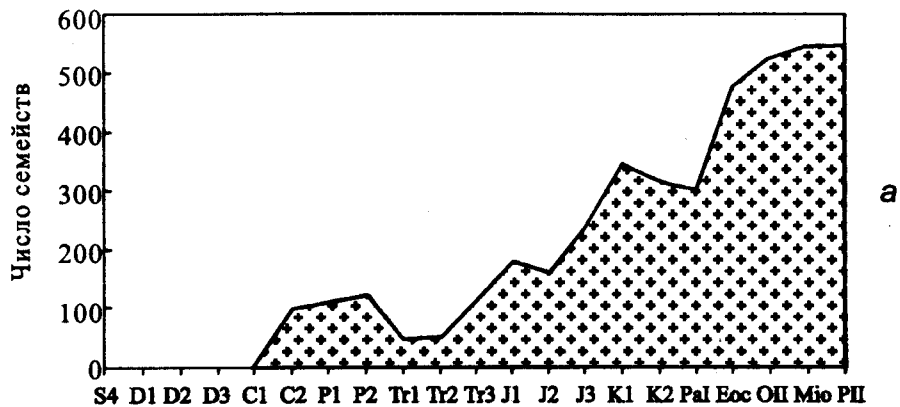
Насекомые, и современные и ископаемые, настолько разнообразны, что их разнообразие на видовом уровне составляет значительную часть разнообразия населения суши (до миллиона описанных современных видов, реальное число оценивается в 3-10 миллионов (Кержнер, 1994). На уровне семейств разнообразие насекомых не столь велико по сравнению с семейственным разнообразием других групп.

Наземные четвероногие, большинство из которых из-за крупных размеров находятся в совершенно иных по сравнению с насекомыми отношениях с экосистемой, заслуживают специального рассмотрения. То же самое можно сказать и о растениях, которые как продуценты образуют базисный уровень организации экосистем. Для насекомых и наземных позвоночных были использованы оригинальные данные, для растений пришлось использовать литературные данные.

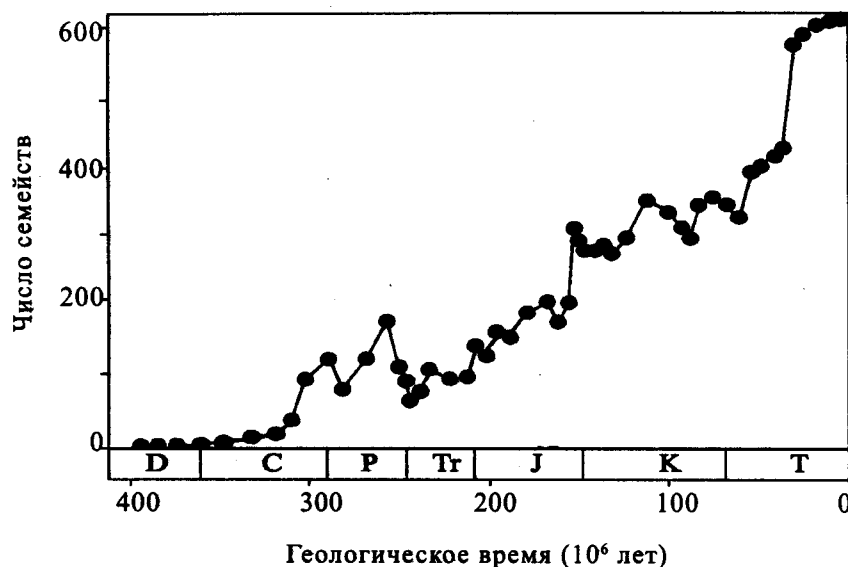
Эволюция разнообразия рассматривалась на семейственном уровне. Попытка исследовать эволюцию разнообразия насекомых на родовом уровне (Jarzembowski, Ross, 1993) явно не дала хорошего результата - эволюционные изменения маскируются неравномерным распределением местонахождений в пространстве и во времени и степени изученности состава ориктоценозов. Ниже рассматриваются все 1049 семейств насекомых, включая и те 177 семейств, которые выше уже были показаны в составе пресноводной биоты, так как подавляющее большинство этих насекомых - амфибиотические с водной личинкой и наземными имаго.

Ископаемые насекомые - один из лучших, если не лучший, инструмент для изучения состава, строения и эволюции древних наземных экосистем. Во многих ситуациях из-за тафономических ограничений об изменении растительного мира удобнее судить по остаткам насекомых, нежели по остаткам самих растений. Макроостатки растений характеризуют почти исключительно приводные ассоциации, а спорово-пыльцевые комплексы дают весьма обобщенную и усредненную картину.

Древние насекомые, как и современные, очень разнообразны. Несмотря на неполноту геологической летописи, описано или известно в ископаемом состоянии уже около полутора тысяч семейств насекомых, из которых, правда, почти треть синонимы. Но и оставшиеся превосходят в числе примерно 800 современных семейств, из которых 70% известны и в ископаемом состоянии. Тем самым можно считать, что насекомые достаточно полно представлены в геологической летописи. Естественно, что в последнее время эволюция разнообразия насекомых привлекла пристальное внимание исследователей. Попытки изучить этот вопрос были практически одновременно предприняты в США (Labandeira, Sepkoski, 1993), Англии (Jarzembowski, Ross, 1993) и России. На кривых, отражающих динамику разнообразия насекомых в американской и английской работах (рис. 31), легко можно видеть, что общим на обоих графиках является практически лишь нарастание разнообразия, все же остальные особенности различаются. Так, в одной из работ подчеркивалась, например, сильная реакция разнообразия на-



a



b

Рис. 31. Число семейств насекомых, существование которых выявлено в течение: а - эпох (Jarzembowski, Ross, 1993), б - веков (Labandeira, Sepkoski, 1993)

секо́мых на распространение покрытосеменных растений, а во второй специально обращалось внимание на отсутствие таковой. Все это и заставило провести еще одно исследование динамики разнообразия насекомых на основе результатов отечественной палеоэнтомологической школы, которые далеко превосходят уровень, достигнутый в любой другой стране.

К сожалению, прямое сопоставление полученных результатов (рис. 32) и опубликованных ранее кривых, сделанных другим способом и с разным временным шагом, невозможно, но можно сказать, что наша кривая оказывается более сглаженной, хотя на ней и сохраняются эксцессы, характеризующие огромные фауны особенно крупных местонахождений - Элмо и Чекарда в перми, Мадыген в триасе, Кара-

тау в юре, Байса в мелу и балтийского янтаря в палеогене. Эти эксцессы показывают уровень, который был бы достигнут кривой, если бы удалось получить богатые фауны для всей истории насекомых. Соотношения нашей кривой и кривой, полученной в результате обработки по принятой здесь методике американского списка семейств (Labandeira, 1994), об- суждены выше (с. 36) и показаны на рис. 13.

Как видно на рис. 32 (там же показаны накопленные появления и исчезновения из геологической летописи семейств насекомых, рис. 32,б,в), число семейств почти не растет во второй половине карбона и начале перми, заметно увеличивается в ее второй половине, падает к началу триаса, довольно равномерно нарастает в мезозое и начале палеогена, очень сильно возрастает в эоцене, затем прирост постепен-

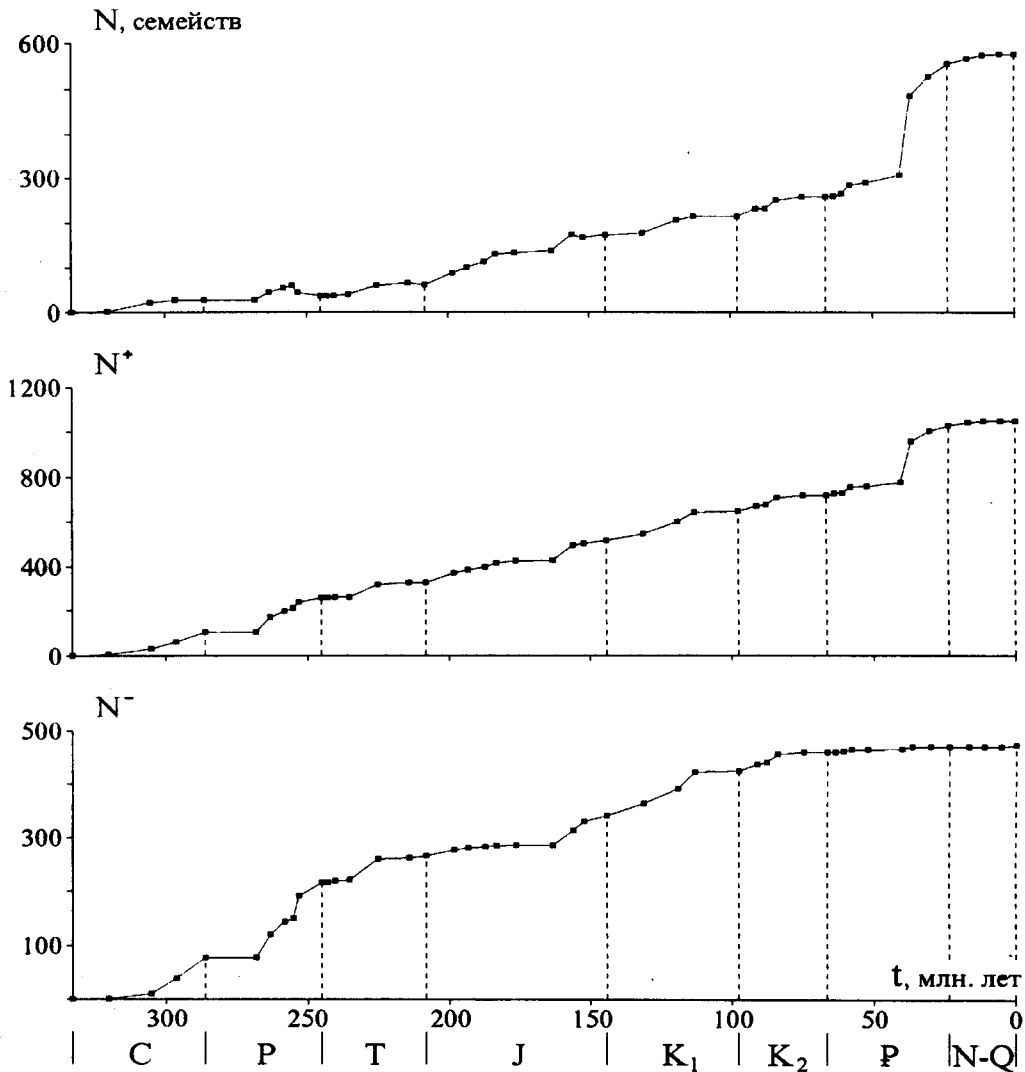


Рис. 32. Диверсификация насекомых: а - мгновенное число семейств, б - число появившихся семейств, в - число вымерших семейств

но замедляется и в плиоцене число семейств перестает увеличиваться. Оказывается, что для насекомых, как и для пресноводных животных, хорошо выражен минимум разнообразия между палеозоем и мезозоем. Тем самым еще раз подтверждается уже констатированный факт совпадения кризиса на границе палеозоя и мезозоя для морской, пресноводной и наземной биот, то есть его глобальный характер (хотя и приходится иметь в виду явно недостаточную изученность раннетриасовой энтомофауны). Проявляется, но в меньшем масштабе, минимум, известный для морской и пресноводной биот в конце триаса. У насекомых он возникает вследствие некоторого увеличения скорости вымирания в конце триаса по сравнению с норием при отсутствии установленного в это время появления семейств (в нории восемь появившихся семейств при двух вымерших).

В поздней юре намечается слабо выраженный минимум разнообразия насекомых, обусловленный преобладанием вымирания в середине эпохи. Он может быть связан с принятыми здесь датировками некоторых забайкальских толщ, которые могут оказаться не верхнеюрскими, а нижнемеловыми (Расницын, 1988). В принятой здесь интерпретации возраста этих отложений графики накопленных появлений и вымираний отчетливо показывают незначительное изменение скорости вымирания при отчетливом уменьшении скорости появления семейств. Однако эти соотношения зависят от 16 семейств, которые известны только в более древней фауне Каратау, так что их распространение нельзя считать выясненным. Если исключить эти семейства, скорость появления перед минимумом по-прежнему сильно уменьшается, но скорость вымирания воз-

растает. Эти оценки, кроме того, сильно зависят от погрешностей продолжительности веков. Таким образом, интерпретация позднерурских событий в целом оказывается довольно неопределенной.

Минимум разнообразия близ границы раннего и позднего мела, который связывают с распространением покрытосеменных растений, не устанавливается. В альбе и появление и вымирание вялые, число семейств увеличивается, но крайне незначительно, процесс сильно замедлен по сравнению с предшествующими веками, отношение числа вымерших семейств к числу появившихся меньше, чем в апте (но материал недостаточно представительен). Противоречие с ранее опубликованными результатами (Дмитриев, Жерихин, 1988) может зависеть от принятой в данной работе датировки некоторых отложений дискуссионного возраста в Забайкалье как верхнеюрских. В публикации 1988 года были приведены два варианта кривой, соответствующие противоположным взглядам В.В. Жерихина об альбском возрасте забайкальских отложений и С.М. Синицы, относящей их к верхней юре. Обе кривые показывали уменьшение разнообразия насекомых в апте и его возрастание в сеномане с минимумом в альбе, более острым в первом варианте датировок и более широким во втором. Зависимость от датировок оказалась несущественной. За последние годы получены новые данные, главным было описание богатых комплексов аптских насекомых из Австралии (Jell, Roberts, 1986) и Бразилии (Grimaldi, 1990), резко увеличившее число первых находок представителей семейств в апте. Аптский участок кривой разнообразия показывает теперь не убывание, а возрастание числа семейств, и альбский минимум исчезает, но датировка забайкальских дискуссионных отложений вновь может оказаться решающей.

Вымирание на границе мела и палеогена также не выявляется. В маастрихте не известно ни появления, ни вымирания семейств насекомых, так как маастрихтские энтомофауны изучены очень слабо. Можно предполагать замедление диверсификации насекомых в кампане и, возможно, маастрихте по сравнению с остальным поздним мелом.

В палеогене, до позднего эоцена разнообразие насекомых изменяется с сохранением основных характеристик, установившихся с кампана. Резкий позднеэоценовый рост представляет собой артефакт, связанный с беспрецедентным числом остатков насекомых, известных из балтийского янтаря. Изученность энтомофауны балтийского янтаря очень высока и сравнима с современной. Этим можно воспользоваться, чтобы оценить верхний предел изученности допозднеэоценовой энтомофауны. При сохранении кампан-среднеэоценовой средней наблюдаемой скорости появления семейств в позднем

эоцене ожидалось бы появление примерно 5 новых семейств. Фактически в отложениях позднего эоцена зафиксировано появление 183 семейств, то есть 177 избыточных. Почти все они происходят из балтийского янтаря, и при его отсутствии на границе с олигоценом было бы не 486 семейств, а около 310 или 64% известного числа семейств (вымирание в позднем эоцене несущественно и им можно пренебречь). Поскольку балтийский янтарь характеризует лишь один крупный регион, а в других древних биохориях фауны, сравнимые по богатству с балтийскими, неизвестны или не изучены столь же полно, глобальная изученность более древних палеогеновых мгновенных разнообразий на уровне семейств должна быть меньше 64%. Такая изученность способствует появлению на кривых разнообразия артефактов, если она резко меняется. Материал по ископаемым насекомым в этом отношении действительно неоднороден. Так, явно недостаточны знания о насекомых начала ранней перми, раннего триаса и маастрихта. Ступенеобразные изгибы кривых разнообразия и накопленных появлений в середине перми и триаса, в поздней юре, конце неокома и в сантоне связаны с богатыми и сверхбогатыми ориктоценозами Элмо и Калтана, Мадыгена, Каратау, Байсы и Янтардаха, что приходится учитывать при анализе кривых.

С олигоцена наблюдаемое вымирание семейств насекомых практически отсутствует, а появление, интенсивное в олигоцене, особенно в его первой половине, постепенно замедляется и близко к нулю с позднего миоцена донныне; кривая разнообразия на этом участке почти точно следует кривой появлений.

Кривая разнообразия насекомых (рис. 32,а) в целом субгоризонтальна с карбона по триас и демонстрирует низкое среднее мгновенное число семейств в это время. С начала юры до позднего эоцена увеличение числа семейств близко к линейному. Кривая накопленных появлений (рис. 32,б) весьма примечательна: на всем интервале от среднего карбона до позднего эоцена эта величина в общем линейна. Локальные отклонения от линейности характеризуют колебания наблюдаемой скорости появления около средней, но эти отклонения в значительной мере определяются неравномерной изученностью древних энтомофаун. Суждение о действительной роли колебаний скорости появления семейств затруднено, но совершенно очевидно, что при более равномерной изученности отклонения от линейности должны быть меньше. Более систематический характер имеет только явно повышенная наблюдаемая скорость появления в артинско-казанское время (здесь роль материала из таких местонахождений как Элмо, Чекарда, Калтан и Союна нуждается в специальном анализе).

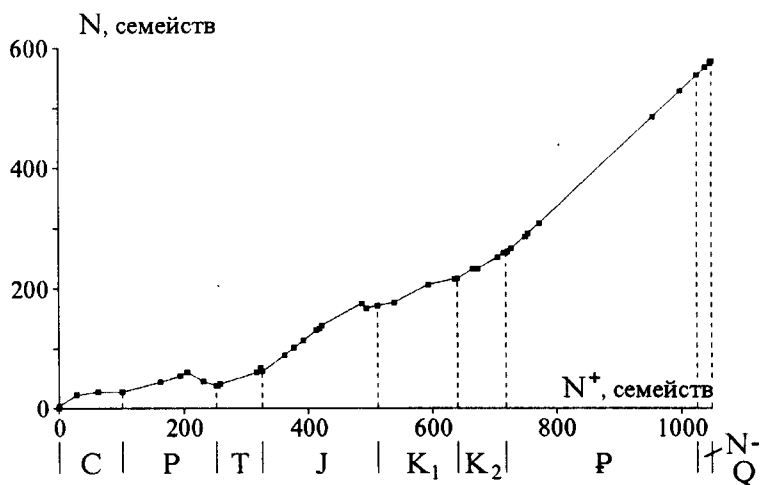


Рис. 33. Изменения разнообразия насекомых в координатах число появившихся семейств - мгновенное число семейств

Вымирание семейств насекомых (рис. 32, в) с середины карбона донныне очень обобщенно описывается в целом выпуклой кривой, становящейся ближе к современности почти горизонтальной. Уменьшение скорости вымирания при этом не монотонное, и на графике можно видеть несколько характерных участков. Наибольшие скорости вымирания свойственны перми, далее выделяются периоды пониженной скорости вымирания с нория по келловой и повышенной с оксфорда по апт. Сочетание невысокого разнообразия в карбоне и перми с повышенными в целом скоростями появления и вымирания семейств означает ускоренное обновление энтомофауны в палеозое (особенно в перми) по сравнению с более поздним временем.

Общая картина эволюции разнообразия семейств насекомых может быть несколько дополнена в результате анализа кривой накопленное число семейств - мгновенное разнообразие (рис. 33). В отличие от кривой разнообразия с временной осью здесь более отчетливо отделяется палеозойская часть. Триасовый участок весьма своеобразен в связи с крайне неравномерной изученностью триаса: громадное появление семейств в его средней части обязано уникальной фауне Мадыгена, выявленные появления семейств до ладина и после карния сравнительно с Мадыгеном малочисленны и вряд ли представительны. Минимум на границе триаса и юры по этой причине устанавливается не вполне убедительно. Ранне-среднеюрское развитие характеризуется стабильно высокой нормой накопления новых семейств, которая уменьшается к началу мела, затем вновь возрастает к кайнозою. Сходное изменение наклона кривой можно было видеть и для амфибиотических насекомых (рис. 29, д). Кривая не выявляет сколько-нибудь обращающих на себя вни-

мание событий в конце раннего мела и в маастрихте.

Таким образом, в эволюции самой разнообразной наземной группы - насекомых - можно видеть выраженный минимум разнообразия на границе перми и триаса, явно разделяющий палеозойскую и мезокайнозойскую фауны, и предполагать обособленность также триасовой фауны. Оба минимума синхронны таковым в морской и пресноводной биотах.

Тогда как насекомые в целом дают обобщенную картину эволюции экосистем, отдельные их группы обнаруживают иное поведение и при должном подборе могут осветить эволюцию отдельных экосистем или их уровней. Подобный подход можно видеть на примере эволюции разнообразия самых крупных отрядов насекомых - жуков, равнокрылых хоботных, перепончатокрылых, двукрылых, бабочек, а также комплекса отрядов, близких к палеодиктиоптерам (*Palaeodictyoptera*, *Protohymenoptera*, *Diaphanopteroidea*, *Archodonata*) (рис. 34). Последние дают одновершинную кривую с пиком перед концом карбона и вымиранием в казанском ярусе (рис. 34, а). Их представители, по-видимому, не известны после ранней казани. Наиболее близкую к общей картину эволюции разнообразия имеют жуки (рис. 34, в). Здесь можно видеть снижения разнообразия между пермью и триасом, триасом и юрой и неизменение разнообразия в альбе; мел-палеогеновый кризис не выражен. Рост разнообразия со среднего триаса донныне близок к линейному, если исключить позднеэоценовую ступень (балтийский янтарь). Наибольшие отклонения от линейности приходится на ранний и поздний мел. Сходство эволюции разнообразия жуков с генерализованной кривой, по-видимому, определяется разнообразием их экологии.

Следующую по близости картину дают перепон-

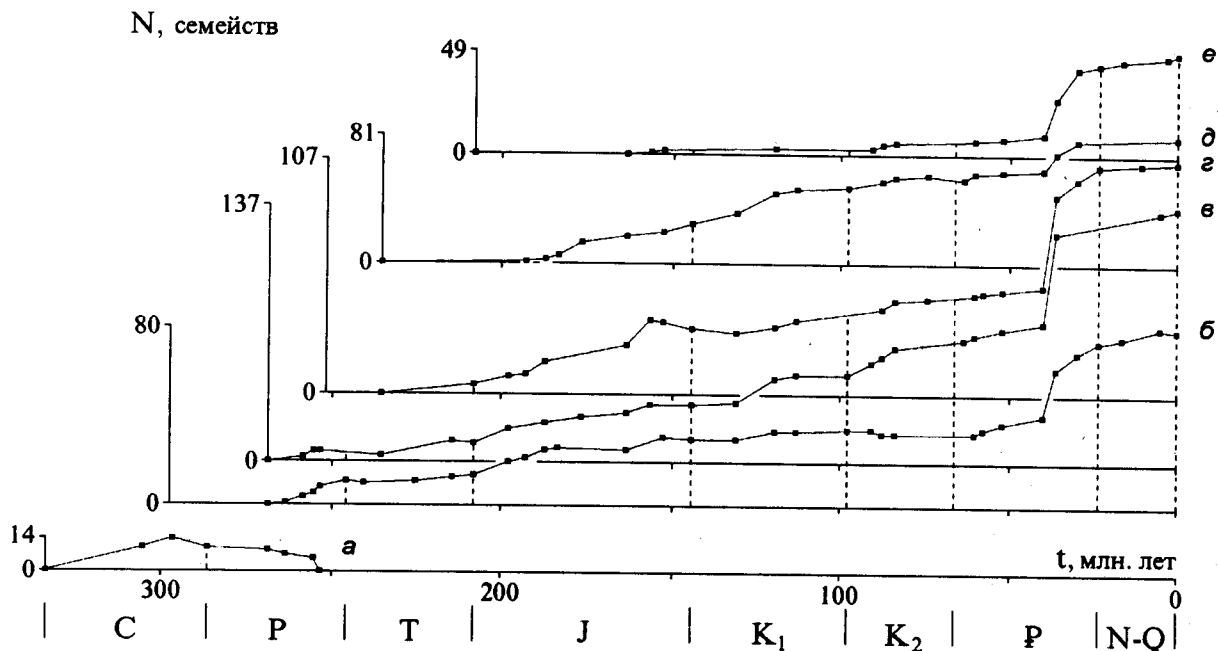


Рис. 34. Изменения числа семейств в наиболее крупных группах насекомых: а - палеодиктиоптерные насекомые, б - полужесткокрылые, в - жуки, г - двукрылые, д - перепончатокрылые, е - чешуйчатокрылые

чатокрылые (рис. 34,д). Они возникли в триасе и были представлены тогда единственным семейством, так что изменения разнообразия между триасом и юрой обнаружить невозможно. Выражены снижение скорости роста разнообразия между ранним и поздним мелом и небольшое уменьшение разнообразия между мелом и палеогеном. Время наибольшего роста разнообразия - конец первой половины юры и конец юры-ранний мел. Необходимо отметить относительно слабый прирост разнообразия за счет балтийского янтаря: большая часть наличного разнообразия на семейственном уровне сформировалась к середине мела.

Значительно отличается от общей картины эволюция разнообразия бабочек (рис. 34,е) и равнокрылых хоботных (рис. 34,б). Возникнув в триасе или юре, бабочки долго оставались редкими и экзотическими насекомыми. Их разнообразие лишь немного увеличивается после появления покрытосеменных, хотя принадлежащие их гусеницам мины на листьях древних покрытосеменных встречаются довольно часто. По-настоящему расцвет бабочек начинается только после распространения травянистых покрытосеменных перед концом палеогена. Интересно, что в отличие от большинства групп насекомых бабочки продолжают увеличивать свое разнообразие и в конце кайнозоя, причем быстрее, чем в его начале.

Равнокрылые хоботные в отличие от жуков быстро наращивают в перми свое разнообразие. И да-

лее они почти не снижают или даже не снижают его вовсе в моменты уменьшения разнообразия насекомых в целом. Их разнообразие немного уменьшается лишь в начале триаса и в поздней юре. Изменения на границе мела и палеогена известны недостаточно. Эта группа в наибольшей части связана с растениями и ее анализ должен проходить параллельно с рассмотрением эволюции растений.

Сильнее всего отличается кривая изменений разнообразия двукрылых (рис. 34,г). Как и бабочки, они возникли в триасе, их разнообразие росло в конце триаса и юре, но особенно сильно в начале поздней юры, после чего снижалось до середины неокома, затем медленно прирастало вплоть до резкого скачка в балтийском янтаре. Заметный рост продолжался и после этого. Ни один из известных кризисов на разнообразии двукрылых на семейственном уровне не повлиял.

