

УДК 56

АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЙ НАЗЕМНОЙ ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЫ В ПРИГРАНИЧНЫХ СЛОЯХ МЕЛОВОЙ И ПАЛЕОГЕНОВОЙ СИСТЕМ*В. Н. Шиманский*

Проблеме «катастрофических вымираний» в разных ветвях органического мира, оживленно обсуждаемой в последнее время, посвящено значительное число публикаций (Давиташвили, 1969; Габуня, 1969; Леонов, 1973; Найдин, 1976, 1979; Катастрофы и история Земли..., 1986; Ньюелл, 1986; Алексеев, 1989 а, б, 1993). Чаще всего исследователи детально останавливаются на «кризисных ситуациях», на «летальных событиях», хотя кроме них в развитии групп были и другие, связанные с ароморфозами, аллогенезами, т. е. события появления новых групп, которые можно назвать «витальными». Последние были основой дальнейшего успешного развития групп и биоты в целом. Они не только не уступают по значению «летальным», но и являются более важными, поскольку, не будь этих событий, не могли бы многократно повторяться и «летальные» (Шиманский, 1988).

Решить, что следует рассматривать в качестве «события» и что не следует, трудно. Сложность этого вопроса прекрасно показана в ряде работ (Валлизер, 1984; Гретенер, 1986; Walliser, 1986). Особенно интересны работы О. Валлизера. По мнению этого автора, «глобальное событие» должно проявляться в ограниченной части разреза, но во многих палеогеографических, седиментологических, фациальных, экологических, биологических областях (Walliser, 1986). Время самого события значительно короче времени стабильных условий, времени медленного развития. Следует различать первоначально-причинные события и окончательные, являющиеся следствием первых. Пути, ведущие к событиям, могут состоять из сложных процессов, реакций, взаимодействий. В другой работе Валлизер пишет о возможности различать «биособытия», «а не события как таковые, радиации, распространения, вымирания» и т. п. (Валлизер, 1984). Однако даже с учетом такой конкретизации оценка значимости «событий» очень трудна. Так, появление теплокровности у тетрапод имело огромное значение для дальнейшей судьбы этой ветви, но и заселение Австралии собакой динго и кроликами — событие для биоты континента. Сложно сказать, что более важно с точки зрения событийности — значительное вымирание трилобитов в конце раннего палеозоя, приведшее к тому, что они перестали играть важную роль в фаунах морей, или их окончательное исчезновение в конце мезозоя.

«Событий» очень большого масштаба было мало. В этом отношении представляет значительный интерес монография Г. П. Леонова (1973), содержащая много графиков, отражающих развитие органического мира, составленных по «Основам палеонтологии». В фанерозое выделяются два этапа: палеозойский и мезо-кайнозойский, так как асинхронность изменений в разных группах биоса ведет к «размытости» некоторых рубежей, в частности к «смягчению» событий на рубеже мезозоя и кайнозоя. Органический мир Земли довольно четко разделяется на две группы. В одну входит большинство беспозвоночных, бесчелюстные и рыбы, в другую — подавляющее число позвоночных,

членистоногих и растения. Представители первой — в основном обитатели моря, в их развитии достаточно ясно выделяются палеозойский и мезо-кайнозойский этапы, разделенные «фазой упадка» (уменьшение числа семейств и родов) в триасе. Обособленного кайнозойского этапа нет. Во вторую группу входят представители суши и пресных вод, здесь, хотя и не очень четко, обособляются позднепалеозойский — раннемезозойский и позднемезозойский — кайнозойский этапы. Заметной «фазой упадка» они не разделяются, так как ход развития растительного и животного мира не совпадает во времени (Леонов, 1973).

Особое внимание исследователей привлекает рубеж мезозоя и кайнозоя, так как с ним связана одна из наиболее значительных «катастроф» в развитии органического мира. Интересный сборник на эту тему был составлен и опубликован группой ученых, занимающихся этой проблемой (*Cretaceous-tertiary...*, 1970). Безусловно, представляет интерес статья на эту же тему D. Russel (1977), посвященная кризису биоты в конце мела, в которой показано почти внезапное вымирание ряда групп на указанном рубеже и появление новых в палеогене. Таксоны сгруппированы по биологическому принципу в планктонные, бентосные, нектонные, наземные, воздушные. Интересны также данные о вымирании таксонов на родовом уровне (табл. 1). Наиболее заметное вымирание