Таким образом, сравнивая эволюцию разнообразия крупнейших отрядов насекомых, сильно отличающихся по эволюционной истории и экологии, можно констатировать, что главные особенности, свойственные насекомым в целом можно увидеть и у них, хотя конкретные проявления этого процесса могут сильно отличаться. Выявление этих отличий может быть весьма интересно для анализа эволюции соответствующих таксонов, привлекая внимание к ее ключевым моментам. Ход эволюции разнообразия отдельных отрядов тем более сходен с общей картиной диверсификации всех насекомых, чем

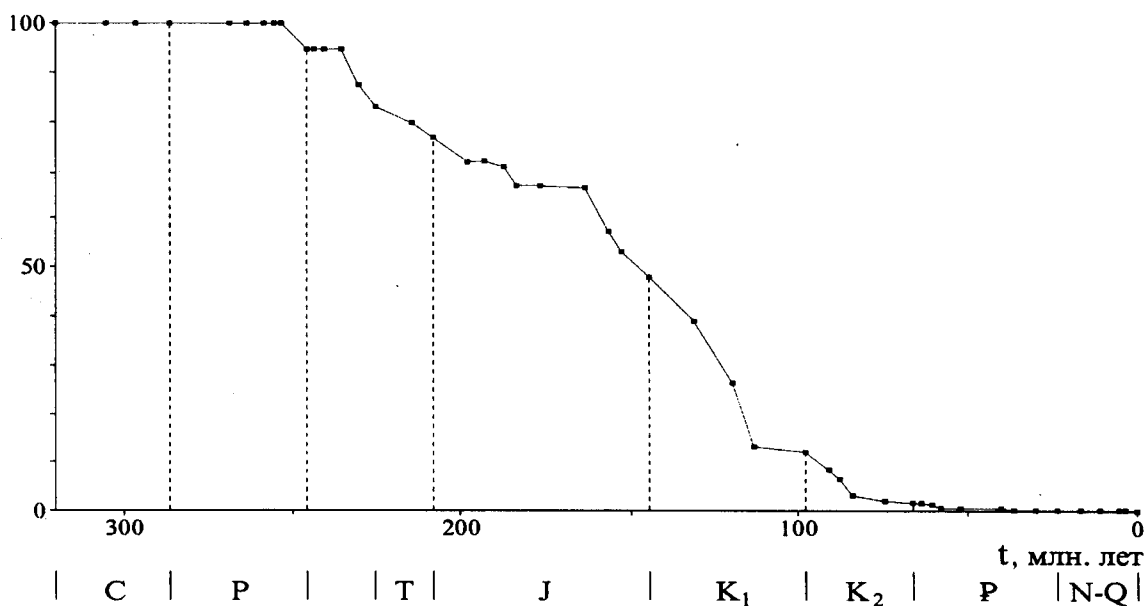


Рис. 35. Доля вымерших семейств насекомых (обратная лайеллевская кривая)

более разнообразна экология группы, и весьма своеобразен в группах с однообразной экологией.

Еще одной важной характеристикой эволюции разнообразия насекомых является формирование их современной фауны. Оно может быть проиллюстрировано с помощью обратной лайеллевой кривой - графика процента вымерших семейств (рис. 35). В палеозое все семейства вымершие. Число не доживших донныне семейств падает во второй половине триаса, затем довольно медленно (до 70%) в ранней и средней юре, затем быстрее в поздней юре (до 50%) и в раннем мелу (до 13%). К середине позднего мела вымерших семейств практически не остается. В альбе снижение доли вымерших семейств мало, что приводит к резкому излому кривой. Таким образом современная семейственная структура насекомых сформировалась в середине мелового периода около 100 миллионов лет назад.

Аналогичная процедура была проделана для наблюдателя, находящегося в начале юры. Картина оказалась удивительно сходной (рис. 36), демонстрируя сначала медленное уменьшение процента вымерших семейств в ранней перми, затем резкое падение к границе палеозоя и мезозоя, постоянную долю вымерших семейств до среднего триаса и их почти полное исчезновение в начале позднего триаса.

Было подсчитано среднее время существования вымерших и доживших донныне семейств. У вымерших оно оказалось намного меньше, чем у ныне существующих - 33,2 против 86 миллионов лет. Этот результат частично может быть связан с существованием так называемых «практически вымерших»

семейств, то есть семейств, на долгое время исчезнувших из геологической летописи в связи со значительным сокращением численности или изменением экологии, затрудняющим их захоронение. Если такое семейство и известно в современной фауне, то для палеонтолога оно оказывается вымершим гораздо раньше. При этом продолжительность жизни ныне существующих семейств будет продлеваться по сравнению с полностью вымершими и не найденными ныне. Однако большую роль, по-видимому, играло огромное число очень короткоживущих семейств, существовавших в раннем мезозое и особенно в палеозое.

Высокое таксономическое разнообразие насекомых, разнообразие их экологии, их тесные взаимные связи с другими компонентами экосистем, приуроченность в распространении к весьма мелким компонентам ландшафта позволяют получить общую, интегративную характеристику динамики разнообразия наземных экосистем и через нее данные о стабильных и критических состояниях биосферы и некоторых общих принципах обеспечения ее устойчивости.

Для сравнения с изменениями разнообразия насекомых на рис. 37 (Benton, 1993) представлено изменение во времени семейственного разнообразия сосудистых растений, подавляющее большинство которых является наземными формами, так что график может считаться представляющим разнообразие наземных растений. Можно видеть, что практически график состоит из трех частей: подъем в позднем девоне - карбоне с падением в перми,

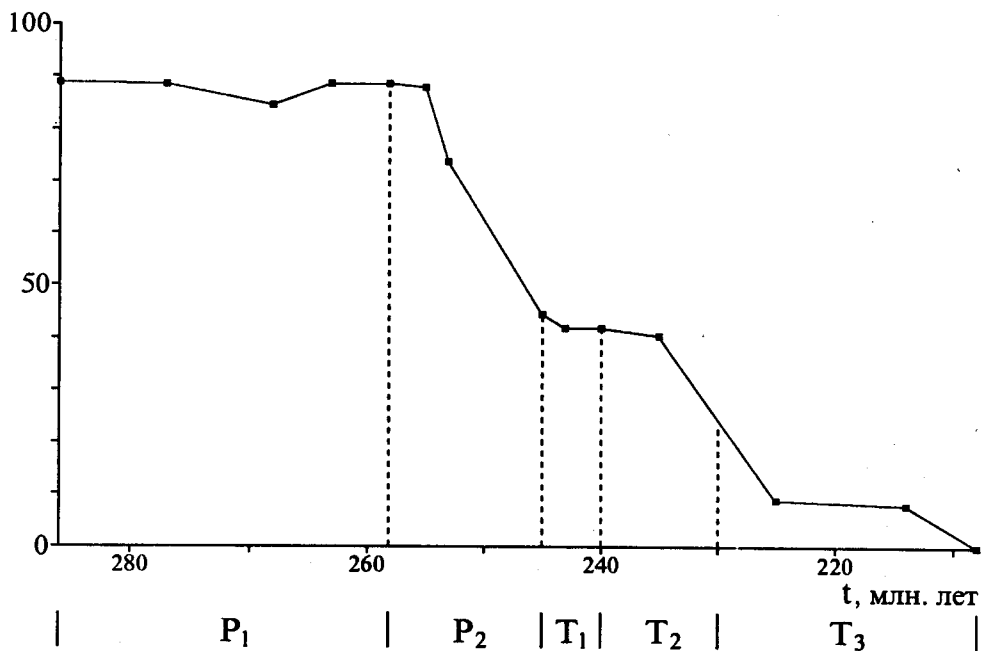


Рис. 36. Доля семейств насекомых, вымерших к началу юры

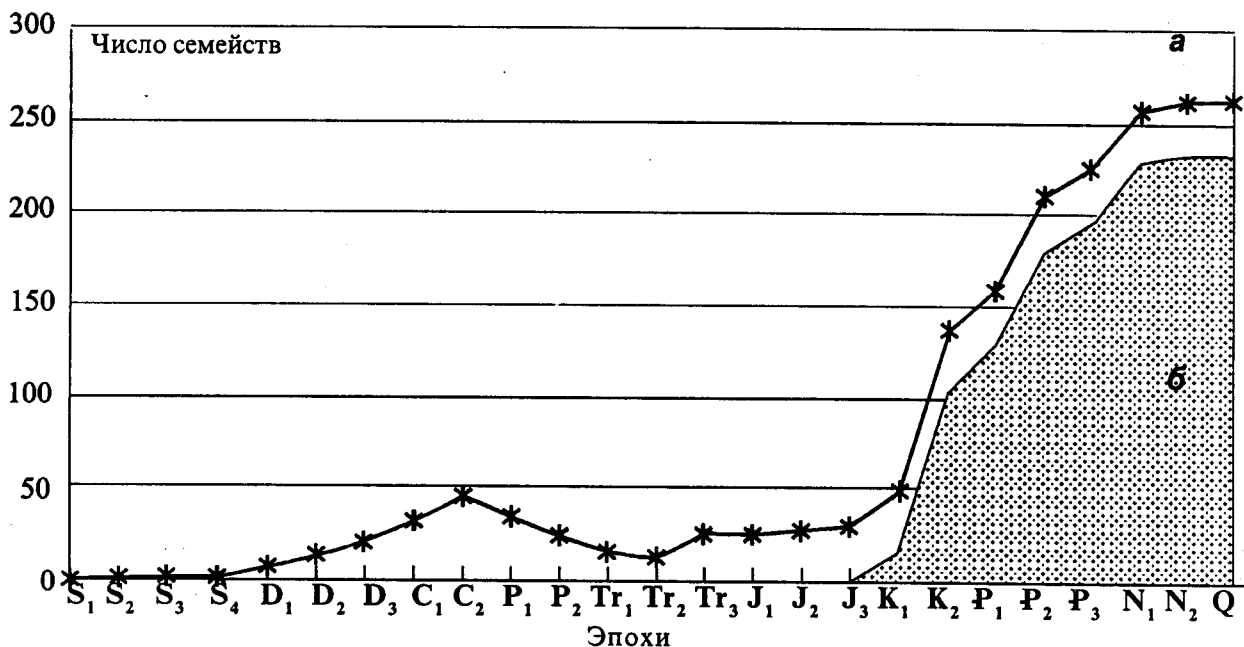


Рис. 37. Число семейств сосудистых растений, существование которых выявлено в течение эпох (Benton, 1993): а – все сосудистые растения, б – покрытосеменные

стабильное разнообразие в триасе-юре, резкий подъем в мелу-кайнозое. Последний рост разнообразия определяется исключительно ростом разнообразия цветковых растений, при этом разнообразие споровых и голосеменных растений остается практически неизменным, то есть на семейственном уровне не происходит вытеснения этих растений

покрытосеменными, несмотря на то, что последние занимают большую часть поверхности суши. Необходимо отметить резкую разницу в разнообразии, которую имеют палеозойско-мезозойские наземные экосистемы, основанные на споровых и голосеменных растениях, и кайнозойские с широким распространением покрытосеменных. Разнообразие после-

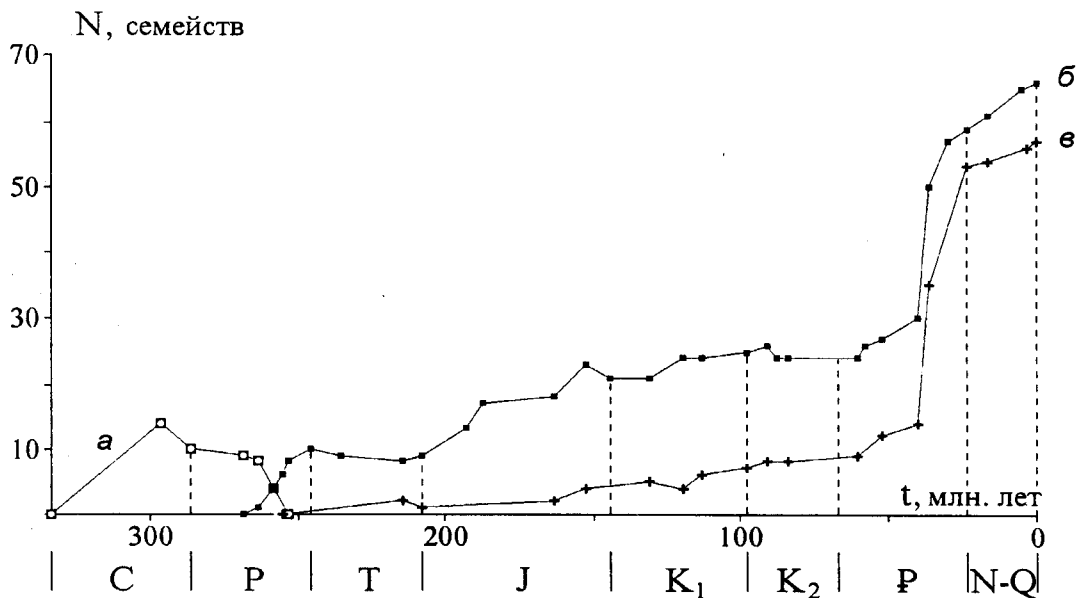


Рис. 38. Изменения числа семейств в основных экологических группах растительноядных насекомых: а - палеодиктиоптерные потребители семян, б - сосущие из сосудов полужесткокрылые, в - потребители зеленой массы растений

дних в пять раз выше, что скорее всего связано с широким распространением среди покрытосеменных энтомофилии. В экосистемах, где покрытосеменные среди эдификаторов представлены преимущественно ветроопыляемыми формами, их разнообразие существенно не превышает разнообразия голосеменных.

С меньшей определенностью из-за принятой в работе Бентона низкой детальности временной шкалы можно констатировать относительную независимость семейственного разнообразия растений от кратковременных изменений экологической ситуации. Число семейств, скорее, отражает общий достигнутый уровень экологической устойчивости, а кратковременные экологические колебания должны сказываться на разнообразии таксонов более низкого ранга.

Значительный интерес представляет сравнение роста разнообразия растений и зеленоядных насекомых (рис. 38). Разнообразие растений в мелу растет очень быстро, разнообразие зеленоядных насекомых прирастает гораздо медленнее, чем можно было бы ожидать. Это, по-видимому, связано со значительным отставанием увеличения экологической роли покрытосеменных по сравнению с ростом их таксономического разнообразия. В кайнозое разнообразие семейств зеленоядных и сосущих насекомых становится сходным, разнообразие первых сильно приросло по сравнению с разнообразием вторых, поскольку в палеозое и мезозое разнообразие зеленоядных насекомых было в несколько раз меньше разнообразия сосущих. Тем самым низкое разнообразие зеленоядных насекомых вряд ли может быть

тафономическим искажением и можно предполагать, что большую часть истории зеленые органы растений слабо потреблялись насекомыми.

На этом же рисунке показаны изменения разнообразия насекомых, близких к палеодиктиоптерам, которые, как предполагают, питались незрелыми семенами голосеменных. Их семейственное разнообразие, после пика в позднем карбоне, неуклонно снижалось, так что относящиеся сюда насекомые уже не известны во второй половине казанского времени (если только известное монгольское местонахождение Табун-Тологой (Бор-Тологой) не является верхнеказанским). Разнообразие сосущих полужесткокрылых, наоборот, неуклонно росло, не взирая ни на какие снижения разнообразия насекомых в целом. Интересно отметить разное поведение листоблошек и тлей. Листоблошки существуют с перми, самые древние остатки тлей известны в верхнем триасе, но в течение юры листоблошки абсолютно доминируют и находки тлей очень редки. В мелу, во время появления и распространения покрытосеменных, листоблошки практически не встречаются, а тли, напротив, исключительно обильны. В кайнозое, после стабилизации растительности, остатки листоблошек вновь становятся весьма обильными.

Можно констатировать, что в эволюции насекомых можно видеть те же сходства и различия по сравнению с эволюцией разнообразия морской биоты, которые были выше констатированы для населения континентальных водоемов:

1) основные минимумы разнообразия семейств,

выявленные у насекомых - пермо-триасовый и триасово-юрский - синхронны минимумам разнообразия морской биоты;

2) минимумы разнообразия насекомых менее глубокие, чем в морской биоте.

Наземные позвоночные

Результаты, полученные при изучении характера эволюции разнообразия наземных позвоночных, сильно отличаются в указанных ранее публикациях. Представленные в них кривые отображают число таксонов, существовавших на том или ином временном интервале. Критика таких традиционных кривых была дана выше, в разделе "Кривые разнообразия". Можно добавить, что эти кривые, если их показать на одном графике с кривой мгновенных разнообразий, располагаются выше последней, а разность ординат мгновенного разнообразия в начале интервала и одноименной точки традиционной кривой равна числу таксонов, появившихся в течение этого интервала. Чем детальнее используемая хронологическая шкала, тем меньше кривые отстоят друг от друга и более сходна их общая форма, но анализ конкретных событий, происходивших на небольших временных интервалах, по традиционным кривым невозможен.

Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан (1993) представили кривые числа семейств и родов наземных позвоночных, известных из эпох (рис. 39,а,б). Общий рост разнообразия, характерный для большинства групп организмов, осложняется двумя глубокими его падениями - в середине триаса и в середине юры. Эти падения разнообразия не совпадают во времени ни с какими известными кризисными явлениями. Беспрецедентна и глубина минимумов разнообразия. Был сделан вывод, что разнообразие наземных тетрапод эволюирует независимо от биоты в целом, его характер в первую очередь определяется взаимоотношениями между самими тетраподами. Анализ взаимоотношений групп показывает, что смена экологических лидеров всегда приводит к снижению разнообразия вытесняемой группы. Происходит вытеснение амфибий синапсидными рептилиями, синапсид - диапсидными, а последних - млекопитающими.

Несколько иначе выглядит кривая числа семейств наземных тетрапод, известных из веков (рис. 39,в, Benton, 1985). На ней нет столь сильных пиков разнообразия, но триасовый и юрский минимумы в общем совпадают с таковыми на кривой Каландадзе и Раутиана. В дальнейшем тем же автором было принято детальное исследование эволюции разнообразия в триасе и юре, чтобы выяснить, имело ли место единственное уменьшение разнообразия близ

границы триаса и юры или, кроме того, имели место достоверные снижения разнообразия в карнии и ранней юре (Benton, 1994).

Обе эти кривые составлены на основании сходных данных о геологическом распространении семейств тетрапод, но имеют разное временное разрешение. Их сравнение показывает, сколь сильно отличаются результаты в зависимости от этого показателя. Огромное разнообразие тетрапод поздней перми в первой из сравниваемых работ - результат сложения разнообразия нескольких фаунистических комплексов с кратко существовавшими семействами и является артефактом. В несколько меньшей степени тот же эффект сложения разнообразия не существовавших одновременно фаун можно видеть и в статье Бентона, так как на татарский ярус, имевший большую протяженность во времени, приходится несколько сменявших друг друга во времени комплексов. Если мы обратимся к достаточно хорошо изученным фаунистическим комплексам позднепермских тетрапод европейской России, то не обнаружим никакого пика, каждый из них состоит из 10-12 семейств, из которых из комплекса в комплекс переходит около половины, лишь на границе перми и триаса падение разнообразия более сильное. То же самое, хотя и в меньшем масштабе, можно видеть в конце триаса на кривой Бентона, здесь также существовало много кратковременно существовавших семейств. В первой половине юры, напротив, известны почти исключительно долгоживущие семейства, причем из некоторых ярусов (более всего из аалена) почти неизвестны конкретные находки при относительной многочисленности проходящих семейств. Для анализа подобных ситуаций М. Бентон (Benton, 1994) предложил "простой индекс полноты" (SCM) - отношение реально найденных в изучаемом стратоне или отрезке времени таксонов к сумме их и проходящих, то есть известных раньше и позже, но не для самого этого стратона, выраженное в процентах. В конце триаса и юры он обычно выше 80%, тогда как в аалене только 13% и в среднем карнии 20%. Там же показана сильная корреляция между наблюдаемым таксономическим разнообразием, SCM и числом местонахождений тетрапод.

Следует отметить, что уже при изучении эволюции разнообразия пресноводных животных по данным, предоставленным Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом, выяснилось, что изменения разнообразия пресноводных тетрапод и других пресноводных групп во многом сходны; отличия тетраподной кривой от суммарной кривой пресноводных животных в целом не больше, чем кривых по остальным группам.

На рис. 40 показано изменение числа семейств континентальных тетрапод и кривые накопленных

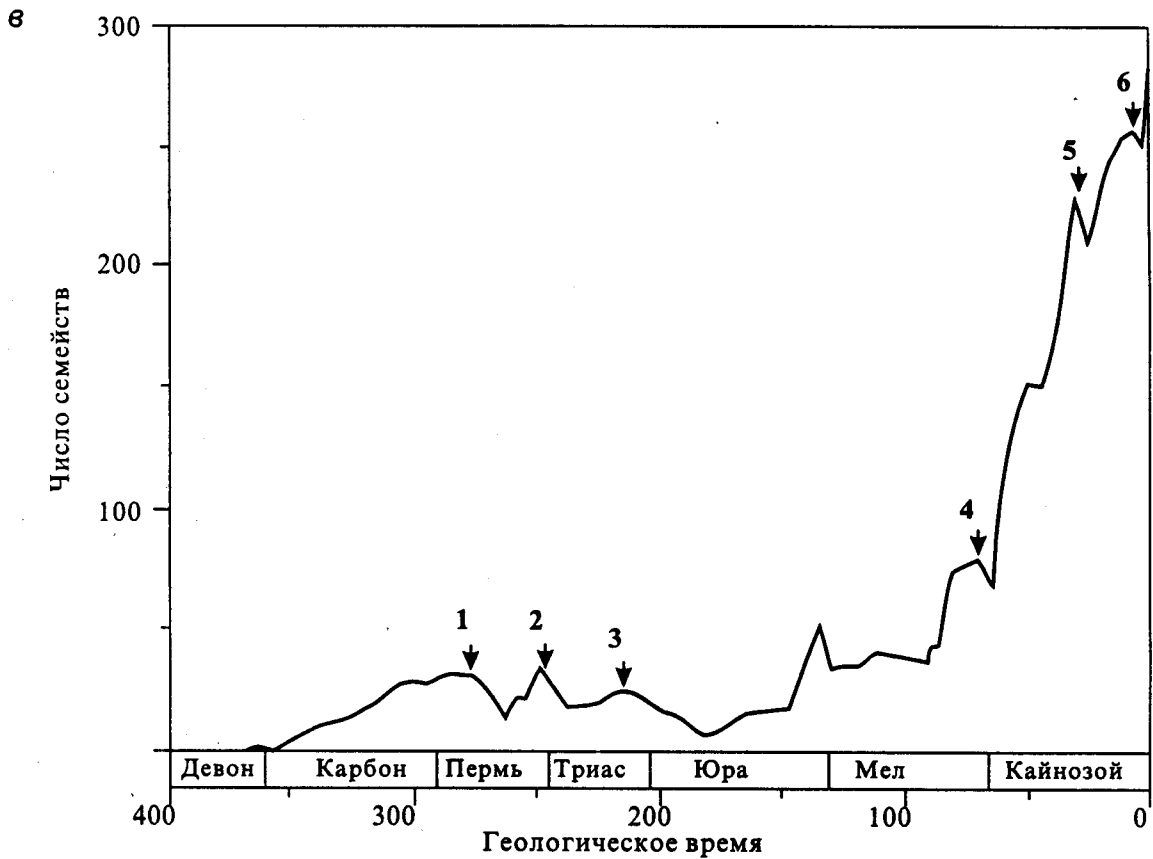
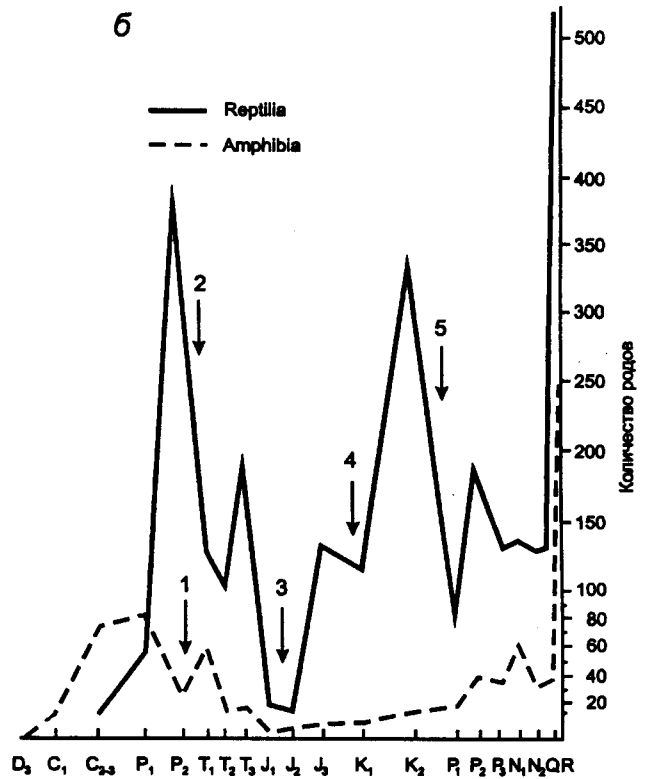
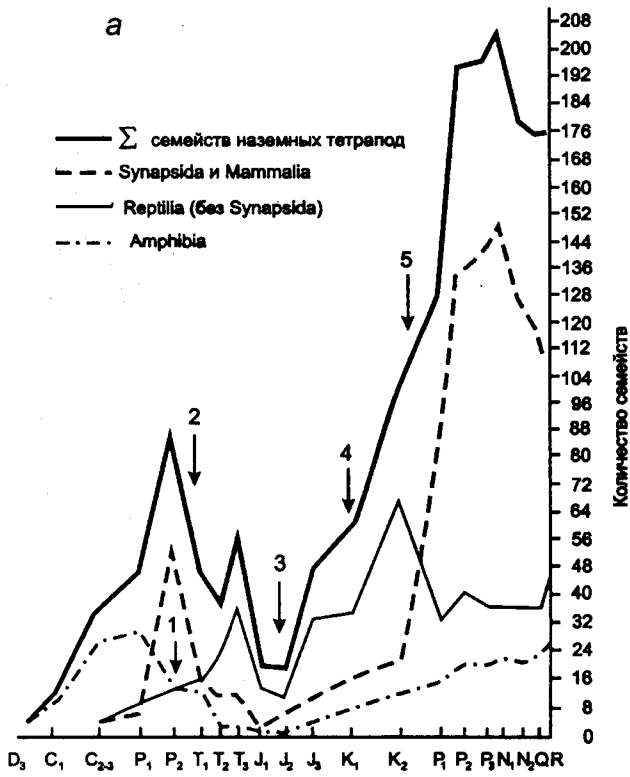


Рис. 39. Число семейств (а, в) и родов (б) наземных позвоночных, существование которых выявлено в течение: а, б - эпох (Каландадзе, Раутиан, 1993), в - веков (Benton, 1985)

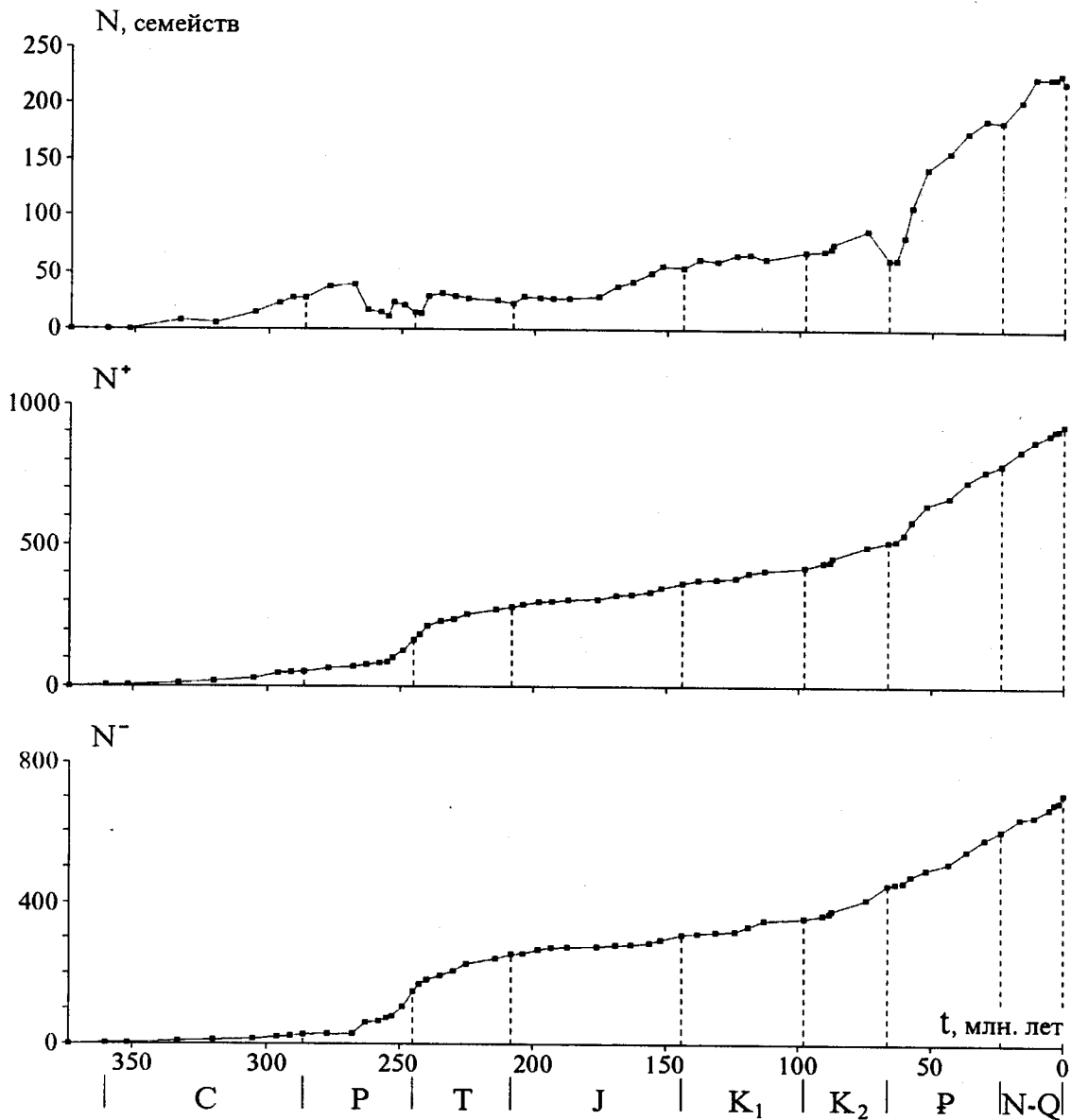


Рис. 40. Диверсификация тетрапод (без морских групп и птиц): а - мгновенное число семейств, б - число появившихся семейств, в - число вымерших семейств

появлений и вымираний семейств. Прежде всего остановимся на положении и общем характере минимумов разнообразия. Первый из них относится к границе раннего и среднего карбона и совпадает с минимумом в морской биоте. Он слабо выражен и обусловлен незначительным повышением скорости вымирания и снижением скорости появления семейств тетрапод в серпуховском веке. На графиках накопленных появлений и вымираний изменения скоростей практически не выражены, они видны при непосредственном обращении к цифровому материалу. В гжельском веке увеличение разнообразия тетрапод приостанавливается в результате уменьшения

скорости появления новых семейств при неизменной скорости вымирания. Отчетливый минимум разнообразия на границе с пермью отсутствует, у морских животных имеется слабый минимум.