Таблица 1

Вымирание родов разных групп биоса на рубеже мела и палеогена

| Группа организмов по образу жизни | Число родов | | Выжива- ние, % |
|-----------------------------------|-------------------|----------------------|-------------------|
| | до выми- рания | после вы- мирания | |
| Пресноводные | 36 | 35 | 97 |
| Наземные (включая пресноводных) | 226 | 183 | 81 |
| Планктон (микро) | 298 | 173 | 58 |
| Придонные морские | 1976 | 1012 | 51 |
| Плавающие морские | 332 | 99 | 30 |
| Всего | 2868 | 1502 | 52 |

было среди морских организмов, менее значительное — среди наземных и пресноводных. После вымирания в ряде групп уменьшается численность видов в родах. В целом к началу кайнозоя вымерло около 75% видов, существовавших в конце мела. Данные D. Russel впечатляющие, но они не отражают детального хода истории, так как мел и «третика» рассматриваются без разделения на века (Шиманский, Соловьев, 1982). При таком подходе вступает в силу «эффект проецирования событий», а истинная картина эволюции несколько искажается.

К сожалению, большинство исследователей, сосредоточив свое внимание на событиях конца мела, уделяют очень мало внимания различным изменениям в группах, проходившим внутри этого периода. В этом отношении интересна работа «Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых» (1988), в которой раздел «Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода» составлен известным специалистом по ископаемым и современным насекомым А. П. Расницыным. Он считает, что в меловых событиях можно выделить четыре фазы: «подготовительную» (конец юры — начало мела), «парадоксальную» (середина — вторая половина раннего мела), «драматическую» (конец раннего — начало позднего мела), «успокоения» (конец позднего мела — первая половина палеогена). Значение сред-

немеловых событий рассматривается и в очень солидном труде по палеогеографии и палеоокеанологии мелового периода (Найдин и др., 1986). Авторы считают, что в середине мела произошли крупные палеогеографические изменения, что и было причиной сильных биогеоэценологических нарушений в альбе—сеномане. Одной из причин значительных изменений органического мира было позднемеловой «фитопланктонный взрыв», вызвавший массовое отравление организмов и истощение пищевых ресурсов. Интересны доводы В. А. Красилова (1987) в пользу системных причин в развитии органического мира.

После краткого введения в суть проблемы перейдем к анализу фактических данных по разным группам наземных организмов на рубеже мезозоя и кайнозоя. В некоторых случаях придется говорить и о группах, обитавших в море, так как на уровне макротаксонов не всегда можно точно разграничить морские и наземные формы, хотя это, конечно, достаточно легко сделать на видовом и родовом уровнях.

Поскольку данных о пресноводных рыбах на обсуждаемом рубеже у автора нет, приходится ограничиться сведениями об историческом развитии наиболее значительной группы — костистых рыбах-телеостеях, используя для этого материалы сводки об изменении органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя (Данильченко, 1978). Число семейств и родов телеостей в дании меньше, чем в маастрихте и танете. В монсе число семейств и родов примерно такое же, как в дании, т. е. процесс вымирания растянулся на два века.

Значительнее материалы по пресмыкающимся, так как большинство форм является наземными организмами (Вулых, 1978; Рождественский, 1978; Суханов, 1978; Алексеев, 1993). Правда, заслуживающие доверия данные имеются не по всем группам в связи с плохой, как правило, сохранностью остатков наземных форм в ориктоценозах. Поэтому остановимся на наиболее хорошо изученных. Из подотряда плезиозавров для позднего мела известны два семейства: одно вымерло на рубеже сантона и кампана, второе — в середине маастрихта. В кампане существовало всего пять родов, в маастрихте возникает 6 новых. Из них 5 вымирают значительно ранее конца маастрихта, и только один дожил до конца века. Сведения о видах могут вызывать некоторые сомнения, поэтому они здесь и не приводятся.

В подклассе лепидозавров на рубеже мела и палеогена заметных событий не происходило. Большая часть макротаксонов подкласса благополучно миновала этот рубеж и дожила до наших дней.