В перми разнообразие тетрапод увеличивается в ассельско-сакмарское время, затем уменьшается; то же наблюдается в морской биоте. Природа дополнительного максимума в начале татарского века (разделенного здесь на две части) не вполне ясна, это может быть артефакт неоднородной изученности группы. Скорости появления и вымирания семейств закономерно повышаются в течение всего периода, последняя, кроме того, резко увеличивается в артинс-

ком веке. Пермо-триасовый минимум разнообразия сдвинут на границу индского и оленекского веков, как и у морских животных.

В триасе максимум разнообразия приходится на начало ладына, затем оно постепенно уменьшается до конца периода. На границе с юрой - нерезкий, но четкий минимум. Скорости и появления и вымирания семейств наибольшие в начале периода, затем они постепенно уменьшаются с небольшими колебаниями.

Юрская эволюция характеризуется некоторым увеличением разнообразия в самом начале периода, затем его стабилизацией на относительно низком уровне до начала бата, монотонным ростом почти до конца периода и некоторым уменьшением числа семейств в титоне с небольшим минимумом на его верхней границе. Синемюр-батская пологая депрессия не наблюдается ни у морских животных, ни у насекомых, она хорошо выражена у пресноводных позвоночных, менее отчетливо – у пресноводных моллюсков и артропод. Скорость появления и вымирания семейств очень низкая в середине периода, что сопряжено с низким индексом SCM Бентона, но поскольку ранне-среднеюрская стагнация отчетливо проявляется на кривых пресноводных животных, она не обязательно полностью определяется только дефектами палеонтологической изученности. Титонское уменьшение разнообразия происходит вследствие падения скорости появления семейств вдвое при неизменной скорости вымирания. Снижение разнообразия в титоне совпадает с уменьшением числа родов морских животных.

Меловые события состоят преимущественно в увеличении числа семейств с некоторыми колебаниями и резким снижением разнообразия в маастрихте. Необходимо отметить отсутствие у тетрапод отрицательной реакции на среднемеловое распространение покрытосеменных: некоторое снижение разнообразия фиксируется в апте, тогда как в альбе обнаруживается его увеличение.

В кайнозойе обращают на себя внимание начало интенсивной диверсификации в конце дания, а не его начале, минимум в начале миоцена, стабильное разнообразие в позднем миоцене - плиоцене и уменьшение его в плейстоцене.

Все основные минимумы разнообразия, выявляющиеся в морской биоте, совпадают с минимумами кривой разнообразия континентальных тетрапод. То же было продемонстрировано выше для животных неморских водоемов. Таким образом, основные переломные моменты в развитии животных разных сред синхронны. Это обстоятельство должно учитываться при каузальном анализе событий в окрестностях минимумов разнообразия. Особое внимание следует обратить на пермо-триасовый минимум, ко-

торый явно выделяется среди всех прочих, ограничивая во всех изученных случаях четко обособленную палеозойскую фауну. Дополнительные минимумы, появляющиеся на отдельных кривых как два слабо выраженных минимума у тетрапод в раннем мелу, могут быть связаны с разными причинами, в том числе особенностями изученности материала. Здесь важно подчеркнуть, что некоторые минимумы постоянно присутствуют на многих или всех кривых, хотя не обязательно на всех кривых представлены все минимумы (меньше всего достоверных минимумов у насекомых) и на некоторых кривых могут появляться дополнительные минимумы. Можно констатировать, что поведение разнообразия больших по таксономическому или экологическому объему групп сходно, и это сходство тем больше, чем меньше будут временные единицы.

Кривые разнообразия континентальных тетрапод отличаются от всех других, представленных в этой работе, своими наиболее общими особенностями. Другие изученные совокупности животных (все животные морской и водной неморской биот, насекомые, неморские моллюски) обнаруживают независимость скоростей появления и вымирания таксонов от разнообразия: скорости колеблются около некоторых характерных величин на продолжительных интервалах геологического времени или даже в течение почти всей истории существования совокупности (появление семейств насекомых). В развитии тетрапод такие колебания происходят около возрастающих скоростей появления и вымирания (рис. 40, б, в). Кривые накопленного появления и вымирания семейств отчетливо распадаются на две части - палеозойскую и мезокайнозойскую, каждая из них ясно демонстрирует закономерное увеличение скорости.

В полулогарифмических координатах (рис. 41) мезокайнозойская часть кривых почти линейна, палеозойскую часть тоже можно считать близкой к линейной, но лишь очень огрубленно. Накопленные появления и вымирания семейств на рис. 40 на палеозойском и мезокайнозойском интервалах характеризуются кривыми, близкими к показательным, а скорости появления и вымирания семейств приближенно описываются уравнениями

$$dN^+/dt = lN$$

$$dN^-/dt = mN$$

(*)

с постоянными удельными скоростями l и m , различными для палеозоя и мезокайнозоя. Число семейств в общем увеличивается и $l > m$, так что уменьшения разнообразия это описание не предусматривает. Оно возможно, если удельные скорости колеблются, а l и m - их средние значения. Уравнения (*) соответствуют простейшему (мальтусовскому) случаю экспоненциального роста изолированной популяции, с

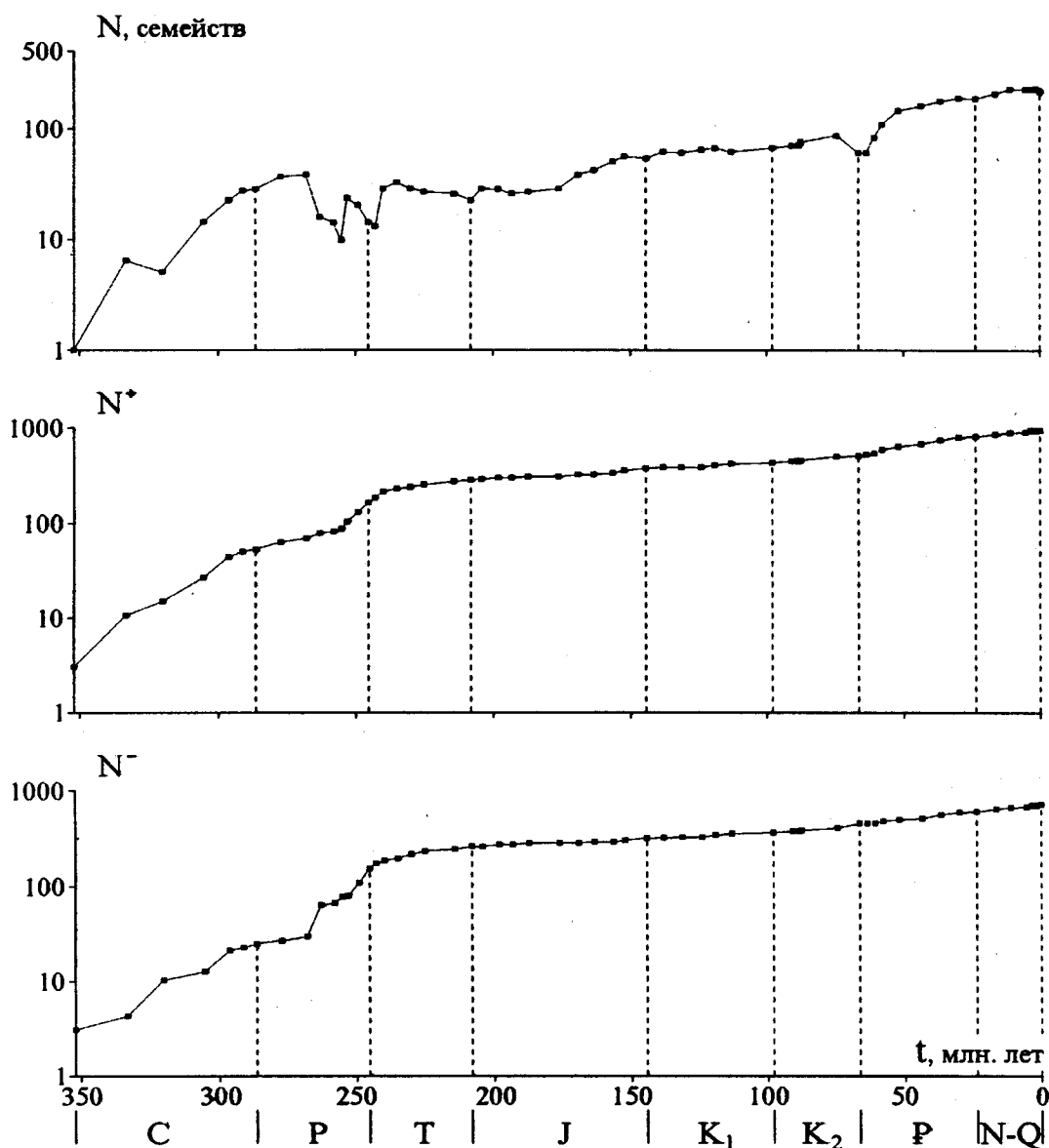


Рис. 41. Диверсификация тетрапод (без морских групп и птиц) в полулогарифмических координатах: а - мгновенное число семейств, б - число появившихся семейств, в - число вымерших семейств

которого обычно начинают изложение динамики популяций. Экспоненциальный рост разнообразия тетрапод ранее указывался Бентоном (Benton, 1994).

Более точное описание диверсификации тетрапод можно получить, добавляя в уравнения (*) слагаемые, пропорциональные N^2 . В таком описании процесса неограниченное увеличение разнообразия сменяется более реалистичным ограниченным логистическим ростом, но длительное время в начале процесса количественное отличие его от мальтусовского роста весьма незначительно.

На рис. 42-44 показаны раздельно кривые для наземных и пресноводных групп тетрапод. Наземные группы (около 600 семейств) демонстрируют те

же основные особенности развития, что и все тетраподы вместе. Это объясняется преобладанием наземных семейств в составе класса (кроме ранних этапов его эволюции). Поэтому представляет интерес общий тип диверсификации отдельно пресноводных тетрапод (рис. 44). Они характеризуются пологими кривыми накопленных появлений и вымираний на мезокайнозойском временном интервале, отчетливо спрямляющимися в полулогарифмических координатах.

Биологическая интерпретация экспоненциального роста разнообразия следующая. Общее описание скорости появлений или вымираний (событий) может быть дано в предположении, что биотические

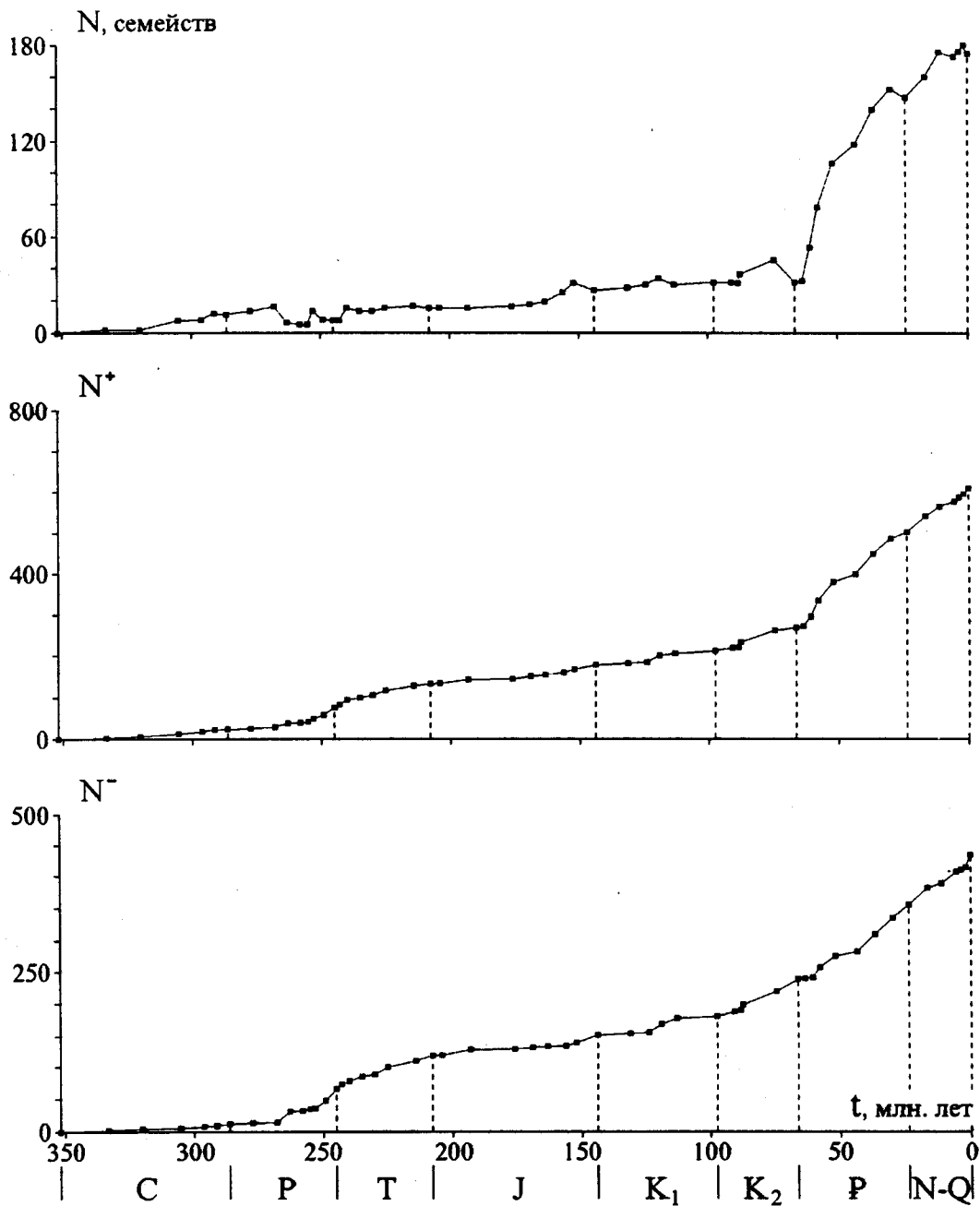


Рис. 42. Диверсификация наземных тетрапод: а - мгновенное число семейств, б - число появившихся семейств, в - число вымерших семейств

отношения представителей разных таксонов могут влиять на эти скорости. Тогда мгновенная скорость описывается суммой $\sum a_i N^i$, где i принимает значения от 1 до некоторой величины, не большей $N/2$. Слагаемые формируются следующим образом. Таксонам можно приписать разную вероятность события в зависимости от их положения в системе биотических отношений. Если существуют таксоны, для которых никакие биотические отношения внутри

изучаемой совокупности не влияют на вероятности событий, их вклад в общую скорость будет $v_1 q_1 N$, где v_1 - удельная скорость, q_1 - доля таких таксонов. Вклад в общую скорость пар таксонов, взаимовлияющих в отношении вероятности событий, если никакие другие связи внутри изучаемой совокупности не влияют на эти вероятности, будет $v_2 q_2 M(M-1)/2$, где $M = (1 - q_1)N$ - число таксонов, способных сформировать пару, $M(M-1)/2$ - число возможных пар

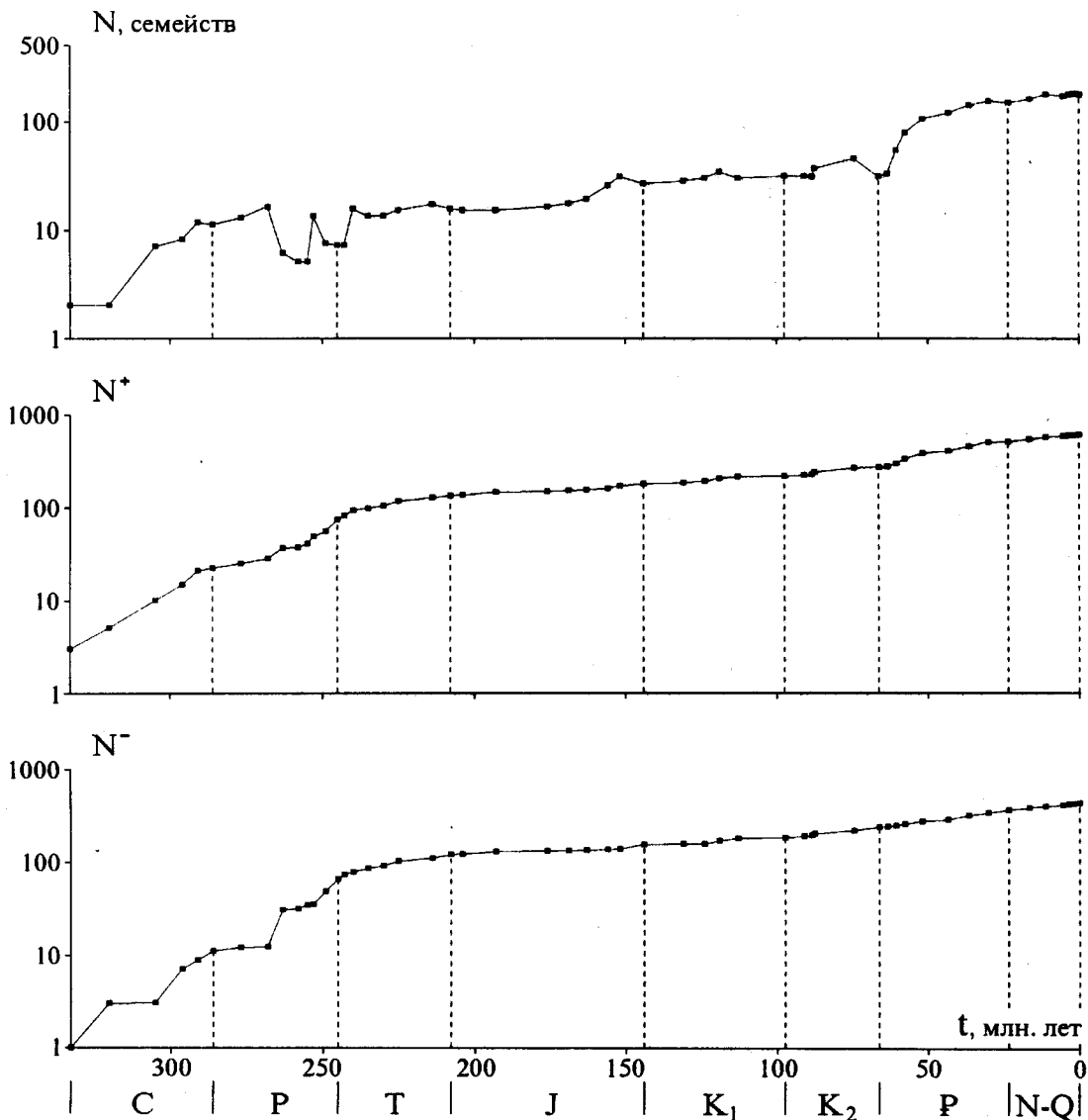


Рис. 43. Диверсификация наземных тетрапод в полулогарифмических координатах: а - мгновенное число семейств, б - число появившихся семейств, в - число вымерших семейств

(число сочетаний из M по 2), q_2 - доля реально формирующихся пар из числа возможных. Продолжая аналогичным образом для групп из 3, 4, ... взаимодействующих таксонов, можно получить полное описание скорости; $q_i = 0$ для больших i . Слагаемые $a_i N^i$ могут быть получены раскрытием числа сочетаний для каждого i .

В случае экспоненциальной скорости вклад членов выше первой степени не улавливается. Это возможно, если межтаксонные отношения внутри рассматриваемой совокупности не меняют (или лишь очень незначительно меняют) вероятность дивергенции или вымирания таксона, а основные связанные с этим процессы проходят в самих таксонах или в зависимости от их индивидуальных связей с биоти-

ческой и абиотической средой ($v_1 = 1, v_i = 0$ для всех $i > 1$). При описании эмпирически выявленной общей тенденции в диверсификации тетрапод удельные скорости v_i могут рассматриваться как постоянные, но в теории природа их стабильности нуждается в расшифровке. Кажется оправданным предположение о a_i как таких функциях N , что $\sum a_i(N)N^i = \epsilon N, \epsilon = \text{const}$. Это условие осуществляется в простейшем случае $a_i(N) \sim N^{1-i}$ и в ряде других зависимостей $a_i(N)$.

Таким образом, имеется четыре мыслимых варианта интерпретации экспоненциальных скоростей: постоянные или переменные a_i отдельно для появлений и вымираний. Для обоих событий постоянным a_i соответствует $v_1 = 1$, переменным - сходимость суммы к ϵN , то есть довольно жесткое условие ква-

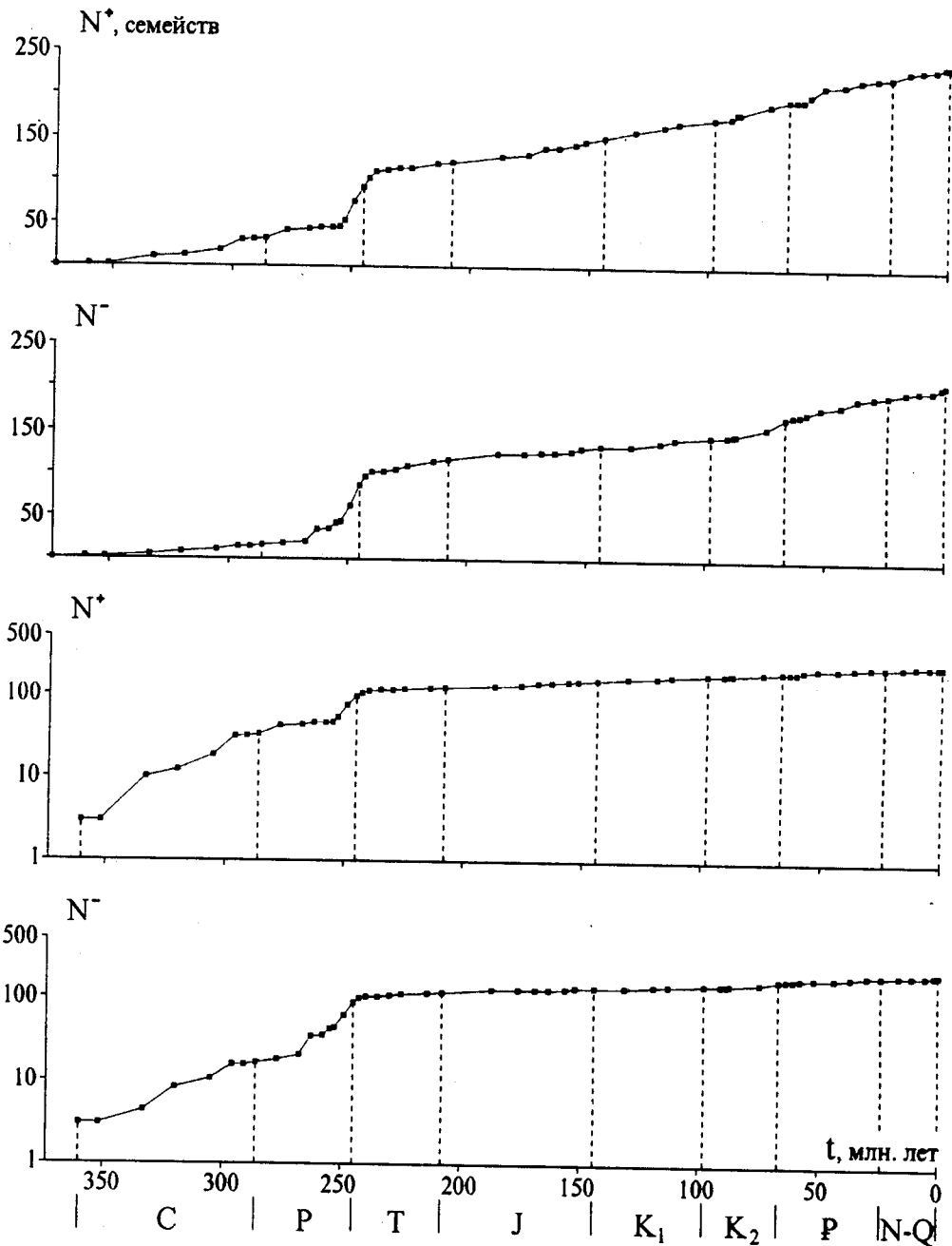


Рис. 44. Появление (а, в) и вымирание (б, г) семейств неморских водных и амфиботических тетрапод: а, б - в обычных координатах, в, г - в полулогарифмических координатах

зине зависимости, которому должны удовлетворять величины $v_i q_i$ и соответствующие им структуры биотических связей. Предпочтительным является вариант переменных a_i , а поскольку группы таксонов, описываемые долями q_i , предположительно одни и те же и для появлений и для вымираний, то это относится и к появлению новых таксонов.

Для постоянных скоростей появления и вымирания таксонов также возможны аналогичные интерпретации. При постоянных коэффициентах a_i все члены $a_i N^i$

зависят от N , постоянная скорость возможна, если имеется только одна совокупность N таксонов, взаимодействующих каждый с каждым (все $q_i = 0$ при $i < N$), и все связи влияют на вероятность события. Это не реализуется в мгновенных состояниях глобальной фауны (многие ареалы не перекрываются), но все разнообразие может быть построенным из достаточно изолированных друг от друга групп связанных между собой таксонов, которые взаимно коадаптированы и, следовательно, специализированы. Каждая

такая группа таксонов характеризуется собственной постоянной скоростью. Скорость появлений или вымираний во всей совокупности таксонов есть сумма скоростей всех таких групп. Число групп на интервалах постоянной скорости должно быть постоянным или по крайней мере меняться существенно медленнее числа таксонов.

Прямое указание на какие-либо биологические совокупности, репрезентирующие описываемые теоретические группы, затруднительно. Скорее всего, они могут быть сопоставлены с какими-то частями биоценозов. Структура связей не может быть постоянно сохраняющейся и нарушается вследствие различных процессов, сочетающих эволюцию, миграцию и вымирание таксонов и сопряженные с ними изменения биоценозов, в связи с чем возникают колебания скоростей различного масштаба вплоть до крупных биоценологических кризисов, когда нарушения структуры связей распространяются на целые биоты и возможно всю биосферу. Может быть, но не является обязательным влияние внешних спусковых причин. Эта картина очень близка к представлениям о когерентной и некогерентной эволюции и биоценологических кризисах (Жерихин, 1987; Каландадзе, Раутиан, 1993), использующим экстраполяцию на геологическое прошлое выводов современной биоценологии. Экстраполяция является несколько рискованной, так как по наблюдениям современных процессов затруднительно установить характерные скорости естественных (не антропогенных) процессов, изменяющих сложившиеся экосистемы. Здесь сходные представления независимо возникают из необходимости объяснить простые эмпирические результаты.

Палеонтологические данные позволяют предположить длительное существование определенной структуры биологических отношений, которая обеспечивает в общем равномерный ход диверсификации биот без взрывоподобных явлений, разрушающих их устойчивость. Длительное существование многих сообществ животных характерного состава, фиксируемое палеонтологическими исследованиями, хорошо согласуется с этим выводом. Поскольку линейный вариант кривых время - накопленное число событий объясняется на основе представления о группах специализированных коадаптированных таксонов, циклы специализации-деспециализации (Каландадзе, Раутиан, 1993) кажутся подходящим качественным описанием механизма колебания скоростей (любое изменение устоявшейся структуры биотических связей есть изменение специализации).

При такой структуре биоты вполне естественной будет частая встречаемость эволюционных параллелизмов: сходные морфогенетические ограничения в эволюции близкородственных таксонов приводят к появлению однотипных рядов форм в сходных био-

ценологических структурах. Само существование устойчивого набора структур такого типа, каждая из которых препятствует дивергенции и способствует тенденции к преобладанию филетического вымирания, стабилизирует разнообразие биоты. Возможно, длительное, с ордовика по пермь сохранение палеозойского разнообразия морских животных обусловлено влиянием подобных факторов, а резкий рост разнообразия в ордовике сопряжен с перестройкой и увеличением числа сообществ при формировании ярусности бентоса (Ausich, Bottjer, 1985).

Тенденция к стабилизации разнообразия наблюдается у морских животных в кембрии и ордовике - перми. Во всех других изученных случаях, в том числе у морских животных в мезозое и кайнозое, происходит увеличение разнообразия при независимых от него скоростях появления и вымирания. Поэтому более реалистичным представляется описание процесса на основе зависимых от N величин a , с условием $\sum a_i(N)N^i = \epsilon = \text{const}$. Здесь нет столь жестких требований к структуре биоты и ограничений в отношении роста числа групп и числа таксонов в группах, но тоже подразумевается насыщенность биоты связями и их очевидная роль в возникновении колебаний и скоростей и разнообразия. Влияние на ход диверсификации палеогеографических перестроек в описанной схеме естественно интерпретируется через изменение условий миграции, то есть сложившейся структуры биотических связей, что полностью соответствует традиционным представлениям палеонтологов.

Два разных случая зависимости время - накопленное число событий, близкий к экспоненциальному и линейный, в модели с постоянными коэффициентами связываются с двумя экстремальными ситуациями: отсутствием влияния (на вероятности появления и вымирания) отношений между представителями разных таксонов и облигатным их влиянием в некоторых совокупностях таксонов, выступающих в эволюционном плане как единое целое. Удобно рассматривать оба случая как некоторые идеализации, напоминающие группировки и сообщества в теоретической биоценологии (Алехин, 1986), тогда как реальные биоты и крупные таксоны характеризуются промежуточной организацией связей. Интерес представляют, во-первых, условия, при которых диверсификация развивается по двум типам, имитирующим оба идеальных варианта, и во-вторых, накопление эмпирических данных о распространенности этих вариантов, а также встречаемости и частоте других типов кривых время - накопленное число событий. Пока кривые другого вида не выявлены, кроме кембрийской части кривых для морских животных (рис. 8). На рис. 27,б и 32,в показаны кривые накопленных вымираний для пресноводных

животных и насекомых, обнаруживающие замедление вымираний к современности, слабое в первом случае и отчетливое во втором. Замедление может быть связано с влиянием знаний современной фауны, затрудняющим изучение диверсификации древних животных.

В экологии (Свирижев, Логофет, 1978) взаимосвязи между популяциями, составляющими сообщество, принято описывать матрицей связей (матрица сообщества). Продемонстрировано, что система может становиться неустойчивой, когда ее насыщенность связями слишком велика (неустойчивость понимается как вытеснение некоторых популяций из сообщества; увеличения числа популяций экологические модели не предусматривают). Общее сходство подходов к описанию связей в экологии и в изучении диверсификации ископаемых организмов должно сопровождаться аналогиями основных структур

и процессов и неудивительно, что изучение эволюции разнообразия вынуждает отказаться от ее описания на основе слишком жесткой системы связей. Насыщенность древних биот связями не должна быть постоянной и колеблется в циклах специализации-деспециализации.

Палеонтологические данные позволяют отслеживать общие результаты всего процесса, но матрица связей неизвестна и ее самые общие свойства должны реконструироваться. В экологии ситуация обратная: процессы прогнозируются на основе заданной матрицы сообщества (теоретически или применительно к конкретным экосистемам). Если древние биоты и современные экосистемы характеризуются сходными структурами связей, то палеонтологические данные увеличивают возможности теоретического анализа экосистем, демонстрируя существовавшие варианты траекторий развития.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Изменения разнообразия биоты в докембрии пока еще не поддаются надежному количественному анализу из-за ограниченности наших знаний и почти полного отсутствия в то время легко сохраняющихся в ископаемом состоянии организмов с минеральным скелетом. По оценке Д. Раупа (Raup, 1976a), из числа описанных в 1900-1970 гг. видов животных докембрийские составляют 0,1%, то есть не более 200. В последние годы интенсивность изучения самых древних организмов значительно возросла, и их доля среди новых таксонов, описанных в Палеонтологическом журнале, составляет уже 1,6%, но в абсолютных цифрах это менее 100. Суммарно нам известно 1-2 тысячи видов докембрийских организмов на 3 млрд. лет геологической истории, когда уже существовала клеточная биота.

Анализ имеющихся данных позволяет говорить о том, что и в докембрии имели место как вспышки разнообразия, так и вымирания организмов (Sokolov, Fedonkin, 1986; Fedonkin, 1996). В разнообразии рифейских строматолитов отмечается существенное падение на рубеже раннего и среднего каратавия примерно 850 млн. лет назад (Семихатов, Раабен, 1993, 1994, 1996). Это событие было связано с крупной перестройкой экосистем, фиксируемой и в развитии микроорганизмов. Вымирания наиболее четко фиксируются в конце рифея и в венде. На рубеже рифея и венда установлено резкое обеднение фитопланктона, вероятно, связанное с влиянием ранневендского оледенения (Vidal, Knoll, 1982). Предложены объяснения этих изменений также взаимоотношениями хищник-жертва в планктонных сообществах (Бурзин, 1994). После оледенения появились разнообразные крупные многоклеточные эдиакары фауны, которые очень быстро распространились практически глобально, но, просуществовав недолго, полностью вымерли к концу венда.

Данные о разнообразии фанерозойских морских фаун были проанализированы в работах Дж. Сепкоски и других авторов, в результате была предложена динамическая модель изменения многообразия с достижением им равновесных состояний и установлены основные моменты падения разнообра-

зия в морских фаунах (Sepkoski, 1978, 1979, 1984). Было установлено, что вымирания повторяются с периодичностью примерно в 37 млн. лет в палеозое и 26 - в мезозое и кайнозое. Основные моменты изменения многообразия оказались сходными и во время теплой и холодной биосферы.

На уровне типов и классов таксономическое разнообразие морской биоты после быстрого роста в течение кембрия и начала ордовика достигло стази-са к середине ордовика и практически оставалось неизменным на протяжении большей части фанерозоя. Это отражает тот факт, что новые планы строения, которым в основном отвечают таксоны высоко-го ранга, уже не могут возникнуть, так как эволюционный процесс быстро исчерпал возможности в этом направлении. Все (или почти все), что потенциально было возможно, уже оказалось реализовано в самом начале фанерозоя.

На более низких таксономических уровнях - семейственном и родовом - закономерности изменения разнообразия оказались совершенно иными. Основные графики, служащие исходной точкой для анализа, были получены Д. Раупом и Дж. Сепкоски (Sepkoski *et al.*, 1981; Raup, Sepkoski, 1982) и неоднократно публиковались в различных видах (рис. 45). Последние варианты опубликованы Дж. Сепкоски в 1996 г. (Sepkoski, 1996). Они отчетливо демонстрируют быстрый рост таксономического разнообразия в кембрии и начале ордовика. Этот отрезок совпадает с таковым для типов и классов. Затем на протяжении остальной части палеозоя разнообразие остается постоянным примерно на уровне 500 семейств и 1000-1500 родов, то есть достигается стазис. На рубеже перми и триаса происходит резкое снижение разнообразия (подробнее см. ниже), после чего на протяжении всего мезозоя и кайнозоя оно росло с кратковременными перерывами до величины примерно 900 семейств и свыше 4000 родов в неогене.

По поведению отдельных групп морских организмов весь массив фанерозойских семейств был разбит Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1981) на три великие эволюционные фауны: 1) кембрийскую, которая

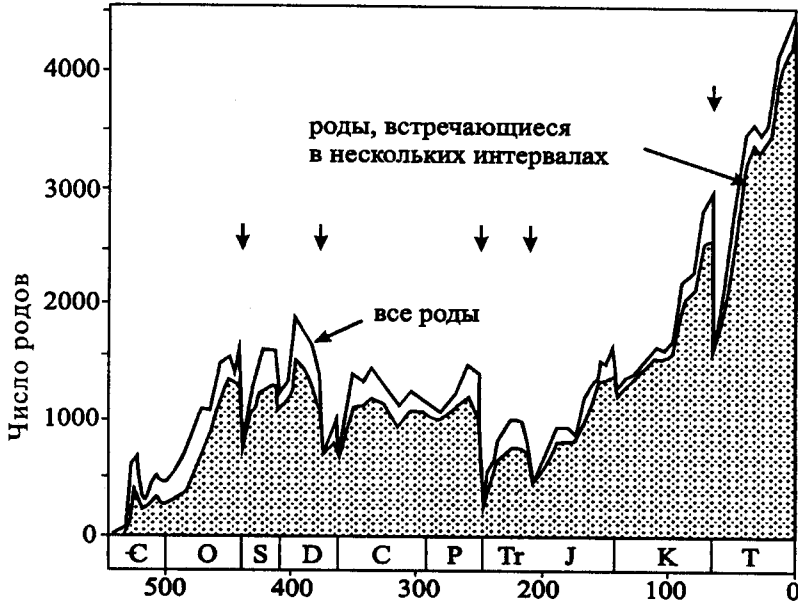
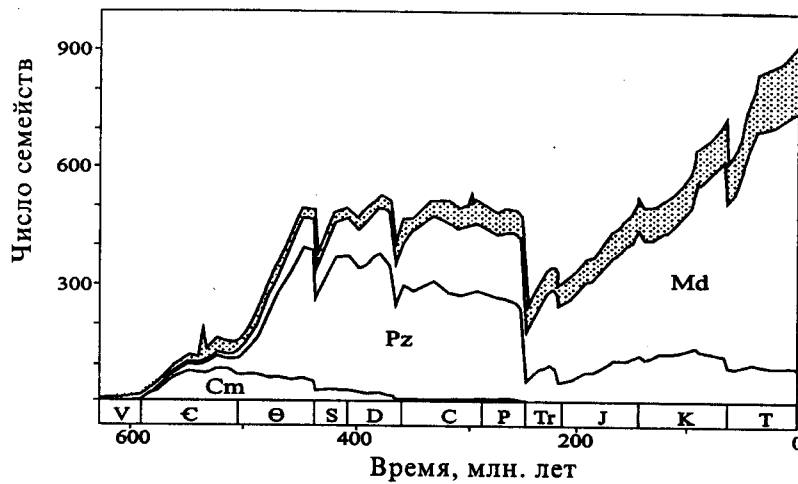


Рис. 45. Эволюция разнообразия морских животных в фанерозое: а - изменения глобального числа семейств с выделением кембрийской, палеозойской и современной великих эволюционных фаун (Sepkoski, 1982), б - изменения глобального числа родов (Sepkoski, 1996). Временная шкала по Harland *et al.*, 1990

включает семейства, появившиеся в течение кембрия, и в основном вымирающие в ордовике; 2) палеозойскую, которая состоит из большого числа семейств, появившихся в ордовике и в основном вымирающих в конце перми, хотя небольшая часть их, причем в постоянном количестве существовала и в мезозое и кайнозое; и 3) современную, к которой принадлежат семейства из групп, появившихся еще в ордовике, но обеспечивших быстрый рост разнообразия в мезозое и кайнозое.

Таким образом, весь фанерозой может быть разбит на три отрезка:

- кембрий - начало ордовика - быстрый рост разнообразия;
- середина ордовика - пермь - стазис;
- триас - ныне - рост разнообразия.

Характерно, что на кривой разнообразия не разделяются мезозой и кайнозой, различия между ними только количественные. Эта особенность была подчеркнута еще в XIX в., когда выделялись только палеозой и неозой. Причина столь принципиальной разницы эволюционных режимов между палеозоем и неозоем не ясна. Квазиравновесное поведение разнообразия в палеозое может объясняться двумя взаимокompенсирующими факторами: сначала рост разнообразия палеозойской фауны компенсировал вымирание кембрийской, а затем экспансия современной фауны компенсировала сокращение палеозойской (Courtilot, Gaudemer, 1996).

Представления об общих тенденциях в диверсификации органического мира Земли на таксономическом уровне только начинают формулироваться.

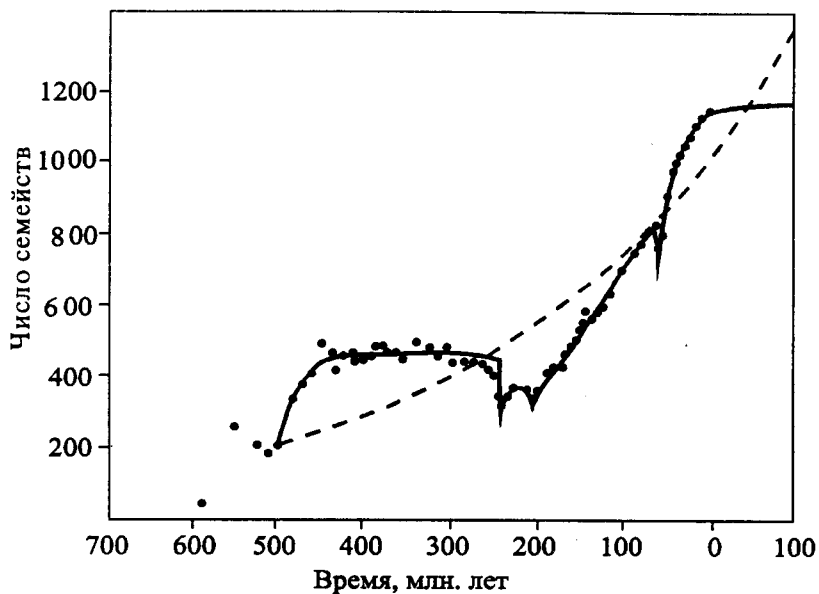


Рис. 46. Изменения числа семейств морских организмов в венте и фанерозе. Пунктирной линией показана экспоненциальная аппроксимация зависимости между уровнем семейственного разнообразия и геологическим временем, сплошной линией — по сегментам логистическая аппроксимация. По Courtillot, Gaudemer, 1996, с изменениями

А.С. Алексеев (1989а,б, 1995) считал, что должно происходить усложнение сообществ и рост числа входящих в их состав таксонов. Для всей биосферы, которая состоит из множества сообществ, число последних может в условиях стабильности почти неограниченно возрастать. Палеонтологическая летопись свидетельствует в пользу этого вывода, который был назван «законом роста разнообразия биосферы» (Алексеев, 1989б). Теоретически рост разнообразия не может быть бесконечен (если структура системы не изменяется), он должен стремиться к пределу и стабилизироваться на некотором уровне. Появление новых таксонов уравнивается вымиранием старых. Однако резкие колебания среды, которые неоднократно происходили в геологической истории нашей планеты, не раз «омолаживали» биосферу, понижая ее разнообразие. Чтобы подойти к пределу, стабильность биосферы должна сохраняться очень долго, возможно, сотни миллионов или миллиарды лет. Но и в этом случае достижение стабильности разнообразия маловероятно, так как непрерывная эволюция биологических систем (организмов) приводит к появлению все новых адаптационных возможностей (таксонов), расширяющих сферу жизни и увеличивающих ее таксономическую «плотность».

Близкую концепцию выдвинул М. Бентон (Benton, 1995). Он посчитал возможным, несмотря на принципиальную разницу между палеозоем и неозоем, аппроксимировать кривую фанерозойского разнообразия экспоненциальной зависимостью

(рис. 46). Вместе с тем разработана иная модель, согласно которой разнообразие морских организмов испытывает более или менее длительные периоды роста, описываемые логистическими уравнениями, которые прерываются кратковременными массовыми вымираниями (МВ) (Courtillot, Gaudemer, 1996).

В этой модели каждый сегмент роста разнообразия (рис. 47) определяется его начальным уровнем сразу после МВ, начальной скоростью роста и последующим уровнем равновесия. Основные выделенные сегменты: ордовик — пермь, триас — мел, юра — мел и кайнозой. Чем интенсивнее МВ, тем более высок оказывается уровень последующего равновесного разнообразия и, соответственно, интенсивнее рост числа таксонов.

Конкретные кризисные ситуации в геологическом прошлом более подробно изучаются в рамках так называемого «событийного» подхода, когда предпринимаются попытки выявить причины кризисных явлений в экосистемах геологического прошлого, характер ответной реакции многообразия системы, его снижение и последующее восстановление. Приходится констатировать, что однозначного ответа на вопрос о причинах массовых вымираний до настоящего времени не получено.

На фоне описанных выше генеральных закономерностей изменения разнообразия морских животных в фанерозе отмечаются заметные на большинстве графиков кратковременные падения разнообразия биоты. Некоторые из них могли быть настолько сильными, что следует предполагать вымирание в

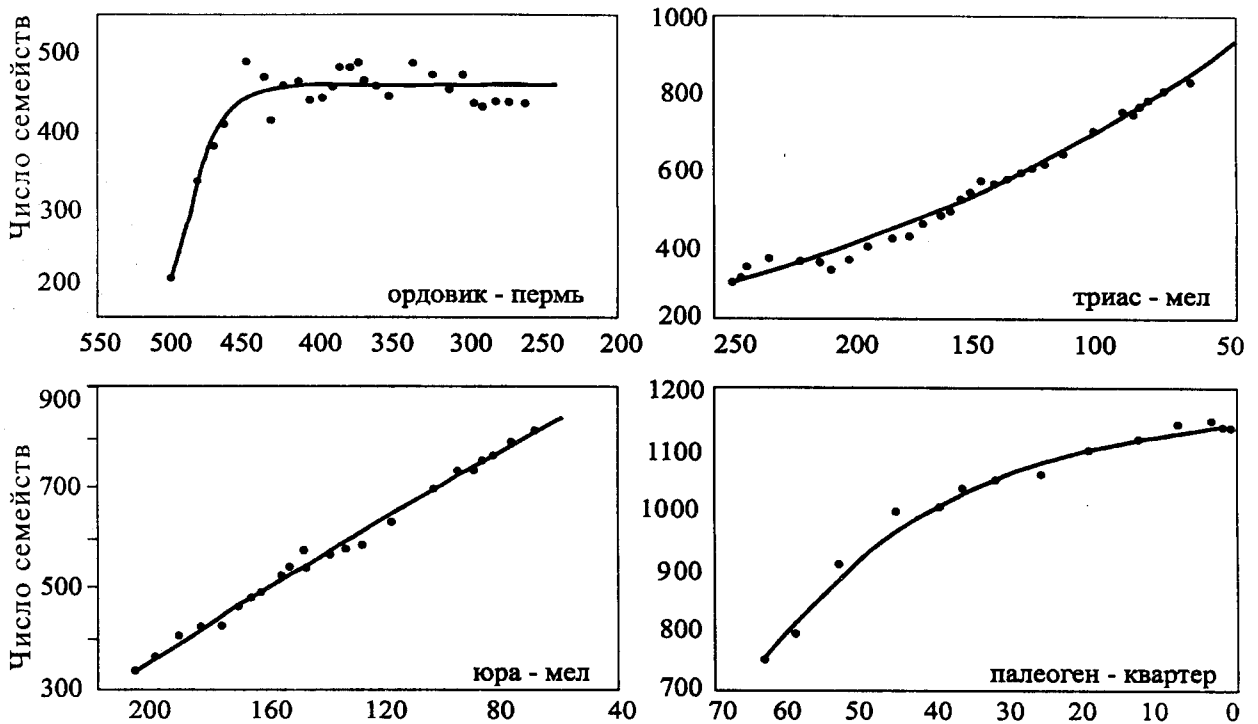


Рис. 47. Сегменты изменения глобального семейственного разнообразия и их логистическая аппроксимация (Courtillot, Gaudemer, 1996)

это время значительного числа ранее существовавших таксонов. Такие события давно получили название массовых вымираний (см. подробнее Алексеев, 1989а,б, 1995). Под МВ понимают весьма различные явления, поэтому ниже мы рассмотрим только те из них, которые отражены на кривых глобального разнообразия и которые являются важнейшими элементами глобальных биотических кризисов. Не все они одинаковы по интенсивности, длительности и другим параметрам. Поэтому не каждое событие снижения глобального разнообразия морской биоты имеет право называться настоящим массовым вымиранием.

Имеется два принципиально различных определения МВ. Одно из них используется при статистическом анализе и является чисто формальным. Согласно ему, под МВ понимается любое повышение уровня или скорости вымирания (рис. 48), отделенное минимумом от соседнего пика (Raup, Sepkoski, 1984). На графике суммарного разнообразия биоты за массовое вымирание можно принимать любое снижение разнообразия (Алексеев, 1989б). Однако негативный наклон кривой может определяться разницей всего лишь в несколько таксонов. Эта разница может зависеть от некоторых случайных обстоятельств, на самом деле падения разнообразия не было. Строго говоря, следовало бы ввести некий порог – скажем, не менее 5%, но обоснование уровня

этого порога пока не может быть дано.

Более продуктивным является содержательное определение, которое может быть сформулировано следующим образом. *Массовое вымирание - это относительно кратковременное и в масштабе геологического времени синхронное ступенчатое вымирание в ходе биотического кризиса большого числа таксонов организмов, принадлежащих различным систематическим и экологическим группам, что приводит к временному глобальному снижению таксономического разнообразия биосферы.*

Однако одни только количественные метрики, основанные на глобальных компиляциях стратиграфического распространения таксонов различного ранга и отражающие колебания разнообразия или интенсивности, скорости и вероятности вымирания, не могут быть достаточными для признания за тем или иным событием статуса МВ. Необходимо также показать, что событие МВ фиксируется в конкретных разрезах. Это позволяет установить точное положение события в стратиграфической шкале, проследить его динамику, выявить наличие следующего за ним интервала пониженного таксономического разнообразия.

Указанные выше критерии позволяют разделить все события, упоминавшиеся как МВ, на три группы: события вымирания, массовые вымирания-фантомы и настоящие массовые вымирания.