Из подкласса архозавров для решения интересующей нас проблемы заслуживают внимания надотряды крокодилов, динозавров и птерозавров. Крокодилы, появившиеся в пермо-триасе, достигли расцвета в палеогене, когда существовало около 60 родов. Крокодилы продолжают существовать и ныне, хотя в несколько меньшем объеме (Ефимов, 1978). Ефимов полагает, что крокодилы обладали достаточно высоким уровнем приспособленности; способствовали сохранению, видимо, и благоприятные для группы условия. Смена фауны на рубеже была и в этом надотряде, но она выразилась в постепенной смене древних примитивных групп более прогрессивными. Начало смены относится к раннему мелу, кульминация приблизительно совпадала с рубежом мела и палеогена. Заключительная фаза пришлась на начало эоцена.

Наиболее богатые и интересные материалы представлены по динозаврам. Систематическое положение этой очень разнообразной группы служит предметом дискуссий. Большинство специалистов рассматривает динозавров в составе класса пресмыкающихся. Однако существ-

ует точка зрения, что динозавров следует выделить в особый класс или объединить с птицами. Поэтому и ранг различных групп динозавров понимается по-разному. А. К. Рождественский (1978) подразделяет динозавров на ящеротазовых — *Saurischia* (отряд или подкласс, включающий группы теропод и зауропод) и птицетазовых — *Ornithischia* (отряд или подкласс) с пятью подчиненными группами (подотрядами или отрядами): орнитоподами, стегозавами, анкилозавами, пахицефалозавами, цератопсами. Эти группы достаточно хорошо представлены в кампане—маастрихте, но полностью отсутствуют в палеогене. В интересующий нас отрезок времени преобладают тероподы, за ними, по числу таксонов разного ранга, следуют цератопсы, орнитоподы, зауроподы. Анкилозавы и пахицефалозавы представлены меньшим числом форм.

Динозавры были исключительно разнообразны по внешнему виду, размерам, образу жизни, способу питания, по характеру пищи. Вероятно, по разнообразию динозавров можно сравнить только со сменившими их в качестве доминирующей группы млекопитающими (Рождественский, 1978). Преобладали сухопутные формы, но некоторые (в частности орнитомимиды) могли быть связаны с болотами и мелководными бассейнами. Не исключено, что некоторые формы могли использоваться в качестве пищи общественных насекомых, плоды и листья. К динозавам принадлежат самые крупные сухопутные хищники, охотившиеся на растительноядных собратьев, иногда не уступавших им по размерам.

Распространение динозавровых фаун в течение позднего мела не оставалось постоянным (Рождественский, 1978). С сеномана—сантона ареалы распространения групп довольно заметно сокращались, что могло быть связано с сеноманской трансгрессией, уничтожившей значительные площади, пригодные для обитания этих пресмыкающихся в Западной Европе, Северной Африке, Северной Америке. В послесеноманское время динозавры, видимо, отсутствовали в Африке и Великобритании, а в Австралии они вообще неизвестны из позднего мела. В значительном количестве позднемеловые динозавры пока известны из Центральной Азии и Северной Америки. По мнению А. К. Рождественского, не исключено, что формирование основных групп происходило в Центральной Азии, откуда они расселялись в другие места, в том числе и в Северную Америку.

Насколько можно судить по имеющимся в литературе данным, историческое развитие группы шло очень неравномерно: процессы «летальные» сменялись «витальными», снова «летальными» и т. д. Вымирание части групп «компенсировалось» появлением новых, иногда даже в большем числе. По данным А. К. Рождественского, из мела известно 24 семейства (из них 11 только из раннего мела). Судьба оставшихся, т. е. перешедших в поздний мел, семейств достаточно сложна: довольно быстро их стало 15, но в кампане оставалось 9, к которым вскоре добавилось некоторое число новых. Сходная картина отмечена и на родовом уровне. Из 25—30 кампан-маастрихтских родов значительная часть быстро вымерла, но появились новые роды в маастрихте, часть которых тоже быстро вымерла (Татаринов, 1987). По мнению этого автора, наиболее богатая фауна динозавров (до 30 родов) — орнитопод, гадрозавров, анкилозавров, цератопсов — происходит из комплекса «Юдифь» верхов кампана — низов маастрихта. Позже («Эдмонтон») установлено лишь 22—23 рода, в самых верхах маастрихта (формация «Ланс») осталось только 17—18 родов, хотя даже в это время появился один новый род. В переходном между мелом и палеогеном

фаунистическом комплексе обнаружены остатки форм, принадлежащих к 12 родам, но из низов палеогена остатков этой группы до настоящего времени неизвестно.