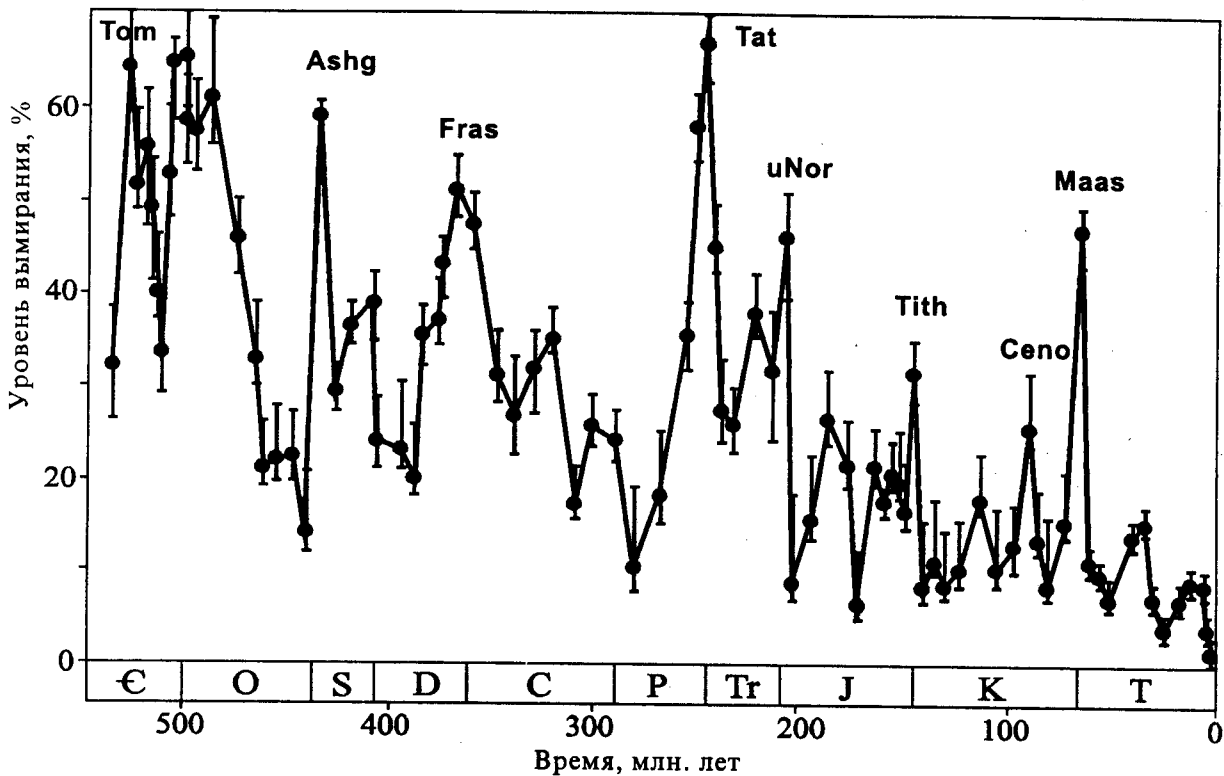


Рис. 48. Изменения уровня вымирания родов морских животных на протяжении кембрия - неогена (Sepkoski, 1996). Массовые вымирания: Tom - томмотское, Ashg - ашгилское, Fras - франское, Tat - позднермское, uNor - поздненорийское, Tith - титонское, Ceno - сеноманское, Maas - маастрихтское. Временная шкала по Harland *et al.*, 1990

События вымирания. В эту группу попадают те события, которые отмечаются в истории развития отдельных групп, но не влияют на изменения глобального разнообразия всей биоты или же снижают его незначительно. Крайний случай такого события - это вымирание одного вида. Типичные события вымирания - это события на границах так называемых «биомеров Палмера» (Palmer, 1982), где фиксируется исчезновение многих таксонов трилобитов на нескольких рубежах позднего кембрия. Среди МВ в широком смысле должны преобладать именно события вымирания и их число может быть легко во много раз увеличено.

Массовые вымирания-фантомы. Целый ряд событий, которые во многих статьях Дж. Сепкоски и Д. Раупа (Raup, Sepkoski, 1984; Sepkoski, Raup, 1986; Sepkoski, 1986 и др.) на основе количественного анализа рассматриваются как МВ, на самом деле не могут быть отнесены к таковым. Это касается смен на рубежах карбона и перми, раннего и среднего триаса, юры и мела, эоцена и олигоцена, среднего и позднего миоцена. Для данных событий невозможно определенно указать стратиграфический уровень вымирания и найти его в каком-либо разрезе. Неясно также, сопровождалась ли они периодом пони-

женного таксономического разнообразия и какова была его продолжительность. В частности, юрско-меловое вымирание было весьма плавным и постепенным, к тому же в основном оно было связано со сменой внутри одной группы - аммоноидей. Сюда же может принадлежать плинсбах-тоарское событие. По-видимому, очень длительным (весь поздний эоцен) было вымирание на рубеже эоцена и олигоцена, которое носило отчетливо ступенчатый характер (Keller, 1986). Ботомско-тойонское вымирание также может относиться к этой группе.

Характерно, что все перечисленные выше события относятся к классу малых и представляют собой сравнительно слабые возмущения. Они выделяются в группу массовых вымираний-фантомов, то есть псевдо-МВ. Это либо плохо изученные события, часто затемненные недостаточно детальной стратиграфией, либо те, которые представляют собой сгущения во времени сравнительно слабых событий вымирания различных групп без ярко выраженной стадии снижения глобального разнообразия. Возможно, дальнейшие исследования покажут, что хотя бы некоторые из МВ-фантомов действительно настоящие МВ. Иногда в таких случаях говорят о кандидатах в МВ (Hubbard, Gilinsky, 1992).

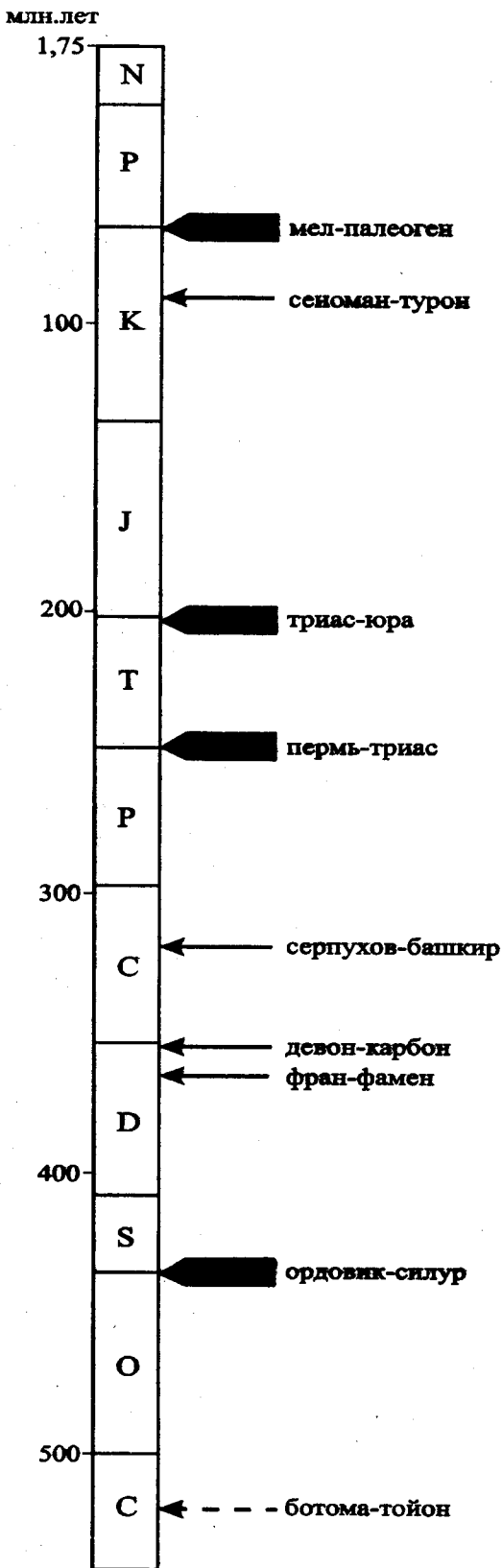


Рис. 49. Массовые вымирания фанерозоя. Временная шкала по Ж. Одэну (Odin, 1994) с исправлениями для девона и карбона по проекту глобальной хроностратиграфической шкалы Международной комиссии по стратиграфии. Жирные стрелки - великие МВ

Массовые вымирания. Полностью удовлетворяют сформулированным выше критериям МВ только 8 событий вымирания (рис. 49). Четыре из них хорошо известны как великие МВ и они не требуют дополнительных комментариев, прослеживаются как в развитии морской, так и наземной биоты, принимаются подавляющим большинством исследователей. Они включают МВ на рубеже ордовика и силура, перми и триаса, триаса и юры, мела и палеогена (McLaren, Goodfellow, 1990; Алексеев, 1989б). К ним можно добавить еще четыре МВ. Прежде всего это МВ на рубеже франа и фамена. Кроме того, в эту группу должны быть включены серпуховско-башкирское и сеноманско-туронское МВ. Хотя интенсивность вымирания для них не очень высока, все они имеют необходимые признаки МВ.

Деление МВ в их узком понимании, как оно принято в данной работе, на какие-либо группы затруднено. Генетическая классификация их невозможна, поскольку ни для одного из них не расшифрована вся цепочка причин, приводивших к биотическому кризису, неотъемлемой частью которого является МВ. Очевидно деление МВ по их интенсивности (магнитуде) на великие (great, major) и малые (minor). Вместе с тем, не исключено существование континуума внутри всего спектра событий (Raup, 1991). Пермо-триасовое МВ было экстраординарным в истории фанерозоя, изменив весь ход развития биоты, тогда как другие были значительно менее интенсивными. Потенциально возможна группировка МВ по особенностям их структуры - в зависимости от того, какие систематические и экологические группы были затронуты ими в наибольшей степени. Однако великие МВ в основном неселективны, так как абиотические и биотические градиенты были на несколько порядков выше нормы, в связи с чем преимущества одних групп организмов по сравнению с другими не могли быть полностью реализованы. Ниже приведена характеристика 13 событий, которые чаще всего упоминаются как массовые вымирания.

Ботомско-тойонское МВ. Во второй половине раннего кембрия зафиксировано весьма существенное вымирание, в основном связанное с исчезновением подавляющего большинства археоциат (Репина и др., 1964, 1994; Naimark *et al.*, 1995; Тарлецков, 1996). В эволюции этой группы во всех основных районах отмечаются два сближенных эпизода резкого сокращения разнообразия - в среднеботомское и позднеботомское время (Наймарк, Розанов, 1997). Резкая смена трилобитов и других групп фауны на этом уровне была отмечена еще в 50-е и 60-е годы на сибирских материалах (Репина и др., 1964). Недавно особое значение вымирания в конце ботомского века подчеркнул П. Сигнор (Signor, 1992). По

его оценке в это время исчезло около 80% родов. Отметим это МВ на сибирских региональных материалах также В.А. Захаров и др. (1993). Оно уверенно фиксируется в распространении хорошо скелетизированных родов (Sepkoski, 1996). Более детальный анализ провели А.Ю. Журавлев и Р.А. Вуд (Zhuravlev, Wood, 1996) на основании учета распространения 617 родов археоциат, трилобитов, брахиопод, хиолитов, моллюсков и мелкораконных фоссилий из Монголии, Сибири, и Гондваны. Отмечаются пики вымирания в середине томмота (около 40% родов), первой (около 50%) и второй (более 50%) половинах ботомского века. Фоновый уровень вымирания составляет для раннего кембрия без этих трех событий около 15%.

Ордовикско-силурийское МВ. В конце ордовикского периода вымерли многие группы раннепалеозойских морских организмов: немало табулятоморфных кораллов - отряды Sarcinulida, Lichenariida, Tetradiida и др. (Бондаренко, 1989; Большакова и др., 1994), отряды Ellesmerocerida и Ascocerida из головоногих моллюсков, отряд Agnostida из трилобитов. На уровне семейств заметные изменения произошли среди брахиопод, морских лилий и других иглокожих. Резкое вымирание установлено также у фитопланктона (Colbath, 1986). Согласно подсчетам Д. Раупа и Дж. Сепкоски (Raup, Sepkoski, 1982), скорость вымирания в ашгиллском веке, которым заканчивается ордовикский период, составляла 19.3 семейств за 1 млн. лет. Высокие значения свойственны и уровню вымирания семейств морских организмов в ашгилле (около 35%). В конце ордовика исчезло около 60 % родов морских организмов (Sepkoski, 1996).

Вымирание трилобитов в конце ордовика характеризовалось прежде всего исчезновением форм с планктонной личинкой, причем первое снижение их доли зафиксировано на рубеже лландейло и карадока (Chatterton, Speyer, 1989). В ашгилле вымирают все роды трилобитов с пелагическим образом жизни, тогда как уровень вымирания бентосных и планктонно-бентосных родов составляет около 60%.

Особенностью этого вымирания является то, что оно – единственное, происходившее на фоне “холодной” биосферы. Априори кажется более вероятным, что в “холодной биосфере” с ее психросферой, мощными полярными фронтами, регулярными перемещениями и хорошим аэрированием водной массы разнообразие должно расти, а не сокращаться.

В то же время необходимо отметить, что традиционное положение границы ордовика и силура в подошве граптолитовой зоны persculptus было изменено и поднято на одну зону выше в основание зоны acuminatus, маркируемой обширной глобальной трансгрессией. Это делает подсчеты, выполненные

по старым данным, весьма ненадежными. На самом деле кризис не совпадает с границей ордовика и силура и наибольшие изменения, связанные с вымиранием граптолитов, фиксируются в основании зоны extraordinarius (Williams, 1988; Корень, Попов, 1996). Считается, что именно на этом уровне получает развитие обедненный комплекс бентосных организмов, известный под названием «хирнантневой фауны» (Розман, 1977; Корень, Попов, 1996).

В конце ордовика появляются первые несомненные следы жизни на суше - крупные ходы, принадлежащие, скорее всего, каким-то членистым или членистоногим животным в почвах. Сокращение разнообразия пресноводных животных невелико, но заметно за счет падения числа таксонов рыбообразных.

Франско-фаменское МВ. На рубеже франского и фаменского веков фиксируется вымирание, некоторыми исследователями обозначаемое как «великое» (McLaren, 1982). Наибольшие изменения испытал морской бентос: исчезают отряды Pentamerida и Atrypida среди брахиопод, Lichida и Odontopleurida среди трилобитов. Вымирает также отряд Tarphycerida из наугилоидей. Следует отметить также вымирание телодонтов - одной из древних групп бесчелюстных. Вымирание значительного числа таксонов аммоноидей в конце франского века получило название «Кельвассерского события» (McLaren, 1982; Валлизер, 1984; House, 1985). Важной особенностью данного вымирания является также почти полное исчезновение после него в фаменском веке рифовых построек, сложенных скелетами кораллов и строматопорат. Вместо них распространяются так называемые “иловые холмы”, которые интерпретируются как следы жизнедеятельности низших, возможно, главным образом прокариотных водорослей (Reitner, Neuweiler, 1995). Уровень вымирания семейств морских животных можно оценить в 15%, а родов - примерно в 50% (Sepkoski, 1996). В развитии наземных сосудистых растений ни это, ни последующее фаменско-турнейское событие, не фиксируются (Knoll, 1984). Более детальные исследования показали, что изменения среди ряда групп, например, атрипидных брахиопод (Corpet, 1986) и строматопоридей (Stearn, 1987), происходили постепенно на протяжении живетского и франского веков. Изменения мшанок и брахиопод были проанализированы Г.А. Афанасьевой и И.П. Морозовой (1995а), А.В. Марковым и Р.В. Горюновой (1998). По этим данным, как и по кривой родового разнообразия, это МВ сливается с последующим.

В пресноводных экосистемах начинается падение разнообразия, кульминация которого совпадает со следующим минимумом разнообразия морских фаун.

Фаменско-турнейское МВ. В конце фаменского века, практически на рубеже девона и карбона, отмечен один из глубочайших кризисов в развитии амmonoидей, когда перестали существовать все клименийиды и представители большинства других ветвей этих головоногих моллюсков (Богословский, Кузина, 1984; Шиманский, 1987; Барсков и др., 1994). Существенные изменения произошли среди наутилоидей (вымирает отряд Discosorida), трилобитов (закончил свое развитие отряд Phacopida), конодонтов (вымерли доминировавшие в девоне роды *Palmatolepis* и *Icriodus*) и рыб (исчезают плакодермы). В это же время вымирает такая загадочная группа как хитинозои (Paris, Nxlvak, 1999). Как видно, по качественному характеру фаунистических изменений данное вымирание сопоставимо с франско-фаменским и лишь немного отличается от него по количественным показателям: уровень вымирания семейств составляет около 20%.

К рубежу фамена и турне приурочено одно из самых значительных падений разнообразия пресноводных организмов за счет снижения разнообразия рыб и рыбообразных.

Серпуховско-башкирское МВ. Давно известны, но до последнего десятилетия оставались в тени крупные изменения органического мира, приуроченные к середине каменноугольного периода. Отражением их реального существования является разделение в Северной Америке каменноугольных отложений на две самостоятельные системы - миссисипскую и пенсильванскую. Среди морских животных вымирание фиксируется на границе зон Eumorphoceras и Notoceras по амmonoидеям. На этом уровне исчезают гигантопродуктиды из брахиопод, большинство родов амmonoидей, большинство (до 80%) родов кораллов (Василук, 1974; Коссовая, 1995; Kossovaya, 1996) и другие беспозвоночные. Самые резкие изменения на протяжении всего карбона фиксируются в это время и среди конодонтов, когда происходила полная смена их родового состава (Барсков и др., 1980). В развитии наземной растительности в середине каменноугольного периода установлен так называемый «скачок Готана», которым обозначаются заметные изменения на видовом и родовом уровнях с вымиранием типичных ранне-каменноугольных форм.

В подсчетах Д. Раупа и Дж. Сепкоски (Raup, Sepkoski, 1982) на уровне семейств данное МВ не было отражено должным образом, поскольку этими авторами была использована шкала, включающая намюрский ярус, который представляет собой подразделение, объединяющее верхнюю часть ныне принимаемого серпуховского и нижнюю часть башкирского ярусов. Более новые подсчеты показывают, что на родовом уровне данный рубеж выделяет-

ся весьма отчетливо - вероятность вымирания примерно в 2-3 раза выше фона (Sepkoski, 1986), при этом уровень вымирания родов составляет около 35%, а семейств - около 10% (Sepkoski, Raup, 1986; Sepkoski, 1996).

Сакмарско-артинское МВ. Недавно резкие изменения морской биоты были выявлены примерно на рубеже сакмарского и артинского веков (Ingavat-Helmcke, Helmcke, 1986; Erwin, 1996; Barnes *et al.*, 1996; Левен и др., 1996). Пик вымирания в сакмарском веке достигает 40% у фузулинид и 50% у амmonoидей (Левен и др., 1996), хотя фоновые значения из приведенных данных оценить трудно. Вместе с тем, еще больший уровень вымирания зафиксирован в кунгурском (болорском) веке. Фауны начала артинского века обеднены, радиация начинается в позднеартинское время. Сакмарско-артинский кризис совпадает с глобальной регрессией. Однако это событие не распознается в данных Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1996), возможно, из-за того, что для перми последним автором подсчеты проводились только для 5 временных интервалов. Кроме того, обобщение глобальных данных затрудняется большой неопределенностью корреляций стратиграфических шкал перми для различных регионов.

В пресноводной фауне рост разнообразия прекращается (на уровне отрядов) или начинает падать (на уровне семейств) еще в конце карбона, сокращение числа семейств особенно усиливается примерно в это же время. На суше примерно тогда же начинает снижаться разнообразие тетрапод, затем оно повышается в поздней перми. Разнообразие семейств насекомых уменьшается в поздней перми.

Пермско-триасовое МВ. Конец пермского периода ознаменовался беспрецедентным по своим масштабам МВ, которое по словам Л. Ван Валена (Van Valen, 1984) «сдвинуло часы эволюции». В это время исчезло суммарно около половины семейств и свыше 90% родов морских животных (Sepkoski, 1996). Перестали существовать почти все типично палеозойские группы животных: табуляты, четырехлучевые кораллы, трилобиты, многие отряды брахиопод, мшанок и морских лилий, бластоидеи, фузулиниды и др. (Erwin, 1994, 1996).

Считается, что это вымирание было растянутым во времени либо состоявшим из двух импульсов в конце гваделупского и в конце чансинского веков (Ян и др., 1991; Stanley, Yang, 1994; Афанасьева, Морозова, 1995б; Афанасьева и др., 1998). В последней работе были проанализированы последствия кризиса для разных групп морских организмов и показано, что разницу в их поведении не удастся легко связать с различием их экологических характеристик и, следовательно, с конкурентным исключением. Точное определение хода этого МВ во времени и его

интенсивности затрудняется сложностями глобальной корреляции верхнепермских отложений (Holser *et al.*, 1986). Начало триаса, прежде всего индский век, было временем крайне низкого таксономического разнообразия, массового развития строматолитов, переносящего дизаэробные обстановки микробентоса и других устойчивых к стрессам групп организмов (Wignall, Hallam, 1992). Кораллы, палеозойские представители которых полностью вымерли в конце перми, вновь появляются в палеонтологической летописи только в начале среднего триаса, то есть спустя примерно 10 млн. лет.

Значительным в это время было падение разнообразия в пресноводных экосистемах, не превышающее, впрочем, девонско-каменноугольное. Разнообразие снижается почти во всех группах, особенно сильно среди позвоночных. Многие транзитные группы не найдены в начале триаса. Уменьшение разнообразия насекомых кажется неглубоким, так как оно растянуто на значительное время, хотя смена состава, как можно видеть на обратной лайеллевой кривой (рис. 36), была весьма резкой.

Триасово-юрское МВ. На рубеже триаса и юры наблюдалось полное исчезновение конодонтов, глубочайший кризис в развитии аммоноидей (вымер отряд *Ceratitida*) и наутилоидей (исчезли *Orthocerida*). Существенные изменения испытали замковые брахиоподы (вымер отряд *Athyridida* и произошла почти полная смена родов), двустворчатые моллюски и другие группы морских беспозвоночных. Таким образом, те палеозойские группы, которые сумели пересечь пермско-триасовый рубеж, вымирают в конце триасового периода, представлявшего собой в развитии биоты переходный этап от палеозоя к мезозою. По имеющимся оценкам (Rapun, Sepkoski, 1982) в норийском веке скорость вымирания морских животных составила 10.8 семейств за 1 млн. лет, что примерно в три раза выше фона.

В это время исчезли также многие группы наземных рептилий, причем М. Бентон считает, что вымирание имело сложную структуру с пиками в среднем карнии, среднем нории, геттанге и аалене (Benton, 1985, 1994). Разнообразие насекомых также обнаруживает некоторую депрессию на границе триаса и юры, хотя наиболее заметные изменения в составе большинства групп произошли ранее, по большей части в карнии - нории. С этого же времени значительно увеличивается число находок и разнообразие водных насекомых. Известно несколько видов насекомых, которые встречаются и в рэте и в лейасе вплоть до верхнего синемюра. Остатки этих насекомых найдены в морских отложениях, так что их стратиграфическая приуроченность была определена по аммонитам. Таким образом здесь, в отличие от пермо-триасового МВ, уменьшение числа

семейств насекомых не совпадает во времени с наиболее заметными изменениями их систематического состава и экологической роли.

Анализ этого МВ затрудняется проблемой рэтского яруса, который, как оказалось, является эквивалентом верхней части нория. Конодонты и ряд других групп окончательно исчезают в конце рэта. Таксономически наиболее обедненный интервал отвечает более молодым «препланорбисовым слоям», включаемым в состав геттангского яруса юрской системы.

Плинсбах-тоарское МВ, по-видимому, представляет собой весьма растянутое во времени событие (Hallam, 1986, 1987, 1996), проявившееся на протяжении последних двух зон плинсбаха (*Amaltheus margaritatus* и *Pleuroceras spinatum*) и первых трех зон тоара (*Dactyloceras tenuicostatum*, *Harposceras faciferum* и *Hildoceras bifrons*). В этом интервале в каждой из зон вымирали от 4 до 8 семейств, причем в основном бореального происхождения. В Северо-Западной Европе, как показывает детальное изучение разреза Йоркшира (Little, Benton, 1995), на видовом уровне вымирание дает резкий скачок в кровле зоны *Dactyloceras tenuicostatum* (81%) в основном за счет исчезновения двустворчатых моллюсков при фоновых значениях этого показателя 10-15% в плинсбахе и 30-40% в раннем тоаре. Этот пик вымирания совпадает с развитием регионального бескислородного события на северо-западе Европы. Эти авторы считают, что не может быть зафиксировано единственное массовое вымирание на уровне семейств на границе плинсбаха и тоара.

В Южной Америке в пределах Андского бассейна разнообразие двустворчатых моллюсков на рубеже плинсбаха и тоара снижается примерно на 50%, одновременно возрастает скорость вымирания (в четыре раза) (Aberhan, Fürsich, 1997). На протяжении тоара разнообразие остается низким и начинает расти только в аалене. Снижение разнообразия в основном связано с вымиранием эндемиков. По мнению этих авторов, плинсбах-тоарское вымирание должно быть глобальным, а не ограниченным только Северо-Западной Европой, причем аноксия не может быть единственной его причиной.

На континентах с этим временем совпадает максимально широкое распространение умеренных биомов, резко сокращается число местонахождений тетрапод, падает «простой индекс полноты» (Benton, 1994), так что большинство тетрапод составляют широко распространенные формы, известные ранее или позднее, но не в реальных местонахождениях этого времени. Отсутствие находок эндемичных форм сильно снижает разнообразие в тех случаях, когда использовались значительные отрезки времени (эпохи). Это привело к появлению представле-

ний о глубокой депрессии разнообразия тетрапод (Каландадзе, Раутиан, 1993), тогда как на кривых мгновенного разнообразия не видно значительного его падения. Большинство местонахождений насекомых расположено в умеренной зоне и на это время из геологической летописи выпадают многие теплолюбивые таксоны - верблюдки, жуки-купедицы и др.

Юрско-меловое МВ. Оценка изменений глобального таксономического разнообразия на рубеже юры и мела затруднена недостаточно надежной корреляцией пограничного интервала. В первую очередь на подсчеты может влиять неопределенность в соотношении тетического титонского и бореального волжского ярусов. В большинстве наиболее распространенных схем принимается их одновозрастность, однако берриасский возраст верхневолжского подъяруса получил в последние годы надежное подтверждение (Сей, Калачева, 1997). В связи с этими данными МСК России изменил формальное положение границы юры и мела в общей шкале, понизив ее до основания верхневолжского подъяруса.

Никакой существенной смены морских фаун на этом рубеже не происходит. Повышение уровня вымирания связано главным образом с исчезновением ряда семейств и родов двустворчатых моллюсков и аммоноидей (Hallam, 1986). Уровень вымирания семейств морских животных достигает 5%, а родов - 30% (Sepkoski, 1996), что ненамного превышает фоновые значения для этого интервала.

На континентах во второй половине юры и в раннем мелу заметно росло разнообразие тетрапод и насекомых, в конце юры произошло сильное сокращение умеренных зон и вместе с расширением жаркой и аридизированной зон в высоких широтах появились формы, отсутствовавшие в плинсбах-тоарское время.

Сеноманско-туронское МВ. Резкая смена состава морских фаун на рубеже сеномана и турона давно известна. Ранний турон - время крайне низкого таксономического разнообразия белемнитов, морских ежей, усоногих раков и других групп. Существенные изменения произошли в составе планктонных фораминифер. По подсчетам Дж. Сепкоски и Д. Раупа (Sepkoski, Raup, 1986), уровень вымирания семейств морских животных составил в сеноманском веке 6.1%, тогда как по нашим данным для морских и наземных организмов этот показатель оценивается в 5.2 %, что примерно в два раза выше фона. Вымирает примерно 30% родов морских животных (Sepkoski, 1996). При этом амплитуда сеноманско-туронского МВ. несколько меньше юрско-мелового, что совершенно не согласуется с качественными изменениями морской биоты на первом рубеже. Не менее характерной особенностью сеноманского века следует считать появление в течение этого отрезка вре-

мени необычно большого (114 из 617 учтенных нами или 18.5%) числа новых семейств. В результате высокого уровня вымирания и появления органический мир Земли начиная с сеномана заметно обновился.

Середина мела характеризуется распространением покрытосеменных растений и, в связи с этим, сменой на семейственном уровне насекомых мезозойского типа на современный. Эти изменения трактовались как меловой биоценотический кризис (Жерихин, 1978). Следует отметить, что изменение состава насекомых происходит почти без падения их разнообразия.

Мел-палеогеновое МВ. Это вымирание является наиболее четко выраженным из всех известных и, что особенно важно, наиболее детально изученным. Оно легко фиксируется не только в совокупных глобальных данных, но и надежно устанавливается в любом конкретном разрезе. Его особенности составляют эталон МВ вообще. Общее число публикаций по проблеме рубежа мела и палеогена только за последние 20 лет достигает нескольких тысяч.

В конце мела исчезают такие типично мезозойские группы морских животных, как аммониты и белемниты из головоногих моллюсков, иноцерамиды и рудисты из двустворчатых моллюсков, все мезозойские морские рептилии, существенно падает разнообразие многих групп фито- и зоопланктона (Шиманский, Соловьев, 1982; Алексеев, 1984, 1986, 1989а; Алексеев и др., 1990). Однако это вымирание не привело к принципиальной смене морских фаун - морская биота позднего мела структурно и экосистемно полностью совпадает с современной. Доминантные этологотрофические группы бентоса (Невеская, 1995а) и планктона сохранились, лишь поменяв свой таксономический состав.

Нами проанализировано распространение 1056 семейств и 4616 родов морских, пресноводных и континентальных животных, а также морского фитопланктона, существовавших начиная с кампанского века позднего мела до среднего эоцена (рис. 50). Основные источники этой базы данных приведены ранее (Алексеев, 1984). Первоначально она насчитывала 857 семейств и свыше 3500 родов, позднее в нее были добавлены другие группы организмов и уточнены многие датировки. По грубой оценке это составляет не менее 80% известных для данного отрезка времени семейств и родов хорошо сохраняющихся в ископаемом состоянии организмов. Около 65% семейств и родов этой базы данных принадлежат морскому бентосу.

Фоновый уровень вымирания семейств в конце мела - эоцене составлял 2.4%, тогда как в маастрихте перестало существовать 17.3% семейств. Таким образом, интенсивность вымирания на этом рубеже исключительно высока и равняется 7.2. Для родов

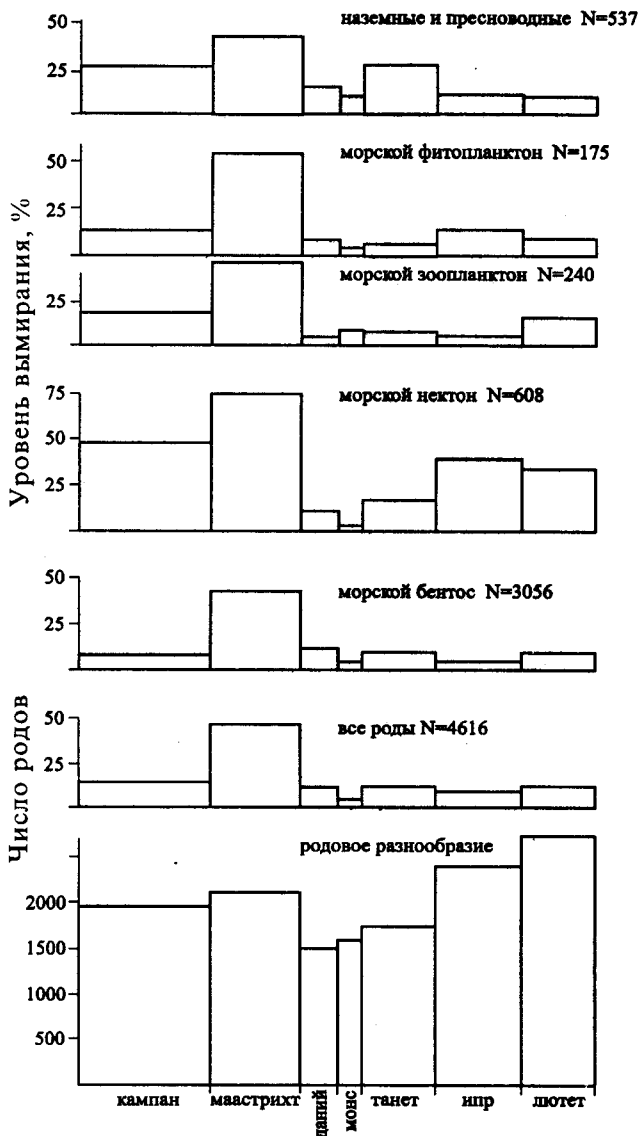


Рис. 50. Изменения глобального разнообразия в маастрихте - среднем эоцене и уровни вымирания родов всех организмов, морского бентоса, морского нектона, морского зоопланктона, морского фитопланктона, наземных и пресноводных животных

фоновый уровень вымирания из-за меньшей продолжительности их существования был значительно выше (10.6%), причем в маастрихте исчезло 45.7% родов, то есть интенсивность вымирания на этом таксономическом уровне почти в два раза ниже, чем на семейственном. Почти идентичные цифры получены Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1996) только для морских животных (вымирают 16% семейств и 47% родов). В датском и монском веках отмечается заметный (в 2-3 раза) рост уровня появления новых семейств и родов. Следовательно, после события МВ происходил резкий подъем эволюционной активности. Однако процесс обновления не мог сразу ком-

пенсировать предшествовавшего вымирания. Только в раннем эоцене (спустя 12-15 млн. лет) было превышено таксономическое разнообразие маастрихта.

Оценка для 8 групп (шестилучевые кораллы, двусторчатые и брюхоногие моллюски, остракоды-подокопиды, морские звезды, морские лилии, костистые рыбы и динозавры; всего 3838 видов, вероятно, около 10% известных в этом промежутке) показывает, что в маастрихте исчезло 90% видов по сравнению с 54-64% в кампанском, датском и монском веках (интенсивность вымирания 1.5).

Считается, что во время мел-палеогенового МВ наиболее интенсивно вымирание проявилось среди планктонных и нектонных организмов. Однако наши расчеты показали, что на уровне семейств в маастрихте сильнее всех пострадал зоопланктон и морской бентос (интенсивность вымирания 8.2-8.3). Затем следуют наземные и пресноводные животные и морской нектон (7.2-7.7), тогда как фитопланктон пострадал менее всего (4.9). На родовом уровне наибольшая интенсивность вымирания рассчитана для морского фитопланктона (6.9). Несколько ниже этот показатель для зоопланктона (4.7) и морского бентоса (5.5), хотя различия между этими тремя экологическими группами статистически недостоверны. Менее всего вымирание проявилось среди нектона (3.1), а также наземных и пресноводных организмов (2.1). Однако для последних двух групп значения интенсивности занижены вследствие эффекта собственного им высокого фонового уровня вымирания в сочетании с полным исчезновением многих из этих групп в конце мела.

На уровне семейств максимальные изменения произошли среди планктонных фораминифер, известкового нанопланктона, морских двусторчатых моллюсков, брахиопод, морских ежей и морских звезд (интенсивность вымирания более 10). Среди родов вымирание такой же интенсивности испытали планктонные фораминиферы, известковый нанопланктон, морские двусторчатые моллюски и акулы. На обоих таксономических уровнях только для силикофлагеллят, динофлагеллят, восьмилучевых кораллов, остракод, морских лилий, пресноводных брюхоногих моллюсков, пресноводных костистых рыб и млекопитающих вымирание в маастрихте достоверно не отличалось от фонового.

Среди насекомых не только в датском веке, но и вообще в палеоцене еще были достаточно многочисленны типично мезозойские формы. Сохраняются в палеоцене и некоторые особенности, свойственные меловым пресноводным экосистемам. Так, очень характерные для меловых озер конхостраки еще встречаются в палеоцене, но в дальнейшем выпадают из геологической летописи, перейдя на положение «практически вымерших» форм.

Вымирание конца мела является действительно массовым - оно в той или иной степени затронуло подавляющее большинство (25 из 33) учтенных нами групп организмов. По-видимому, оно почти в равной степени сказалось на обитателях поверхностных слоев и толщи вод морей и океанов, а также на донных морских животных. Особенно чувствительными к нему оказались фито- и зоопланктонные организмы с известковым скелетом, а также хищники высоких пищевых уровней, как морские, так и наземные.

Эоцен-олигоценое МВ. Довольно заметные изменения в составе морской и наземной биоты имели место в конце эоцена - начале олигоцена (Cavelier *et al.*, 1981). В океанах это вымирание было весьма растянутым во времени и занимало примерно 4 млн. лет в позднем эоцене (Keller, 1986), при этом было ступенчатым. Планктонные фораминиферы, кокколитофориды, силикофлагеллаты и другие группы пелагических организмов пострадали на видовом и частично на родовом уровнях. Суммарное вымирание семейств морских животных оценивается в 2.0 %, что лишь ненамного выше фона (Sepkoski, Raup, 1986). На родовом уровне отмечается заметное вымирание среди морского бентоса (Sepkoski, 1986, 1996).

В позднем мелу и палеогене в наземных биоценозах идет быстрый рост разнообразия, но можно видеть и значительные вымирания. Так, в частности североамериканские млекопитающие испытали наибольшее вымирание в середине олигоцена (Prothero, 1985). В это время исчезли многие примитивные группы, например, титанотерии, эпоикотерии, пантолестиды и ряд семейств грызунов. В Европе вымирание млекопитающих отмечается на рубеже эоцена и олигоцена (Cavelier *et al.*, 1981).

Наиболее молодым из зафиксированных в палеонтологической летописи вымираний следует считать исчезновение большого числа родов и видов преимущественно крупных млекопитающих в конце плейстоцена - начале голоцена, то есть 6-14 (в основном 10-11 тыс. лет назад) (Axelrod, 1967; Martin, 1984). А. Уоллес (Wallace, 1876) назвал эти изменения «великой органической эволюцией». По-видимому, именно к этому моменту приурочено вымирание мамонтов в Евразии, мастодонтов и пещерных ленивцев в Америке, крупных сумчатых в Австралии, гигантского лемура на Мадагаскаре и др. Имеются указания на некоторую диахронность данного события на различных материках, устанавливаемую с помощью радиоуглеродного метода, но расхождения не слишком велики, чтобы эти явления можно было бы считать независимыми.

В морской биоте данное вымирание почти совершенно не заметно, хотя в это время происходило

значительное сокращение площадей шельфов, то есть именно тот процесс, с которым связывались многие более древние вымирания.

Некоторые исследователи связывают плейстоценово-голоценовое вымирание с заселением человеком ранее не освоенных пространств Американского и Австралийского континентов и истреблением крупных млекопитающих в результате быстрого роста численности человеческого населения. Другими эта причина достаточно аргументировано отвергается (Верещагин, Барышников, 1985).

Необходимо кратко остановиться и на таком новом для биосферы явлении как вымирание организмов в результате нарастающей промышленной и сельскохозяйственной деятельности человечества. Уже зафиксированы десятки и сотни видов наземных зверей и птиц, истребленных человеком. Основные последствия связаны с высокими темпами уничтожения тропических дождевых лесов, которые принадлежат к таксономически наиболее разнообразному типу сообществ. По имеющимся оценкам (Morgan, 1987), дождевые леса могут исчезнуть с лица Земли к 2010 или 2050 гг. За 165 лет (с момента исчезновения первых видов в конце XVIII в.) это приведет к вымиранию 45% родов и 54% семейств млекопитающих, что составит 29.5 семейств и 104.3 рода за 1 млн. лет. Подготовка нового издания Международной красной книги показала, что под угрозой исчезновения находится не менее четверти всех млекопитающих, примерно столько же пресмыкающихся, земноводных и рыб. Впервые в список включены морские виды рыб, из которых свыше 100, в том числе некоторые акулы, оказались на грани исчезновения (Аноним, 1997).

Морские беспозвоночные в значительно меньшей степени затронуты этим вымиранием из-за малой чувствительности океана к антропогенным нагрузкам. Известен лишь один вид, вымерший в историческое время. Это гастропода «морское блюдечко» *Lottia alveus* (Conrad), обитавшая на западном побережье Атлантического океана и связанная с зостерой, после массовой гибели которой в 1930-х годах более никогда не найденная (Carlton *et al.*, 1991). Антропогенная причина болезни зостеры не доказана.

Прогнозируемые скорости вымирания млекопитающих сравнимы с вымиранием этой группы в раннем и среднем олигоцене. Еще более существенными должны быть изменения среди насекомых, для которых вырубка лесов является настоящей катастрофой. Качественное сравнение антропогенного биотического кризиса с более ранними показывает, что он легко может достичь порога, за которым биота перейдет в новое состояние.

РАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОСИСТЕМ

Представления об органической связи высокого разнообразия жизни и повышенной устойчивости экологических систем восходят ко временам А. Уоллеса и после энергичной пропаганды Ч. Элтоном в конце 50-х годов являются общепринятыми, но специально изучаться эти отношения начали недавно. При этом обычно имеют в виду высокое разнообразие устойчивых систем, реже высокое разнообразие изучается как приспособительная характеристика экологических систем, способствующая приобретению ими повышенной устойчивости. Представления о тесной связи высокого разнообразия и стабильности настолько широко внедрились в экологическую парадигму, что практически никто не обратил внимания на демонстрацию Р. Маем (May, 1973) на модельных экспериментах сложной и неоднозначной связи этих характеристик экосистем. Обычно ограничиваются констатацией факта реакции экосистем понижением своего разнообразия на неблагоприятные внешние воздействия, и лишь недавно появилась первая работа по экспериментальному доказательству влияния падения разнообразия на свойства экосистем (Naaem *et al.*, 1995).

Вторая гипотеза о связи высокого разнообразия и характера функционирования экосистем восходит к тем же временам и принадлежит Ч. Дарвину (1939), предположившему повышенную продуктивность более разнообразных экосистем. Эти взгляды были распространены не столь широко, как рассмотренные выше, но недавно и они нашли свое экспериментальное подтверждение (Tilman *et al.*, 1996).

Взаимоотношение разнообразия и устойчивости обычно рассматривается на уровне эмпирических обобщений, хотя еще У. Эшби продемонстрировал фундаментальный характер разнообразия, сформулировав на основании Десятой теоремы К. Шеннона "Закон необходимого разнообразия". В биологии также усилился интерес к фундаментализации проблемы взаимоотношения разнообразия и устойчивости, эта проблема рассматривалась в связи с поступлением и распределением в экосистеме ресурсов (Valentine, 1971) или с идеологией "островной биогеографии" (MacArthur, Wilson, 1967). Значительно

усилился интерес к проблемам биологического разнообразия со стороны общественности, что выразилось в создании под эгидой ЮНЕСКО специальной международной программы по биологическому разнообразию.

Усилился интерес к проблемам, связанным с эволюцией разнообразия и среди палеонтологов. Здесь анализ изменений разнообразия, пожалуй, еще важнее, чем в неонтологии. Именно по падению разнообразия палеонтолог судит, что в древних экосистемах что-то произошло, изменения разнообразия часто служат и главным инструментом в выяснении, что же именно случилось. Анализ эволюции разнообразия обычно начинается с изучения изменений числа таксонов, существовавших в определенные моменты времени или за его определенный отрезок. Для более детального рассмотрения используются такие показатели как число появившихся и вымерших, относительная скорость появления и вымирания.

Существенным недостатком наших знаний об эволюции биоразнообразия было то, что она до недавнего времени изучалась почти исключительно на морских фаунах. В результате о закономерностях эволюции морского разнообразия обычно говорится как об эволюции всего разнообразия Земли, хотя априори совершенно не очевидно, что, например, вымирания в море и на суше будут совпадать. Достаточно вспомнить о несовпадении верхней границы мезофита и мезозоя. Настоящая работа посвящена восполнению этого недостатка. В ее ходе впервые проанализированы изменения разнообразия населения континентальных водоемов и получены более детальные и обоснованные данные по эволюции разнообразия некоторых наземных групп.

Оказалось, что основные моменты в эволюции разнообразия пресноводных и наземных организмов совпадают с таковыми для морских. Имеет место общий рост разнообразия. При этом в море гораздо чаще можно видеть периоды с равновесным состоянием разнообразия, когда появление новых таксонов и их вымирание компенсируется и общее разнообразие может сохраняться постоянным в течение достаточно длительного отрезка времени. На уров-

не отрядов равновесное состояние в море поддерживается с раннего палеозоя, на уровне семейств разнообразие было равновесным в палеозое. В пресноводных и наземных экосистемах равновесные участки эволюции разнообразия - редкое исключение. Представляется, что причиной таких различий может быть большее внутреннее единство моря в экосистемном смысле. Отдельные экосистемы в море изолированы весьма слабо, они, как правило, нанизаны на единый поток вещества и энергии, не имеют возможности кондиционировать среду своего обитания за счет экогенетической сукцессии. В результате все морские экосистемы в значительной степени реагируют как единое целое, для которого оказывается возможным и целесообразным поддержание некоторого, оптимального при данном уровне органического развития, уровня биологического разнообразия. Соответственно, и на внешние воздействия, природные или антропогенные, морские и наземные экосистемы могут реагировать по-разному. Морские будут долго сопротивляться изменениям и при запредельном воздействии подвергнутся сильному разрушению; наземные и пресноводные начнут реагировать раньше, будут изменяться по частям и их разрушение не станет столь глубоким. Ниже мы увидим, что и другие особенности эволюции разнообразия подтверждают это предположение.

Рост разнообразия прерывается относительно кратковременными его снижениями. Оказалось, что большинство падений разнообразия в пресноводных и наземных экосистемах с точностью до века (около 5 млн. лет, к сожалению доступные методы не позволяют получить большей точности) совпадает с таковыми для морских. Это позволяет высказать предположение, что разнообразие биоты есть общебиосферная характеристика и на достаточно больших интервалах времени она ведет себя сходно во всех исследованных средах обитания. Полученный результат достаточно неожиданен. Ведь смена палеозойского комплекса рептилий с парарептилиями и тероморфами на динозавровый происходит в верхнем триасе, примерно тогда же появляются характерные мезозойские пресноводные экосистемы, а уменьшение разнообразия и в пресноводных и наземных экосистемах происходит к границам перми и триаса, триаса и юры. Далее, в конце нижнего мела исчезают некоторые мезозойские пресноводные экосистемы, например, суперэвтрофные озера Восточной Азии, в которых захоронение органического углерода было настолько массовым, что образовались промышленные залежи горючих сланцев и нефтематеринских пород. В верхнем мелу не известно ни одного такого захоронения. А среднемеловое падение разнообразия пресноводных организмов почти незаметно.

Моменты снижения разнообразия в море и на суше почти полностью совпадают, их несовпадение встречается исключительно редко и должно рассматриваться в качестве исключения из правила, требующего специального рассмотрения. Для объяснения этого совпадения должны существовать общие факторы, управляющие эволюцией разнообразия биоты в целом, частные гипотезы диверсификации, например, связывающие ее с трансгрессиями и регрессиями, оказываются недостаточными для причинного объяснения глобальных событий, хотя, конечно, причины отдельных вымираний могут быть и локальными.

Синхронизация вымираний в море и на континентах может объясняться действием единой причины или наличием каких-либо механизмов, передающих изменения состояния экосистем от моря к суше и (или) наоборот. Предложено огромное число объяснений массовых вымираний. Ныне наиболее популярны объяснения, связывающие массовые вымирания с падением на Землю астероидов, но именно исследуя кривые разнообразия можно видеть, что массовые вымирания никогда не являются совершенно внезапными, как было бы, если бы их причиной были внеземные события. Напротив, они практически всегда, хотя и не для всех групп, предваряются заметным постепенным уменьшением разнообразия, что указывает на то, что причины были вполне земными и, скорее всего, внутрибиотическими.

Вымирания в море и на суше существенно отличаются по резкости и глубине. На суше и в континентальных водоемах они почти всегда менее глубоки и более постепенны. Падение разнообразия в континентальных экосистемах начинается ранее, чем в морских. Рассмотрим, как проходит по данным, представляемым нам изменениями разнообразия насекомых, смена мезофита кайнофитом, распространение покрытосеменных растений. В заметном числе покрытосеменные растения распространяются со среднего альба, до этого они в общем так редки, что оценить их экологическую роль не удастся. В то же время, при изучении изменений насекомых в меловое время В.В. Жерихин (1978) обнаружил, что в конце раннего мела насекомые изменяются очень сильно, процент вымерших семейств падает с примерно 60 до 5. Это изменение он назвал меловым биоценотическим кризисом и связал с появлением покрытосеменных, которые, заняв ранние стадии экогенетической сукцессии, уничтожили мезофитные фитоценозы и привели к массовому вымиранию насекомых. Затем А.П. Расницын (1988), используя новые появившиеся за это время данные по эволюции насекомых, более подробно изучил этот кризис и нашел, что значительные изменения фауны насекомых начинаются много раньше, когда по-

крытосеменные еще не могли играть столь существенной экологической роли, если существовали вообще. Он сделал вывод об иной причине резкого изменения насекомых в середине мела. Выше приведен современный график изменения доли вымерших семейств, из которого видно, что перелом в этом процессе произошел в поздней юре, откуда остатки покрытосеменных неизвестны. Судя по этим данным, постепенный процесс изменения наземных экосистем начался весьма рано, и в нем участвовали насекомые и названные В.А. Красиловым "проангиоспермами" голосеменные растения с отдельными признаками покрытосеменных. Процесс изменения ими экологических систем ускорился, пока в альбском веке не стал обвальным. Это изменение было хорошо подготовлено и не привело к сильному падению разнообразия экосистем, несмотря на резкое обновление их состава. Изложенная концепция хорошо согласуется с постепенностью изменений и большей экологической самостоятельностью наземных экосистем.

Сравнение хода изменений разнообразия в разных группах показало, что оно может в каждом конкретном случае заметно отличаться от интегративных показателей. Изменения разнообразия разных групп организмов в одних и тех же ландшафтных условиях в большей степени зависят от их экологической роли, чем от систематического положения, то есть ближайшие родственники вовсе не всегда дают наиболее сходную картину изменений разнообразия. Отличия в эволюции разнообразия отдельных групп по сравнению с интегративной картиной не всегда удается объяснить. Если мы вернемся к отрядам насекомых, то увидим, что сходство динамики разнообразия жуков с общей картиной можно легко объяснить большим разнообразием их образа жизни, мало уступающим насекомым в целом, но и двукрылые, динамика разнообразия которых сильнее всего отличается от интегративной картины, так же весьма разнообразная по экологии группа.

Изменение разнообразия насекомых в мелу демонстрирует разницу в эволюции высокообразных и низкообразных экосистем. Можно выделить два типа водных экосистем, у одной из которых разнообразие в несколько раз выше, чем у другой. В течение раннего мела эти экосистемы находились в сходной ландшафтной ситуации, при этом низкообразные экосистемы склонны не изменяться в ответ на внешние воздействия достаточно долго, затем реагировать развалом; высокообразные реагируют мелкими сдвигами.

Низкообразные пресноводные экосистемы меловых суперэвтрофных озер восточной Азии демонстрируют некоторое расширение известного правила Тинемана. Для этих экосистем характерно крупномасштабное изъятие энергетического ресурса - неокисленного органического вещества, в массе захоранивающегося в донных осадках. Регулярное изъятие ресурса делает круговорот неустойчивым и система не способна поддерживать высокое разнообразие. В свою очередь низкое разнообразие становится дополнительным фактором неустойчивости этих экосистем. Отсюда можно сделать вывод, что экосистемы со значительным изъятием продукции, как агроценозы, по-видимому, не удастся сделать высокообразными.

При анализе древних кризисных ситуаций нельзя не обратить внимания на существенные отличия их от кризисов, порождаемых внешней причиной, например, антропогенных. Если кризис порождается внутренней причиной, то сама эта причина есть в определенном смысле порождение этого кризиса, поэтому прохождение таких кризисов существенно отличается от кризисов, порожденных внешней причиной. Эта разница определялась в первую очередь тем, что, например, для пресноводных водоемов кризисные ситуации вызывались олиготрофикацией прежде преимущественно эвтрофных водоемов, антропогенные кризисы, наоборот, в первую очередь связаны с эвтрофикацией.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПОЛЯЦИЯ В ГЕОХРОНОМЕТРИИ

Изучение диверсификации организмов геологического прошлого является неполным и несовершенным без анализа скоростей появления и вымирания. К сожалению, определение скоростей для небольших временных интервалов - веков и их частей, сильно затруднено недостаточной точностью имеющихся в настоящее время изотопно-геохронологических (геохронометрических) шкал. То же относится к применению шкал абсолютного возраста во многих других разделах палеонтологии и геологии в целом.

Положение в этой области недавно охарактеризовано А.Г. Рублевым (1996), который рассмотрел все предложенные к середине 90-х годов изотопно-геохронологические шкалы, кончая шкалой Г. Одэна (Odin, 1994). Удовлетворительной, согласно анализу Рублева, может считаться часть шкалы от позднего мела до современности. Более древние отложения датированы недостаточно. При строгом подходе погрешность возраста отложений должна быть равна аналитической погрешности. Тогда пригодными для исследования признаются в основном только малоизмененные туфы и бентониты в отложениях, положение которых в общей геохронологической шкале выяснено точно и надежно. При соблюдении этих требований большинство датировок, используемых как опорные для предложенных к настоящему времени шкал, приходится отвергнуть, после чего остается слишком мало уверенно датированных опорных точек. В послекембрийской и допоздне меловой части шкалы Рублев приводит только следующие датировки, которые он считает надежными: граница раннего и среднего ордовика - 473 (?) млн. лет, начало лландейло - 464, граница ордовика и силура - 440, начало лудлова - 421, граница среднего и позднего девона - 367, граница раннего и среднего триаса - 238, начало тоара - 180-190, граница ранней и средней юры - <185, граница юры и мела - >137, начало валанжина ≈ 135, граница раннего и позднего мела - 97.

На рис. 51 показан график время - накопленное число появлений родов морских животных от начала сеномана до ныне (возраст границ - по шкале Ф. Градштейна и Дж. Отга - Gradstein, Ogg, 1996).

График демонстрирует линейное накопление появившихся родов, которое, таким образом, может быть использовано в качестве временной шкалы. Целесообразность этого определяется двумя обстоятельствами. Точки графика не лежат точно на прямой, а группируются около нее. Имеются отклонения, когда наблюдаемая скорость появления родов ниже средней (кампан), либо выше нее (ранний - средний эоцен, плиоцен - плейстоцен). Продолжительность этих интервалов, принятая пропорциональной числу появлений родов, в первом случае будет меньше, во втором - больше, чем в шкале Градштейна и Отга. Можно пренебречь отклонениями скорости появления родов, считать ее постоянной и тем самым заведомо огрубить получаемую временную шкалу. Тогда становится актуальным вопрос о ее конкурентоспособности: получаемые таким способом оценки продолжительностей временных интервалов должны быть не хуже, чем в имеющихся шкалах. Второе обстоятельство более фундаментально: всегда желательно использовать методы, имеющие надежное теоретическое обоснование.

Качество получаемой шкалы может быть оценено сравнением продолжительностей веков с таковыми в имеющихся геохронометрических изотопных шкалах для общепризнанно считающейся наиболее точной и достоверной поздне меловой - кайнозойской их части. Общая продолжительность всего изученного интервала принята по Градштейну и Отгу в 98.9 млн. лет (таблица 4).