Постепенное и неуклонное уменьшение числа таксонов шло и на видовом уровне (Рождественский, 1978). Из второй половины позднего мела известно до 150 видов, из которых около 50 приходится на кампан, более 40 — на маастрихт и 20 — на поздний маастрихт («Ланс»). Однако на фоне постепенного уменьшения числа видов происходила и их непрерывная смена. В основном динозавры позднего мела существовали на территории Северной Америки (93 вида) и Центральной Азии (12 видов). Единичные формы известны из Европы (3 вида), Восточной Азии (2 вида) и Южной Америки (5 видов). Динозавры конца мела принадлежали не к одной какой-либо ветви, «случайно» пережившей своих «собратьев», а к разным, причем достаточно высокому таксономическому рангу.

Необходимо отметить, что историческое развитие динозавров, во всяком случае меловых, происходило по «принципу пульсирующего многообразия» (Шиманский, 1987, 1988), когда быстро сменяются во времени как микротаксоны, так и макротаксоны и идет «чередование» «летальных» и «витальных» процессов. Группа неоднократно находилась на грани вымирания, но возникавшие новые формы, как бы сменявшие «ушедших», способствовали сохранению группы в виде разветвленного ствола, занимавшего даже доминирующее положение в биосе. Такой путь развития, который с полным правом нельзя считать ни адаптивным, ни инадаптивным, свидетельствует, с одной стороны, об очень большой «пластичности» организмов, довольно легко приспособляющихся к различным условиям существования, а с другой — о некоей ограниченности этой приспособляемости, что в конце концов ведет к вымиранию всей группы, существовавшей десятки миллионов лет.

Пути исторического развития динозавров удивительным образом напоминают по своему типу эволюцию аммоноидей, господствовавших в морях в течение огромного промежутка времени (девон—мел). Как те, так и другие были очень разнообразны, приспособлены к существованию в разных конкретных условиях, доминировали в биосе своего времени (одни на суше, другие в море), эволюционировали по «принципу пульсирующего многообразия», просуществовав до конца в виде представителей не какого-то одного, а разных макротаксонов.

К полностью вымирающим в конце мела группам принадлежит небольшой надотряд летающих ящеров-птерозавров, включающих два отряда (*Rhamphorhynchoidea* и *Pterodactyloidea*), 5 семейств и 30 родов. Первый отряд характерен только для юрского периода, второй известен из юры и мела, но из позднего мела пока установлены остатки представителей только одного семейства и 5 родов. Полное исчезновение птерозавров произошло к концу маастрихта.

Видное место в фаунах мела занимал подкласс черепах, включающий один отряд, 26 семейств и около 250 родов, из которых около 70 существует и в настоящее время (Суханов, 1978). Черепахи относятся к животным, не испытывавшим катастрофических изменений в своем историческом развитии, хотя, конечно, как и в других группах, здесь происходила смена «летальных» и «витальных» событий (табл. 2, 3). Значительные изменения наблюдаются не на семейственном, а на родовом уровне: в маастрихте перестало существовать более половины родов, в ипре и лютете — до одной трети. Параллельно появлялись новые формы (особенно много в маастрихте и ипре). Интересны данные В. Б. Суханова о одновременности вымирания таксонов черепах в раз-

ных регионах. Так, токсихилиды в Северной Америке исчезли в конце мела, а в Западной Европе и Африке — в конце палеогена, один из видов известен на территории штата Нью-Мексико до середины маастрихта, а на территории штата Монтана до конца маастрихта. Суханов отмечает, что сухопутные черепахи почти всегда были элементами, сопутствующими динозаврам. К сожалению, данные по морским черепахам полнее.

Таблица 2

Число семейств черепах в кампане—бартоне

| Семейств | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет | Бартон |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|--------|
| Всего | 12 | 14 | 12 | 11 | 19 | 12 | 11 | 11 |
| Появилось | — | 2 | — | — | 3 | 2 | — | — |
| Вымерло | — | 2 | 1 | — | 7 | 1 | — | — |

Таблица 3

Число родов черепах в кампане—бартоне

| Родов | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет | Бартон |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|--------|
| Всего | 30 | 43 | 17 | 19 | 19 | 33 | 35 | 37 |
| Появилось | 7 | 21 | 2 | 3 | 3 | 21 | 14 | 13 |
| Вымерло | 8 | 28 | 1 | 3 | 7 | 12 | 11 | 9 |

Интересны данные Л. П. Татарина (1987) по порубежным отложениям мела—палеогена. В переходной толще, принадлежащей формациям Хелл-Крик (верхний маастрихт) и Таллок (палеоцен) штата Монтана, выявлено не менее 20 видов, из которых на рубеже мела и палеогена вымерло только три.

По сравнению с пресыкающимися данные по классу птиц очень бедны, что связано с плохой сохранностью этих остатков в захоронениях. Хорошо по этому поводу пишет Е. Н. Курочкин (1993): «Часто палеонтология отображает не истинное время возникновения группы, а время появления первых ископаемых находок, и палеонтологические свидетельства обычно относятся к тому этапу существования таксона, когда он уже достаточно широко распространен. Указанные обстоятельства особенно актуальны для палеорнитологии, имеющей дело с крайне плохо сохраняющимися, а потому редкими и фрагментарными остатками птиц». По его мнению, «существенная смена эволюционного, таксономического и экологического состава птиц произошла, по имеющимся сегодня данным, на границе кампана и маастрихта, а не между мелом и палеогеном» (Курочкин, 1993, с. 47).

В маастрихте стали известны три отряда современных птиц, представленных уже достаточно типичными формами, что говорит о более раннем возникновении отрядов. Поздний мел был эпохой расцвета и вымирания гесперорнисообразных, ихтиорнисообразных и некоторых других групп древних птиц. Одновременно шел процесс становления отрядов птиц, доживших до современности. В позднем палеоцене и раннем эоцене становятся известны некоторые группы, правда, достаточно архаичного облика, но вне всякого сомнения принадлежащие к отрядам курообразных, журавлеобразных, веслоногих, аистообразных, совообразных, дятлообразных и кукушкообразных. Таким образом, не-

смотря на вымирание некоторых групп древних птиц в самом конце мела, говорить о каком-то «кризисе» в развитии птиц на рубеже мезозоя и кайнозоя не приходится.

Безусловно, одной из «маркирующих» групп конца мезозоя — начала кайнозоя являются млекопитающие (Шиманский, 1987). Это мощная ветвь животного царства, включающая 4 подкласса, 155 отрядов, 3 инфракласса и огромное число таксонов низших рангов (Беляева и др., 1978). Для решения вопроса о событиях на рубеже мезозоя и кайнозоя основная роль принадлежит отряду Multituberculata из подкласса Allotheria и отрядам Marsupialia, Insectivora, Condylarthra из подкласса Theria. Некоторое представление о смене групп семейственного и родового рангов в этих отрядах можно получить из табл. 4—9 по ма-

Таблица 4

Число семейств мультитуберкулят в кампане—лютете

| Семейств | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|
| Всего | 8 | 6 | 5 | 5 | 5 | 3 | 3 |
| Появилось | ? | 1 | — | — | — | — | — |
| Вымерло | 3 | — | — | — | 2 | — | ? |

Таблица 5

Число семейств марсупиалий в кампане—лютете

| Семейств | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|
| Всего | 3 | 3 | 1 | 1 | 3 | 3 | 3 |
| Появилось | ? | — | — | — | 2 | — | — |
| Вымерло | — | 2 | — | — | ? | — | ? |

Таблица 6

Число семейств насекомоядных в кампане—лютете

| Семейств | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|
| Всего | 4 | 3 | 4 | 6 | 6 | 6 | 5 |
| Появилось | ? | — | 1 | 2 | 1 | — | — |
| Вымерло | 1 | — | — | 1 | — | 1 | ? |

Таблица 7

Число родов мультитуберкулят в кампане—лютете

| Родов | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|
| Всего | 13 | 11 | 7 | 9 | 18 | 3 | 2 |
| Появилось | ? | 6 | 3 | 5 | 9 | — | — |
| Вымерло | 8 | 7 | 3 | — | 15 | 1 | ? |

териалам работы Е. И. Беляевой и др. (1978). Некоторые изменения как на семейственном, так и на родовом уровне происходили на всех рубежах, причем на родовом сильнее. В разных отрядах эти изменения были разнонаправленными, т. е. в одном отряде происходило умень-

шение числа таксонов, одновременно в другом — увеличение. Кроме указанных к началу кайнозоя уже существовали предки копытных — кондилартры и первые, архаичные, приматы (Беляева и др., 1978; Татаринов, 1987).