Для обобщенного сравнения шкал могут быть использованы среднее и максимальное относительные отклонения продолжительностей веков от их среднего арифметического для каждого временного интервала по двум сравниваемым шкалам (чтобы не отдавать предпочтения ни одной из них).

	I/II	III	IV	II/III	II/IV	III/IV
Среднее. %	13	15	12	10	11	10
Максимальное. %	39(24)	39(29)	26	36	52(29)	52(27)

Обозначения шкал (I, II, III, IV) здесь и далее те же, что в таблице 4.

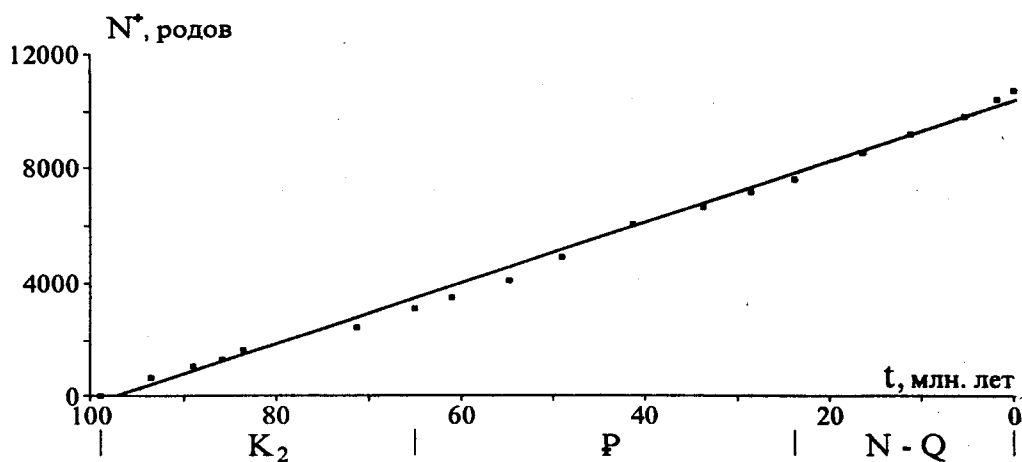


Рис. 51. Появление родов морских животных в позднем мелу и кайнозое

Таблица 4. Продолжительность веков позднего мела - кайнозоя по палеонтологическим данным и трем изотопно-геохронологическим шкалам (I - палеонтологические данные; II - шкала Американского геологического общества, 1990, использовавшаяся в предыдущих разделах этой работы; III - Одэн, 1994; IV - Градштейн и Огг, 1996)

Век	Число появившихся родов	Длительность в млн. лет			
		I	II	III	IV
Сеноман	779	7.1	6.5	4.0	5.4
Турон	360	3.3	2.5	4.0	4.5
Коньяк	256	2.3	1.0	1.0	3.2
Сантон	356	3.3	3.5	4.0	2.3
Кампан	768	7.1	9.5	11.0	12.2
Маастрихт	650	6.0	8.1	7.0	6.3
Даний	357	3.3	2.8	6.0	4.0
Палеоцен	607	5.6	5.8	6.0	6.2
Ипр	830	7.5	5.8	7.0	5.8
Лютет	1185	10.8	8.4	6.0	7.7
Бартон+приабон	576	5.3	7.0	6.3	7.6
Рюпель	510	4.7	6.6	5.7	5.2
Хатт	438	4.0	6.3	5.0	4.7
Ранний миоцен	962	8.8	7.1	7.2	7.4
Средний миоцен	611	5.6	5.4	4.8	5.2
Поздний миоцен	632	5.8	5.9	5.7	5.9
Плиоцен	660	6.0	3.7	3.5	3.5
Плейстоцен	264	2.4	1.6	1.8	1.8

Шкала, основанная на палеонтологических данных, по согласованности с изотопными шкалами в среднем несколько уступает их согласованности между собой. Максимальные отклонения (39 и 52%) относятся к коньяку, длительность которого в шкалах II и III принята 1 млн. лет и явно занижена. Максимальные отклонения без учета коньяка приведены в скобках. Нетрудно получить более точное совпадение с изотопными шкалами, если на рис. 51 выделить более кратковременные прямолинейные участки и использовать по две опорные датировки для каждого из них. Здесь преднамеренно взята единственная датировка (граница раннего и позднего мела), так что шкала сопоставимая по качеству с имеющимися изотопными шкалами получена сразу для интервала в 100 млн. лет.

Практическая ценность изложенного метода может быть более ощутимой для допозднемиеловой части геохронологической шкалы. Относительные отклонения продолжительностей веков в трех сравниваемых изотопно-геохронометрических шкалах на интервале тремадок - альб (без поздней перми и раннего триаса) следующие:

	II/III	III/IV	III/IV
Среднее, %	15	16	18
Максимальное, %	54	53	56

Они не лучше сравнительных показателей палеонтологической шкалы для позднего мела - кайнозоя в сопоставлении ее с изотопными шкалами. Поэтому палеонтологическая геохронометрия может использоваться для общей ориентировки в допозднемиеловой части шкалы. Для этого на графике вре-

мя - число накопленных появлений родов, построенном с использованием любой изотопно-геохронометрической шкалы (или нескольких), выделяются прямолинейные интервалы. В их пределах продолжительности веков или их частей определяются пропорционально установленному числу появлений родов. Для каждого интервала необходимы минимум две опорные изотопные датировки, желательно близ его верхней и нижней границ. При наличии большего количества опорных датировок скорость определяется методом наименьших квадратов.

В разделе "Кривые разнообразия" приведен график накопленных появлений родов морских животных всего фанерозоя и выделены три допозднемиеловых более или менее прямолинейных интервала: арениг - турне, визе - ленерд и анизий - альб (рис. 8 на с. 23). Для этих интервалов здесь приводится детализированная (где это было возможно) палеонтологическая шкала продолжительностей. Опорные датировки отмечены звездочкой; первый десятичный знак приведен для удобства сравнения, он не может считаться значащим (таблица 5).

Шкала приведена здесь не для выяснения "истинных" датировок и продолжительностей, а для демонстрации возможности использования палеонтологических данных. Возраст границ, как и следовало ожидать, то больше, то меньше отличается от указываемого в изотопно-геохронометрических шкалах, но примерно так же, как он различается в разных изотопных шкалах. Это может быть проиллюстрировано числом границ, возраст которых в разных шкалах по абсолютной величине отличается на Δ млн. лет (с аренига по альб без поздней перми и раннего триаса).

Таблица 5. Палеонтологическая геохронометрическая шкала (ΔN^+ - число появившихся родов, τ - продолжительность в млн. лет, t - возраст нижней границы, t^* - то же по Градштейну и Оггу)

Век	ΔN^+	τ	t	t^*
Ранний арениг	340	4.7	458.0	*485.0
Поздний арениг	542	7.5	480.3	
Ранний лланвирн	271	3.7	472.9	470.0
Поздний лланвирн	241	3.3	469.2	
Ранний лландейло	260	3.6	465.9	464.0
Поздний лландейло	283	3.9	462.3	
Ранний карадок	502	6.9	458.4	458.0
Средний карадок	396	5.4	451.5	
Поздний карадок	195	2.7	446.1	
Ранний ашгилл	198	2.7	443.4	449.0

Таблица 5 (продолжение)

Средний ашгилл	352	4.8	440.7	
Поздний ашгилл	75	1.0	435.9	
Ранний лландовери	111	1.5	434.8	443.0
Средний лландовери	204	2.8	433.3	
Поздний лландовери	303	4.2	430.5	
Ранний венлок	396	5.4	426.4	428.0
Поздний венлок	339	4.7	420.9	
Ранний лудов	295	4.0	416.3	423.0
Поздний лудлов	257	3.5	412.2	
Пржидол	231	3.2	408.7	419.0
Жедин	459	6.3	405.5	417.0
Зиген	496	6.8	399.2	
Ранний эмс	422	5.8	392.4	400.0
Поздний эмс	334	4.6	386.6	
Эйфель	607	8.3	382.0	391.0
Ранний живет	217	3.0	373.7	380.0
Поздний живет	262	3.6	370.7	
Ранний фран	181	2.5	367.1	370.0
Средний фран	122	1.7	364.6	
Поздний фран	185	2.5	363.0	
Ранний фамен	118	1.6	360.4	364.0
Средний фамен	224	3.1	358.8	
Поздний фамен	256	3.5	355.7	
Ранний турне	393	5.4	352.2	354.0
Поздний турне	353	4.8	346.8	
Ранний визе	337	9.8	342.0	*342.0
Поздний визе	513	14.8	332.2	
Ранний серпухов	259	7.6	317.3	327.0

Таблица 5 (продолжение).

Поздний серпухов	41	1.2	309.7	
Ранний башкир	136	4.0	308.5	323.0
Поздний башкир	141	4.1	304.5	
Раннемосковский	102	3.0	300.4	311.0
Позднемосковский	243	7.1	297.5	
Касимовский	124	3.6	290.4	303.0
Гжельский	101	2.9	286.8	296.5
Ассельский	198	5.8	283.8	290.0
Сакмарский	246	7.2	278.1	282.0
Ранний ленерд	75	2.2	270.9	269.0
Средний ленерд	194	5.7	268.7	
Поздний ленерд	241	7.0	263.0	
Гваделупий	-	-	256.0	*256.0
Ранний анизий	117	2.5	241.7	*241.7
Средний анизий	133	2.8	239.2	
Поздний анизий	133	2.8	236.4	
Ранний ладин	104	2.2	233.6	234.3
Поздний ладин	288	6.2	231.4	
Ранний карний	193	4.1	225.4	227.4
Поздний карний	239	5.0	221.3	
Ранний норий	173	3.6	216.3	220.7
Средний норий	164	3.4	212.6	
Поздний норий	82	1.7	209.2	
Рэт	105	2.2	207.5	209.6
Геттанг	151	3.2	205.3	205.7
Ранний синемюр	111	2.3	202.1	201.9
Поздний синемюр	153	3.2	199.8	

Таблица 5 (окончание)

Ранний плинсбах	144	3.0	196.5	195.3
Поздний плинсбах	165	3.5	193.5	
Ранний тоар	172	3.6	190.0	189.6
Поздний тоар	93	2.0	186.4	
Аален	150	3.2	184.5	180.1
Гжельский	167	3.5	181.3	176.5
Ранний байос	246	5.2	177.8	
Поздний байос	119	2.5	172.6	169.2
Ранний бат	68	1.4	170.1	
Средний бат	161	3.4	168.7	
Поздний бат	109	2.3	165.3	164.4
Ранний келловей	102	2.2	163.0	
Средний келловей	99	2.1	160.9	
Поздний келловей	203	4.3	158.8	59.4
Ранний оксфорд	46	1.0	154.5	
Средний оксфорд	213	4.5	153.5	
Поздний оксфорд	141	3.0	149.1	154.1
Ранний кимеридж	120	2.5		
Поздний кимеридж	194	4.1	143.6	150.7
Ранний титон	216	4.6	139.5	
Поздний титон	128	2.7	134.9	144.2
Берриас	250	5.3	132.2	137.0
Валанжин	113	2.4	126.9	132.0
Ранний готерив	75	1.6	124.6	
Поздний готерив	224	4.7	123.0	127.0
Баррем	162	3.4	118.3	121.0
Ранний апт	196	4.1	114.9	
Поздний апт	161	3.4	110.7	112.2
Ранний альб	101	2.1	107.4	
Средний альб	301	6.4	105.2	
Поздний альб				
Сеноман	-	-	98.9	*98.9

	I/IV	II/III	II/IV	III/IV
$15 \leq \Delta < 20$	0	0	0	0
$10 \leq \Delta < 15$	7	6	2	2
$5 \leq \Delta < 10$	11	23	13	21
$3 \leq \Delta < 5$	8	6	13	8
$1 \leq \Delta < 3$	11	6	14	12
$\Delta < 1$	11	4	6	2

Продолжительности веков при сравнении со шкалой Градштейна и Огга характеризуются средним относительным отклонением 17% (от среднего арифметического, как и выше) и максимальным отклонением 46% (берриас). Эти же величины описывают в целом изменения наблюдаемой скорости появления родов и могут служить для общей оценки точности получаемых по палеонтологическим данным шкал. В условиях неопределенности оценка искомой продолжительности веков как среднего арифметического по двум шкалам формально может считаться наилучшей из возможных, но приходится иметь в виду, во-первых, произвольность принятого для линейной интерполяции допущения о постоянстве скорости появления родов, и во-вторых, недостаточную в большинстве случаев обоснованность продолжительностей веков в изотопных временных шкалах.

Все приведенные выше количественные показатели сравнения разных временных шкал характеризуют преимущественно их взаимное соответствие, но не обязательно точность. Связь этих показателей вполне очевидна: чем выше точность шкал, тем они больше соответствуют друг другу, но разные шкалы не являются независимыми, так как совокупность конкретных опорных датировок, лежащая в их основе, значительно перекрывается. Поэтому точность шкал может не вполне соответствовать их взаимной согласованности (если не являются достаточно надежными слишком многие датировки). Проявляя осторожность, кажется возможным оценить общую точность палеонтологической шкалы, удвоив приведенные выше оценки, то есть 30-40% для средней относительной точности и около 100% для максимальных отклонений. Эта общая оценка точности палеонтологической геохронометрии в целом соответствует колебаниям наблюдаемой скорости появления родов на арениг-турнейском, визе-ленердском и анизий-альбском интервалах, проиллюстрированным на рис. 11 (с. 32).

Усредненная оценка точности палеонтологической геохронометрии является вполне удовлетворительной в условиях, когда от позднего девона до среднего триаса отсутствуют изотопные датировки, признаваемые всеми исследователями вполне надежными. Это, однако, не дает возможности оценить по-

грешность того или иного конкретного временного интервала, продолжительность которого установлена путем интерполяции по палеонтологическим данным.

Погрешность конкретного определения в принципе может быть указана только для изотопных датировок, получаемых на основании физического закона, что определяет ведущее (теоретически) значение изотопного датирования при вспомогательной роли других методов. Все же интерполяция по палеонтологическим данным может оказаться полезной. В приведенном выше демонстративном варианте шкалы пять опорных датировок дополнены 89 интерполированными и существенно повышена детальность шкалы. Применение здесь линейной интерполяции определяется видом эмпирической кривой время - число появившихся родов. В случае кривых другого вида (кембрий) интерполяция может проводиться на основе других зависимостей, если материал позволяет выяснить их вид. Основной вопрос в дальнейшем обосновании и развитии этого метода - выяснение реальных изменений скорости появления.

Наблюдаемые изменения скоростей появления родов зависят от нескольких факторов. Наблюдаемая скорость появления родов будет уменьшаться или увеличиваться по сравнению с действительной, если продолжительность века в используемой изотопно-геохронометрической шкале соответственно преувеличена или преуменьшена. Имеют значение также возможные различия стратиграфических корреляций, которые использованы для построения изотопной шкалы и для обобщения палеонтологических данных. Кроме того, неравномерная палеонтологическая изученность отложений определяет вытеснение фиксируемых палеонтологическими материалами появлений родов из менее изученных подразделений в более молодые лучше изученные. Наблюдаемая скорость появления родов будет преуменьшена по сравнению с действительной в плохо изученных веках и преувеличена в хорошо изученных (о контроле палеонтологической изученности и возможностях компенсации связанных с ней дефектов см. раздел "Кривые разнообразия").

Дополнительные искажения могут возникать вследствие несовершенства системы на уровне родов и дисперсии пуассоновского процесса появлений. Дисперсия равна ожидаемому числу появлений. Этот фактор приобретает большее значение, когда ожидаемое число появлений мало. При ожидаемом появлении 300-500 родов среднее квадратичное отклонение 17-22 рода. Относительная погрешность, соответствующая одному среднему квадратичному отклонению, составит 4-6%. Если ожидаемое число появлений 50-100, эта погрешность возрастает до 10-14%, что ограничивает возможности измерения ко-

ротких временных интервалов. Для измерения продолжительности фазы (время формирования хронозоны) числа появляющихся родов может оказаться недостаточно. Переход к работе с числом видов может скомпенсировать эту потерю точности, но на уровне видов может быть велико влияние погрешностей, обусловленных неравномерной палеонтологической изученностью.

Наибольший интерес представляют действительные изменения скорости появления нового разнообразия. Пути эмпирического исследования этого вопроса вполне очевидны: повышение детальности и точности изотопной временной шкалы и полноты палеонтологической изученности. Теоретическое исследование подразумевает математическое описание колебаний скорости появления в составе более общей теории диверсификации. Описание такого типа может дать более точные обобщенные характеристики возможных колебаний скорости появления, но вряд ли позволит оценить погрешности конкретных продолжительностей веков.

Статус палеонтологической геохронометрии определяется как вспомогательный ее зависимостью от некоторого исходного допущения о поведении скорости появления, а не связью с точно установленным законом природы. В этом палеонтологическая геохронометрическая шкала аналогична известной шкале А. Холмса (1963), которая была предло-

жена в 1947 г. и основана на предположении о постоянстве максимальной скорости осадконакопления в геологической истории. Холмс использовал пять опорных радиоизотопных дат и на этой основе интерполировал продолжительности периодов по максимальной суммарной мощности их отложений. Шкала была очень популярна и широко использовалась в 50-е годы и позже (в уточненном варианте 1960 г., когда она была пересмотрена и дополнена новыми данными). По сравнению с современной шкалой Градштейна и Огта относительное отклонение продолжительностей периодов в последнем варианте шкалы Холмса в среднем составило 27%, достигая 54% для силура и 100% для кембрия. Это не явилось препятствием к использованию шкалы Холмса для многих исследований и, в частности, крупных обобщений по геохимии осадочного процесса (Гаррелс, Маккензи, 1974), полностью сохранивших свое значение.

Основное допущение хронометрии по палеонтологическим данным при линейной интерполяции состоит в постоянной скорости появления родов, поэтому формируемая в результате временная шкала непригодна для изучения этой скорости в совокупности групп, использованной для ее построения. Это не исключает анализа скорости появления в отдельных группах организмов, составляющих сравнительно небольшую часть всей совокупности.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А.С. Развитие усонюгих раков-торацид в мезозое и кайнозое // В.В. Меннер, В.В. Друщиц (ред.). Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: МГУ. 1982. С. 149-164.
- Алексеев А.С. Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1984. Т. 59. № 2. С. 87-109.
- Алексеев А.С. Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя // Природа. 1986. № 1. С. 57-60.
- Алексеев А.С. Массовые вымирания и их место в развитии биосферы // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. Докл. сов. геологов на 28-й сессии Междунар. геол. конгр. М.: Наука. 1989а. С. 27-34.
- Алексеев А.С. Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории Земли // Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М.: МГУ. 1989б. С. 22-47.
- Алексеев А.С. Современное состояние проблемы вымирания // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. Доклады IV Международной школы, Звенигород, 28 октября - 3 ноября 1991 г. М.: ПИН РАН. 1995. С. 21-50.
- Алексеев А.С., Бадюков Д.Д., Назаров М.А. Граница мела и палеогена и некоторые события на этом рубеже // Импактные кратеры на рубеже мезозоя и кайнозоя. Л.: Наука. 1990. С. 8-24.
- Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степедения. М.: МГУ. 1986. 211 с.
- Амитров О.В., Бланк М.Я., Горбач Л.П. и др. Класс *Gastropoda*. Брюхоногие моллюски // Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1981. С. 72-123.
- Аноним. Красная книга пересматривается // Природа. 1997. № 5. С. 110.
- Афанасьева Г.А., Морозова И.П. Брахиоподы и мшанки в кризисной ситуации на рубеже франского и фаменского веков позднего девона // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. 1995а. С. 45-48.
- Афанасьева Г.А., Морозова И.П. Развитие позднепермского морского биоса в предкризисной ситуации // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.2. М.: ПИН РАН. 1995б. С. 77-79.
- Афанасьева Г.А., Морозова И.П., Вискова Л.А. и др. Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // А.Г. Пономаренко, А.Ю. Розанов, М.А. Федонкин (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.3. М.: ПИН РАН. 1998. С. 30-37.
- Барсков И.С., Алексеев А.С., Горева Н.В. Конодонты и стратиграфическая шкала карбона // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1980. № 3. С. 43-45.
- Барсков И.С., Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф. и др. Динамика изменения родового разнообразия и экологической структуры цефалопод (кембрий - карбон) // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 86-94.
- Барсков И.С., Воронцова Т.Н., Кононова Л.И. и др. Определитель конодонтов девона и нижнего карбона. М.: МГУ. 1991. 184 с.
- Барсков И.С., Жерихин В.В., Раутиан А.С. Проблемы эволюции биологического разнообразия // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 2. С. 14-39.
- Беккер-Мигдисова Е.Э. Некоторые новые полужесткокрылые и сеноеды // Палеонтол. журн. 1962. № 1. С. 89-104.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press. 1994. 250 с.
- Богословский Б.И., Кузина Л.Ф. Этапы эволюции аммонитов и проблема границы девона и карбона // Докл. АН СССР. 1984. Т.276. № 3. С. 663-666.
- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Ивановский А.Б. и др. Эволюция рифовых экосистем в палеозое // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 79-85.
- Бондаренко О.Б. Об изменении состава табулятоморфных кораллов на рубеже ордовика и силура // В.В. Меннер (ред.). Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М.: МГУ. 1989. С. 104-121.
- Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир. 1979. 318 с.
- Бурзин М.Б. Основные тенденции в историческом развитии фитопланктона в позднем докембрии и раннем кембрии / / А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 51-62.
- Валлизер О. Глобальные события и эволюция // 27-й Международный геологический конгресс. Доклады. Т. 2. Секция С02. Палеонтология. М.: Наука. 1984. С. 67-71.
- Васильюк Н.П. Развитие кораллов на рубеже раннего и среднего карбона // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С. 3-10.
- Вдовенко М.В., Раузер-Черноусова Д.М., Рейтлингер Е.А. и др. Справочник по систематике фораминифер палеозоя (за исключением эндотириоидей и пермских многокамерных лагеноидей). М.: Наука. 1993. 126 с.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Н.К. Верещагин, И.Е. Кузьмина (ред.). Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Л.: Наука. 1985. С. 3-38. (Тр. Зоол. инта АН СССР).
- Виноградова Н.Г. Фауна шельфа, материкового склона и абис-

- сали // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. Л.: Наука. 1977. С. 178-198.
- Гаррелс Р., Маккензи Ф. Эволюция осадочных пород. М.: Мир. 1974. 160 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора // Сочинения в 9 т. Т. 3. М.-Л.: 1939 (1859). С. 171-832.
- Дмитриев В.Ю. Некоторые вопросы изучения изменений систематического разнообразия ископаемых организмов // Палеонтол. журн. 1978. № 2. С. 122-132.
- Дмитриев В.Ю. О диверсификации морских животных фанерозоя // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. Докл. сов. геологов на 28-й сессии Междунар. геол. конгр. М.: Наука. 1989. С. 6-13.
- Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. 1988. С. 208-215.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Разнообразие организмов геологического прошлого. Состояние проблемы // В.Е. Соколов, Ю.С. Решетников (ред.). Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. 1994а. С. 4-19.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Динамика таксономического разнообразия неморской биоты // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994б. С. 167-174.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Динамика таксономического разнообразия неморской водной биоты // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С. 3-9.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука. 1978. 198 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 165).
- Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3-12.
- Заварзин Г.А. Развитие микробных сообществ в истории Земли // А.Ю. Розанов (ред.). Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С. 212-221.
- Захаров В.А., Бейзель А.Л., Бетехтина О.А. и др. Основные биотические события в фанерозое Сибири // А.Ю. Розанов (ред.). Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С. 25-54.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // А.Ю. Розанов (ред.). Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С. 60-95.
- Кержнер И.М. Изученность и перспективы изучения фауны насекомых бывшего СССР // В.Е. Соколов, Ю.С. Решетников (ред.). Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. 1994. С. 65-69.
- Корень Т.Н., Попов Л.Е. Влияние климатических изменений на структуру морской биоты на примере позднеордовикского биотического кризиса // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 241-248.
- Корень Т.Н., Попов Л.Е. Терминальное ордовикское событие и палеозоогеография бентосной и планктонной фаун (брахиоподы, граптолиты) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 3. С. 100-104.
- Коссовая О.Л. Восстановление таксономического разнообразия кораллов Rugosa в среднем карбоне // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. 1995. С. 66-76.
- Красилов В.А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: ВНИИприрода. 1992. 173 с.
- Левен Э.Я. О происхождении высших фузулинид // Палеонтол. журн. 1970. № 3. С. 18-25.
- Левен Э.Я., Богословская М.Ф., Ганелин В.Г. и др. Перестройка морской биоты в середине раннепермской эпохи // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 1. С. 61-70.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука. 1992. 214 с.
- Марков А.В., Горюнова Р.В. Смена доминирующих таксонов палеозойских мшанок и симптомы экологического кризиса // А.Г. Пономаренко, А.Ю. Розанов, М.А. Федонкин (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 3. М.: ПИН РАН. 1998. С. 47-54.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б. Линии выживания как доказательство реальности высших таксонов // Палеонтол. журн. 1994. № 2. С. 3-11.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б. Количественные закономерности макроэволюции. М.: Геос. 1998. 318 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание третье. Принят XX Генеральной ассамблеей Международного союза биологических наук. Л.: Наука. 1988. 205 с.
- Наймарк Е.Б., Розанов А.Ю. Закономерности развития региональных фаун правильных археоциат // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 1. С. 67-78.
- Невесская Л.А. Изменение систематического и эволюционного состава донных шельфовых сообществ на границе мела и палеогена // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995а. Т. 3. № 2. С. 3-14.
- Невесская Л.А. Динамика таксономического разнообразия морских беспозвоночных в фанерозое // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. 1995б. С. 16-29.
- Нейман А.А., Зезина О.Н., Семенов В.Н. Донная фауна шельфа и материкового склона // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука. 1977. С. 269-281.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
- Пономаренко А.Г. Жуки Scarabaeida // А.П. Расницын (ред.). Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука. 1990. С. 39-88. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 239).
- Пономаренко А.Г. Основные события в эволюции биосферы // А.Ю. Розанов (ред.). Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С. 15-25.
- Пономаренко А.Г., Дмитриев В.Ю. Эволюция разнообразия и устойчивость экосистем // А.Ю. Розанов (ред.). Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С. 54-59.
- Пузаченко Ю.Г., Дроздова Н.Н. Площадь охраняемых территорий // Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. М.: Наука. 1986. С. 72-109.
- Расницын А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. 1988. С. 191-207.

- Раузер-Черноусова Д.М. Бенш Ф.Р., Вдовенко М.В. и др. Справочник по систематике фораминифер палеозоя (эндоитроиды, фузулиноиды). М.: Наука. 1996. 207 с.
- Репина Л.Н., Журавлева И.Т., Лучинина В.А. Особенности эволюции раннекембрийской биоты Средней Сибири // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 63-70.
- Репина Л.Н., Хоментовский В.В., Журавлева И.Т., Розанов А.Ю. Биостратиграфия нижнего кембрия Саяно-Алтайской складчатой области. М.: Наука. 1964. 364 с.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 1973. 165 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 241).
- Розман Х.С. Биостратиграфия и зоогеография верхнего ордовика Северной Азии и Северной Америки (по брахиоподам). М.: Наука. 1977. 171 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 305).
- Ронов А.Б. Общие тенденции в эволюции состава земной коры, океана и атмосферы // Геохимия. 1964. № 8. С. 715-743.
- Ронов А.Б. Трансгрессии и регрессии морей на континентах в фанерозое (количественный анализ) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 6. С. 64-76.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е., Балуховский А.Н. и др. Изменение распространённости, объемов и скоростей накопления осадочных и вулканогенных отложений в фанерозое (в пределах современных материков) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1976. № 12. С. 5-12.
- Рублев А.Г. Современное состояние изотопно-геохронологической шкалы фанерозоя // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 6. С. 3-13.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 1978. 352 с.
- Сей И.Л., Калачева Е.Д. Граница юрской и меловой систем в бореальной области (биостратиграфия, бореальнотетическая корреляция) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 1. С. 42-59.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е. Динамика систематического разнообразия рифейских и вендских строматолитов Северной Евразии // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 2. С. 3-12.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е. Динамика глобального разнообразия строматолитов протерозоя. Статья 1. Северная Евразия, Китай и Индия // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 6. С. 10-32.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е. Динамика глобального разнообразия строматолитов протерозоя. Статья 2. Африка, Австралия, Северная Америка и общий синтез // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 1. С. 26-54.
- Тарлецков А.И. Динамика видового разнообразия правильных археоциат на Сибирской платформе // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 3-7.
- Холмс А. Пересмотренная геохронологическая шкала // Геохимия литогенеза. М.: Иностранная литература. 1963. С. 390-430.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 1990. 271 с.
- Чумаков Н.М. Проблема теплой биосферы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 3. С. 3-14.
- Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука. 1990. 179 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 241).
- Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Л.П. Татаринов (ред.). Эволюция и биоценологические кризисы. М.: Наука. 1987. С. 5-45.
- Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука. 1982. 40 с.
- Ян (Янг) Шурен, Ван Шинпин, Хао Вейчен. Изменение биоты на границе перми-триаса в Южном Китае и причины массового вымирания // Пермская система Земного шара. Международный конгресс. 5-10 августа 1991, г. Пермь. Тезисы докладов. Свердловск: УО АН СССР. 1991. С. 194-195.
- Aberhan M., Fürsich F.T. Diversity analysis of Lower Jurassic bivalves of the Andean Basin and the Pliensbachian-Toarcian mass extinction // *Lethaia*. 1997. V. 29. P. 181-195.
- Allison P.A., Briggs D.E.G. Exceptional fossil record: Distribution of soft tissue preservation through the Phanerozoic // *Geology*. 1993. V. 21. № 6. P. 527-530.
- Ausich W.I., Bottjer D.J. Phanerozoic tiering in suspension-feeding communities on soft substrata: implications for diversity // J.W. Valentine (ed.). *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution*. Princeton Univ. press. 1985. P. 255-274.
- Axelrod D.I. Quaternary extinctions of large mammals // *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 1967. № 74. 42 p.
- Bambach R.K. Phanerozoic marine communities // D.M. Raup, D. Jablonski (eds). *Patterns and processes in the history of life*. Berlin: Springer, 1986. P. 407-428.
- Barnes C., Hallam A., Kaljo D. *et al.* Global event stratigraphy // O.H. Walliser (ed.). *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of International interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1996. P. 319-333.
- Baumiller T.K. Survivorship analysis of Paleozoic Crinoidea: Effect of filter morphology on evolutionary rates // *Paleobiology*. 1993. V. 19. № 3. P. 304-321.
- Benton M.J. Mass extinction among families of non-marine tetrapods // *Nature*. 1985. V. 306. № 6031. P. 811-814.
- Benton M.J. Mass extinction among families of non-marine tetrapods: The data // *Mem. Soc. geol. France*. 1987. № 150. P. 21-32.
- Benton M.J. Patterns of evolution and extinction in vertebrates // *Evolution and the fossil record*. London: Belhaven Press. 1989. P. 218-241.
- Benton M.J. (ed.). *The fossil record (2nd edition)*. London: Chapman and Hall. 1993. 839 p.
- Benton M.J. Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern // N.C. Fraser, H.-D. Sues (eds). *In the shadow of the dinosaurs*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1994. P. 366-397.
- Benton M.J. Diversification and extinction in the history of life // *Science*. 1995. V. 268. № 5207. P. 52-58.
- Carlton J.T., Vermeij G.J., Lindberg D.R. *et al.* The first historical extinction of a marine invertebrate in an ocean basin: The demise of the eelgrass limpet *Lottia alveus* // *Biol. Bull.* 1991. V. 180. P. 72-80.
- Cavelier C., Chateaufneuf J.-J., Pomerol C. *et al.* The geological events at the Eocene/Oligocene boundary // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1981. V.36. № 3-4. P. 223-248.
- Chatterton B.D.E., Speyer S.E. Larval ecology, life history

- strategies, and patterns of extinction and survivorship among Ordovician trilobites // *Paleobiology*. 1989. V. 15. № 2. P. 118-132.
- Colbath G.K. Abrupt terminal Ordovician extinction in phytoplankton associations, southern Appalachians // *Geology*. 1986. V. 14. № 11. P. 943-946.
- Connor E.F., McCoy E.D. The statistics and biology of the species - area relationship // *Amer. Natur.* 1979. V. 113. № 6. P. 791-833.
- Copper P. Frasnian/Famennian mass extinction and coldwater oceans // *Geology*. 1986. V. 14. № 10. P. 835-839.
- Courtillot V., Gaudemer Y. Effects of mass extinctions on biodiversity // *Nature*. 1996. V. 381. № 6578. P. 146-148.
- Diamond J.M. Historic extinctions: A rosetta stone for understanding prehistoric extinctions // P.S. Martin, R.G. Klein (eds). *Quaternary extinctions: A prehistoric revolution*. Tucson: Univ. Arizona Press. 1984. P. 824-862.
- Doyle J.A. Russian Paleontology // *Science*. 1993. V. 262. № 5133. P. 492.
- Erwin D.H. The Permian-Triassic extinction // *Nature*. 1994. V. 367. № 6460. P. 231-235.
- Erwin D.H. Permian global bioevents // O.H. Walliser (ed.). *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of International interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1996. P. 251-264.
- Fedonkin M.A. Geological trends and event in the Precambrian biosphere // O.H. Walliser (ed.). *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of International interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1996. P. 89-114.
- Fenster E.J., Hecht M.K., Sorhannus U. Problems in the measurement of morphological rates of change // *Ann. zool. fenn.* 1991. V. 28. № 3-4. P. 165-174.
- Flessa K.W., Jablonski D. Declining Phanerozoic background extinction rates: effect of taxonomic structure ? // *Nature*. 1985. V. 113. № 5999. P. 216-218.
- Foote M. Discordance and concordance between morphological and taxonomic diversity // *Paleobiology*. 1993. V. 19. № 2. P. 185-204.
- Foote M., Sepkoski J.J., Jr. Absolute measures of the completeness of the fossil record // *Nature*. 1999. V. 398. № 6726. P. 415-417.
- Gradstein F.M., Ogg J. A Phanerozoic time scale // *Episodes*. 1996. V. 19. № 1-2. P. 3-5.
- Graffin G. A new locality of fossiliferous harding sandstone: Evidence for freshwater Ordovician vertebrates // *J. vertebr. Paleontol.* 1992. V. 12. № 1. P. 1-10.
- Grimaldi D.A. (ed.). *Insects from the Santana formation, Lower Cretaceous, of Brasil* // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1990. 195. 191 p.
- Hallam A. The Pliensbachian and Tithonian extinction events // *Nature*. 1986. V. 319. № 6056. P. 765-768.
- Hallam A. Radiations and extinctions in relation to environmental change in the marine Lower Jurassic of northwest Europe // *Paleobiology*. 1987. V. 13. № 2. P. 152-168.
- Hallam A. Major Bioevents in the Triassic and Jurassic // O.H. Walliser (ed.). *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of International interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1996. P. 265-284.
- Harland W.B., Armstrong R.L., Cox A.V. *et al.* A geologic time scale 1989. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1990. 265 p.
- Harper C.W. Standing diversity of fossil groups in successive intervals of geologic time: a new measure // *J. Paleontol.* 1975. V. 49. № 4. P. 752-757.
- Hoffman A. Biotic diversification in the Phanerozoic: diversity independence // *Palaentol.* 1985. V. 28. № 2. P. 387-391.
- Holser W.T., Magaritz M., Clark D.L. Carbonisotope stratigraphic correlations in the late Permian // *Amer. J. Sci.* 1986. V. 286. № 6. P. 390-402.
- House M.R. Correlation of mid-Paleozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations // *Nature*. 1985. V. 313. № 5997. P. 17-22.
- Hubbard A.E., Gilinsky N.L. Mass extinctions as statistical phenomena: an examination of the evidence using χ^2 tests and bootstrapping // *Paleobiology*. 1992. V. 18. № 2. P. 148-160.
- Ingavat-Helmcke R., Helmcke D. Permian fusulinacean faunas of Thailand - event controlled evolution // Walliser O.H. (ed.) *Global bioevents*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1986. P. 240-248.
- Jarzewowski E., Ross A. Time flies: the geological record of insects // *Geology today*. 1993, nov.-dec. P. 218-223.
- Jell P.A., Roberts J. (eds). *Plant and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra fossil bed, South Gippsland, Victoria* // *Assoc. Australasian Paleontol.* 1986. Mem. 3. 205 p.
- Keller G. Stepwise mass extinctions and impact events: Late Eocene to Early Oligocene // *Marine Micropaleontol.* 1986. V. 10. № 4. P. 267-293.
- Kirchner J.W., Weil A. No fractals in fossil extinction statistics // *Nature*. 1998. V. 395. № 6700. P. 337-338.
- Knoll A.H. Patterns of extinction in the fossil record of vascular plants // M.H. Nitecki (ed.). *Extinctions*. Chicago-London: Univ. Chicago Press. 1984. P. 21-68.
- Koch C.F. Bias in the published fossil record // *Paleobiology*. 1978. V. 4. № 3. P. 367-372.
- Koch C.F. Prediction of sample size effects on the measured temporal and geographic distribution patterns of species // *Paleobiology*. 1987. V. 13. № 1. P. 100-107.
- Koch C.F., Morgan J.P. On the expected distribution of species ranges // *Paleobiology*. 1988. V. 14. № 2. P. 126-138.
- Kossovaya O.L. The mid-Carboniferous rugose coral recovery / M.B.Hart (ed.). *Biotic recovery from mass extinction events* // *Geol. Soc. Spec. Publ.* 1996. № 102. P. 187-199.
- Labandeira C.C. A compendium of fossil insects families // *Contrib. Milwaukee Public Mus. Biol. and Geol.* 1994. № 88. 71 p.
- Labandeira C.C., Sepkoski J.J., Jr. Insect diversity in the fossil record // *Science*. 1993. V. 261. № 5119. P. 310-315.
- Lane N.G. A census of past and present life // *J. Geol. Educ.* 1990. V. 38. № 2. P. 119-122.
- Lasker H.R. Effects of differential preservation on the measurement of taxonomic diversity // *Paleobiology*. 1976. V. 2. № 2. P. 84-93.
- Lasker H.R. The measurement of taxonomic evolution: preservational consequences // *Paleobiology*. 1978. V. 4. № 2. P. 135-149.
- Little C.T.S., Benton M.J. Early Jurassic mass extinction: A global longterm event // *Geology*. 1995. V. 23. № 6. P. 495-498.
- Loeblich A., Tappan H. *Foraminiferal genera and their classification*. New York: Van Nostrand Reinhold. 1988. 2 vols. 1917 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. *The theory of islands biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press. 1967. 153 p.

- graphy. Princeton: Princeton Univ. Press. 1967. 203 p.
- Marshall C.R. Confidence intervals of stratigraphic ranges // *Paleobiology*. 1990. V. 16. № 1. P. 1-10.
- Martin P.S. Catastrophic extinctions and Late Pleistocene blitzkrieg: Two radiocarbon tests // M.H. Nitecki (ed.). *Extinctions*. Chicago-London: Univ. Chicago Press. 1984. P.153-189.
- Maxwell W.D., Benton M.J. Historical tests of the absolute completeness of the fossil record of tetrapods // *Paleobiology*. 1990. V. 16. № 3. P. 322-335.
- May R.M. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton: Princeton Univ. Press. 1973. 136 p.
- McLaren D.J. Frasnian-Famennian extinctions // L.T. Silver, P.H. Schultz (eds). Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth // *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. 1982. № 190. P. 477-484.
- McLaren D.J., Goodfellow W.D. Geological and biological consequences of giant impacts // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 1990. V. 18. P. 123-171.
- Morgan C. A contemporary mass extinction: Deforestation of tropical rain forests and faunal effects // *Palaios*. 1987. V. 2. № 2. P. 165-171.
- Mosbrugger V. The evolution of biodiversity. - A review of phenomena and problems // *Rev. Paleobiol.* 1992. V.11. № 2. P. 533-544.
- Naem Sh., Thompson L.J., Lawles Sh.P. *et al.* Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1995. № 347. P. 249-262.
- Naimark E.B., Rozanov A.Yu., Markov A.V. The integrity of supraspecific taxa of regular archaeocyathids (*Archaeocyatha*, *Regulares*) // *Paleontol. Zh.* 1995. V. 29. № 4. P. 1-18.
- Newell N.D. Adequacy of the fossil record // *J. Paleontol.* 1959. V. 33. № 3. P. 488-499.
- Newell N.D. Revolutions in the history of life // Albretton C.C., Jr. (ed.). *Uniformity and simplicity*. 1967. P. 62-92. (*Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. № 89).
- Odin G.S. Geological time scale (1994) // *C. r. Acad. Sci. Paris. Ser. II*. 1994. T. 318. P. 59-71.
- Odin G.S., Odin Ch. Echelle numerique des temps geologiques mise a jour 1990 // *Geochronique*. 1990. № 35. P.12-15, 17-19.
- Palmer A.R. Biome boundaries: a possible test case for extraterrestrial perturbation of the biosphere // L.T. Silver, P.H. Shulz (eds). Geological implications of impacts of large asteroids and comets on the Earth. 1982. P. 469-475. (*Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. № 190).
- Paris V., Nölvak J. Biological interpretation and paleobiodiversity of a cryptic fossil group: The "chitinozoan animal" // *Geobios*. 1999. V. 32. № 2. P. 315-324.
- Patterson C., Smith A.B. Is the periodicity of extinction a taxonomic artefact ? // *Nature*. 1987. V. 330. № 6145. P. 248-251.
- Patterson C., Smith A.B. Periodicity in extinction: the role of systematics // *Ecology*. 1989. V. 70. № 4. P. 802-811.
- Pease C.M. Biases in the duration and diversities of fossil taxa // *Paleobiology*. 1985. V.11. № 3. P.272-292.
- Plotnick R.E., McKinney M.L. Ecosystem organization and extinction dynamics // *Palaios*. 1993. V. 8. № 2. P. 202-212.
- Prothero D.R. Mid-Oligocene extinction event in North American land mammals // *Science*. 1985. V. 229. № 4712. P. 550-551.
- Quicke D.L.J. Principles and techniques of temporary taxonomy. London: Blackie Acad. 1996. 311 p.
- Raup D.M. Species diversity in the Phanerozoic: A tabulation // *Paleobiology*. 1976a. V. 2. № 4. P. 279-288.
- Raup D.M. Species diversity in the Phanerozoic: An interpretation // *Paleobiology*. 1976b. V. 2. № 4. P. 289-297.
- Raup D.M. Cohors analysis of generic survivorship // *Paleobiology*. 1978. V. 4. № 4. P. 1-15.
- Raup D.M. Biases in the fossil record of species and genera // *Bull. Carnegie Museum Natur. History*. 1979a. № 13. P. 85-91.
- Raup D.M. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications // *Science*. 1979b. V. 206. № 4415. P. 217-218.
- Raup D.M. Biological extinction in Earth history // *Science*. 1986. V. 231. № 4745. P. 1528-1533.
- Raup D.M. A kill curve for Phanerozoic marine species // *Paleobiology*. 1991. V. 17. № 1. P. 37-48.
- Raup D.M., Boyajian G.E. Patterns of generic extinction in the fossil record // *Paleobiology*. 1988. V. 14. № 2. P. 109-125.
- Raup D.M., Gould S.J., Schopf T.J.M. *et al.* Stochastic models of phylogeny and the evolution of diversity // *J. Geol.* 1973. V. 81. № 5. P. 525-542.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr. Mass extinctions in marine fossil record // *Science*. 1982. V. 215. № 4539. P. 1501-1503.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr. Periodicity of extinction in the geological past // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1984. *Biol. sci.* V. 81. № 3. P. 801-805.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr. Periodic extinction of familia and genera // *Science*. 1986. V. 231. № 4740. P. 833-836.
- Reitner J., Neuweiler F. Mud mounds: A polydenetic spectrum of finegrained carbonate buildups // *Facies*. 1995. V. 32. 170 p.
- Rödder G., Ziegler F.-K., Falk E. Wie viele Arten ? Der Stand der Forschung gegen Ende des Jahrhunderts // *Paläontol. Zeitsch.* 1993. B. 67. № 1-2. S. 215-222.
- Ross A.J., Jarzembowski E.A. *Arthropoda* (Hexapoda; Insecta) // M.J. Benton (ed.). *The fossil record* (2nd edition). London: Chapman and Hall. 1993. P. 363-426.
- Schopf T.J. M. Permo-Triassic extinctions: relation to seafloor spreading // *J. Geol.* 1974. V. 82. № 2. P. 129-143.
- Schopf T.J.M., Raup D.M., Gould S.J. *et al.* Genomic versus morphologic rates of evolution: influence of morphologic complexity // *Paleobiology*. 1975. V. 1. № 1. P. 63-70.
- Sepkoski J.J., Jr. Species diversity in the Phanerozoic: species-area effects // *Paleobiology*. 1976. V.2. № 4. P.298-303.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // *Paleobiology*. 1978. V. 4. № 3. P. 223-251.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiology*. 1979. V. 5. № 3. P. 222-251.
- Sepkoski J.J., Jr. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record // *Paleobiology*. 1981. V. 7. P. 36-53.
- Sepkoski J.J., Jr. A compendium of fossil marine families // *Contrib. Milwaukee Publ. Mus. Biol. and Geol.* 1982. № 51. 125 p.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction // *Paleobiology*. 1984. V. 10. № 2. P. 246-267.
- Sepkoski J.J., Jr. Global bioevents and the question of periodicity // O.H. Walliser (ed.). *Global bioevents*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1986. P. 47-61.
- Sepkoski J.J., Jr. Alpha, beta or gamma: Where does all the diversity go ? // *Paleobiology*. 1988. V. 14. № 2. P. 221-234.
- Sepkoski J.J., Jr. A compendium of fossil marine animal families

- (2nd edition) // *Contrib. Milwaukee Publ. Mus. Biol. and Geol.* 1992. V. 83. 156 p.
- Sepkoski J.J., Jr. Ten years in the library: New data confirm paleontological patterns // *Paleobiology*. 1993a. V. 19. № 1. P. 43-51.
- Sepkoski J.J., Jr. Limits to randomness in paleobiologic models: the case of Phanerozoic species diversity // *Acta paleontol. polon.* 1993b. V. 38. № 3/4. P. 175-198.
- Sepkoski J.J., Jr. Patterns of Phanerozoic extinction: A perspective from global data bases // O.H. Walliser (ed.). *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of International interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin - Heidelberg: Springer. 1996. P. 35-52.
- Sepkoski J.J., Jr., Bambach R.K., Raup D.M. *et al.* Phanerozoic marine diversity and the fossil record // *Nature*. 1981. V.293. № 5832. P. 435-437.
- Sepkoski J.J., Jr., Kendrick D.C. Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa // *Paleobiology*. 1993. V. 19. № 2. P. 168-184.
- Sepkoski J.J., Jr., Koch C.F. Evaluating paleontologic data relating to bioevents // O.H. Walliser (ed.). *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of International interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin-Heidelberg: Springer. 1996. P. 21-34.
- Sepkoski J.J., Jr., Raup D.M. Periodicity in marine extinction events // D.K. Elliott (ed.). *Dynamics of extinction*. New York e.a.: Wiley. 1986. P. 3-36.
- Signor P.W. Real and apparent trends in species richness through time // J.W. Valentine (ed.). *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. 1985. P. 129-150.
- Signor P.W. Taxonomic diversity and faunal turnover in the early Cambrian: Did the most severe mass extinction of the Phanerozoic occur in the Botomian Stage? // *Fifth North American Paleontol. Convention. Abstracts*. 1992. P. 272.
- Signor Ph.H., Lipps J.H. Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record // L.T. Silver, P.H. Silver (eds). *Geological implication of impact of large asteroids and comets of the Earth*. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. 1982. № 190. P. 291-296.
- Smith A.B., Patterson C. The influence of taxonomic method on the perception of patterns of evolution // *Evol. Biol.* 1988. V. 23. P. 127-216.
- Sneath A., Sokal R.R. *Numerical taxonomy: The principles and practices of numerical classification*. San Francisco: Freeman. 1973. 573 p.
- Sokolov B.S., Fedonkin M.A. Global biological events in the Late Precambrian // O.H. Walliser (ed.). *Global bioevents*. Berlin-Heidelberg: Springer. 1986. P. 105-108.
- Sole R.V., Manrubia S., Benton M. *et al.* Self-similarity of extinction statistics in the fossil record // *Nature*. 1997. V. 388. № 6644. P. 764-767.
- Springer M.S. The effect of random range truncations on patterns of evolution in the fossil record // *Paleobiology*. 1990. V. 16. № 4. P. 512-520.
- Stanley S.M., Yang X. A double mass extinction at the end of the Paleozoic Era // *Science*. 1994. V. 266. № 5189. P. 1340-1344.
- Stearn C.W. Effect of the Frasnian-Famennian extinction event on the stromatoporoids // *Geology*. 1987. V. 15. № 7. P. 677-679.
- Strauss D., Sadler P.M. Classical confidence intervals and Bayesian probability estimates for ends of local taxon ranges // *Math. Geol.* 1989. V. 21. № 4. P. 411-427.
- Teichert C., Sweet W.C., Boucot A.J. The unpublished fossil record: Implications // *Senckenbergiana Lethaea*. 1987. B. 68. № 1-4. S. 5-19.
- Tilman D., Wedin D., Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems // *Nature*. 1996. V. 379. № 6567. P. 718-720.
- Valentine J.W. How many marine invertebrate fossil species? A new approximation // *J. Paleontol.* 1970. V. 44. № 3. P. 410-415.
- Valentine J.W. Resurse supply and species diversity patterns // *Lethaia*. 1971. V. 4. № 1. P. 51-61.
- Valentine J.W. How good was the fossil record? Clues from the Californian Pleistocene // *Paleobiology*. 1989. V. 15. № 2. P. 83-93.
- Van Valen L.M. A resetting of Phanerozoic community evolution // *Nature*. 1984. V. 307. № 5946. P. 50-52.
- Vidal G., Knoll A.H. Radiations and extinctions of plancton in the Late Proterozoic and Early Camrian // *Nature*. 1982. V. 297. № 5861. P. 57-60.
- Wallace A.R. *The geographical distribution of animals*. London: Macmillan. 1876. V. 1. 503 p.
- Ward P.D., Kennedy W.J., MacLeod K.G. *et al.* Ammonite and inceramids bivalve extinction patterns in Cretaceous/Tertiary boundary sections of the Biscay region (southeastern France, northern Spain) // *Geology*. 1991. V. 19. № 12. P. 1181-1184.
- Ward P., Wiedmann J., Mount J.F. Maastrichtian molluscan biostratigraphy and extinction patterns in a Cretaceous/Tertiary boundary section exposed at Zumaya, Spain // *Geology*. 1986. V. 14. № 11. P. 899-903.
- Webb S.D. Extinction - origination equilibria in Late Cenozoic land mammals of North America // *Evolution*. 1969. V. 23. P. 688-702.
- Wenz W. *Gastropoda. I. Allgemeiner Teil und Prosobranchia // Handbuch der Palaeozoologie. B. 6. Berlin, 1938. Teil 1. S. 1-240; Teil 2. S. 241-480; 1939. Teil 3. S. 481-720; 1940. Teil 4. S. 721-960; 1941. Teil 5. S. 961-1200; 1943. Teil 6. S. 1201-1506; 1944. Teil 7. S. 1507-1639.*
- Wenz W., Zilch A. *Gastropoda. II. Euthyneura // Handbuch der Palaeozoologie. B. 6. Berlin. 1960. Teil 2. 834 S.*
- Wiedmann J. Ammonoid extinction and the «Cretaceous-Tertiary boundary event» // J. Wiedmann, J. Kullmann (eds). *Cephalopods - Present and past*. Stuttgart: Schweizerbart. 1988. P. 117-140.
- Wignall P.B., Hallam A. Anoxia as a cause of the Permian/Triassic mass extinction: Facies evidence from northern Italy and the western United States // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1992. V. 93. № 1. P. 21-46.
- Williams S.H. Dob's Linn - the Ordovician-Silurian boundary stratotype // L.R.M. Cocks, R.B. Richards (eds). *A global analysis of the Ordovician-Silurian boundary*. *Bull. Brit. Museum (Natur. History)*. 1988. *Geology*. V. 43. P. 17-30.
- Wise K.P., Schopf T.J.M. Was marine faunal diversity in the Pleistocene affected by changes in sea level? // *Paleobiology*. 1981. V. 7. № 3. P. 394-399.
- Zhuravlev A.Yu., Wood R.A. Anoxia as the cause of the mid-Early Cambrian (Botomian) extinction event // *Geology*. 1996. V. 24. № 4. P. 311-314.

Содержание

ВВЕДЕНИЕ	5
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЛЕТОПИСЬ И ЕЁ СВОЙСТВА	8
КРИВЫЕ РАЗНООБРАЗИЯ	19
ЭВОЛЮЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ БИОТ	68
ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ	96
РАЗНООБРАЗИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЭКОСИСТЕМ	108
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИНТЕРПОЛЯЦИЯ В ГЕОХРОНОМЕТРИИ	111
ЛИТЕРАТУРА	119

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

**Александр Сергеевич Алексеев
Виктор Юрьевич Дмитриев
Александр Георгиевич Пономаренко**

**ЭВОЛЮЦИЯ
ТАКСОНОМИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ**

Ответственные редакторы: чл.-корр. РАН А.Ю.Розанов, проф. И.С.Барсков

Изд. лицензия ЛР № 020966 от 18 апреля 2000 г.
Подписано в печать 14.06.2001 г.
Формат 60x88 1/8. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная.
Уч.-изд.л. 16. Тираж 400 экз.
Заказ 372

ИЗДАТЕЛЬСТВО ГЕОС
ИЗД. ЛИЦЕНЗИЯ ИД № 01613 от 19.04.2000
109017, Москва, Пыжевский пер., 7.
Тел.: (095) 230-80-92
Факс: (095) 951-04-43