Таблица 8

Число родов марсупиалий в кампане—лютете

| Родов | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|
| Всего | 5 | 8 | 2 | 1 | 19 | 7 | 4 |
| Появилось | ? | 5 | 1 | 1 | 18 | 2 | — |
| Вымерло | 2 | 7 | 2 | — | 14 | 3 | ? |

Таблица 9

Число родов насекомоядных в кампане—лютете

| Родов | Кампан | Маастрихт | Даний | Монс | Танет | Ипр | Лютет |
|-----------|--------|-----------|-------|------|-------|-----|-------|
| Всего | 8 | 5 | 6 | 18 | 13 | 10 | 10 |
| Появилось | ? | 2 | 6 | 13 | 9 | 5 | 5 |
| Вымерло | 7 | 3 | 3 | 12 | 8 | 5 | ? |

При всех колебаниях численности таксонов в разных группах, в целом, в классе млекопитающих шло увеличение численности таковых. Это хорошо видно на одном из примеров, приводимых Л. П. Татариновым (1987). В низах верхнего кампана на западе Северной Америки установлено 20 видов, выше (фауна «Юдифь»), в кампане—низах маастрихта, известно уже 34 вида, еще выше (фауна «Эдмонтон»), в середине маастрихта, их число несколько сокращается (до 24—25), но в конце маастрихта (фауна «Ланс») возрастает до 62.

Интересен вывод Л. П. Татаринова, что смену форм млекопитающих можно объяснять не борьбой с динозаврами (как это иногда делают), а конкуренцией групп в классе самих млекопитающих. Правда, вымирание динозавров способствовало успешному развитию их преемников, и в частности появлению среди млекопитающих крупных растительноядных и хищных форм (Татаринов, 1987).

В формировании наземных фаун конца мезозоя играли роль и некоторые группы беспозвоночных, в частности членистоногие и моллюски. Среди членистоногих на первое место следует поставить насекомых. Энтомофауна неокома (Жерихин, 1978, 1980) имела типично мезозойский облик и много общего с юрской. Сходны с ними и аптские фауны. Резкое изменение энтомофаун наступает с альба, когда большое число типично мезозойских семейств фигурирует в биосе последний раз, хотя причины и не очень ясны. С сеномана фауна насекомых приобретает в общем кайнозойский облик. Правда, в позднем мелу есть ряд небольших семейств, характерных только для этого отрезка времени и быстро исчезающих. Поскольку «выбывшие» группы не сразу «замещались» новыми, позднемеловые фауны представляют собой как бы обедненный вариант кайнозойских фаун, сочетая элементы нового и старого, т. е. типично позднемелового (при отсутствии еще некоторых семейств, характерных для кайнозоя). Наиболее бедны фауны сеномана—турона, далее число новых групп довольно быстро возраста-

ет вплоть до эоцена, без резких изменений на рубеже мела и палеогена.

Из класса ракообразных для нас представляет интерес подкласс остракод. Насколько известно (Николаева, 1980), на семейственном и родовом уровнях в этой группе на рубеже двух эр сильных изменений не происходило, но на видовом уровне значительное вымирание было. Появление новых видов приходилось на датский, монтский, танетский века.

Некоторые данные имеются по подотрядам (или отрядам) щитней (Notostraca) и двустворчатых листоногих (Conchostraca). Для этих групп характерны периодическое появление и исчезновение из палеонтологической летописи, что объясняется экологическими особенностями этих организмов (Класс Crustacea, 1980; Пономаренко, 1980). Удалось установить, что в группе конхострак были достаточно сильные изменения на семейственном уровне, так как из 5 семейств, известных для позднего мела, в палеоцене сохраняются только 3. В ряде классов членистоногих (Diplopoda, Chilopoda, Merostomata, Scorpionomorpha, Solifugomorpha, Acaromorpha, Arachnida) на рубеже мела и палеогена, видимо, значительных изменений не происходило.

В наземных фаунах конца мела — начала палеогена большая роль принадлежала моллюскам, точнее, гастроподам и бивальвиям (Старобогатов, 1970). Материалы по первым нам любезно предоставил О. В. Амитров, готовивший их для известной сводки «Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя» (1981). Как видно из представленных материалов, вымирания наземных гастропод (ни наземных в узком смысле слова, ни пресноводных) на рубеже не происходило — шло почти непрерывное возрастание числа родов в обеих группах, хотя и с небольшими различиями. У наземных незначительно уменьшилось число родов в коньяке—сантоне по сравнению с сеноманом—туроном, но далее число родов возрастало, особенно заметно в дании, монсе, танете и бартоне. Среди пресноводных происходило только увеличение числа родов, причем более равномерное, чем у наземных. В сеномане—сантоне число родов наземных уступало числу родов пресноводных, в танете эти цифры стали разными, к бартону число родов собственно наземных гастропод стало значительно больше, чем пресноводных. Для наземных гастропод характерен выраженный эндемизм. Как правило, распространение семейств ограничено какой-то одной частью света, хотя есть и исключения. Пресноводные не столь узко ограничены, как наземные, среди них известны даже семейства-космополиты, хотя и достаточно велико число групп, распространенных в одной-двух частях света (Развитие и смена моллюсков..., 1981).

Без изменений в объеме или с небольшими изменениями пересекли рубеж 10 семейств, половина которых включала только обитателей пресных вод, половина же объединяла формы эвригалинные. Достаточно сильные изменения в дании происходили в одном семействе, в дании—монсе — тоже в одном, в дании—танете — в трех. Эти данные указывают на отсутствие резкого вымирания на рубеже мела и палеогена в узком смысле слова. В указанной выше сводке имеются также предположительные сведения о развитии семейств (т. е. число родов в семействах по косвенным данным), еще отчетливее показывающие отсутствие «летальных событий» на рубеже.

Таковы фактические данные о развитии разных групп позвоночных и беспозвоночных, в основном «маркирующих», а не «фоновых» на сравнительно небольшом отрезке времени конца мела — начала палеогена.

Завершая данный очерк, хочется остановиться на существующих точках зрения на путь развития биоса на рубеже мезозоя и кайнозоя: плавный (постепенных изменений) и «катастрофический». Этой проблеме посвящено много публикаций (Арчибальд, Клеменс, 1986; Алексеев, 1989а, б, 1993; Альварес, Азаро, 1990; и др.), что позволяет ограничиться, в основном, только перечислением разных теорий.

По мнению А. С. Алексеева (1989а), легко выделить две точки зрения на ход событий в соответствии с вызывающими их причинами: внешними (назовем их внеземными или космическими) и внутренними (земными). Последние, по Алексееву, подразделяются на биотические и абиотические. Из внешних причин на первое место выходят развиваемые разными авторами галактические теории (Алексеев, 1989а; Корчагин, 1991). Все процессы, происходящие в биосе, тесно связаны с обращением солнечной системы вокруг центра галактики. В процессе этого движения возникает изменение гравитационного поля, потока космических лучей, интенсивности магнитного поля. Иногда бóльшую роль отводят одному фактору, иногда — другому. Так, допускается, что в определенные моменты движения по галактике, в связи с повышением уровня радиации, возникал гигантизм организмов, завершавшийся вымиранием (Алексеев, 1989а). Причиной вымирания могло быть резкое возрастание силы тяжести и очень большое увеличение веса организмов (Корчагин, 1991). Алексеев справедливо полагает, что проверка этих гипотез нереальна. Некоторые специалисты являются сторонниками гипотезы взрыва сверхновой звезды, в связи с чем резко возрастает поток космических лучей, ведущий к росту числа мутаций (Рассел, 1986). Вероятно, полностью исключить такую возможность нельзя, но пока доказательств такого события нет.

Наибольшей популярностью в настоящее время пользуется импактная гипотеза, по которой все катастрофические события в развитии биоса связаны с падением «небесного пришельца» — астероида или кометы. Основным доводом в пользу такого события служит наличие на границе мела и палеогена глобально распространенной «иридиевой аномалии», ударно-метаморфизованных зерен кварца, микротектитов-сфероидов (Алексеев, 1989а, б, 1993; Alwages et al., 1980; Альварес, Азаро, 1990). Результатами падения тела были резкие изменения климата, низкая прозрачность атмосферы благодаря обилию мельчайших частиц, возникших в результате взрыва, глобальное понижение температуры, сильные пожары, кислотные дожди. Проанализировав данные по разным временным отрезкам, на которых могли происходить сходные процессы (а их «установлено» разными авторами много), Алексеев пришел к выводу, что только мел-палеогеновое вымирание может иметь импактную природу, попытки объяснить сходным образом и другие случаи массовых вымираний не подтверждаются фактическими данными (Алексеев, 1989а). С моей точки зрения, мел-палеогеновый импакт, в реальности которого, видимо, можно не сомневаться, вряд ли мог иметь глобальное значение и «единолично» вызвать катастрофу биоса. Во-первых, трудно объяснить возможность выживания и дальнейший ход эволюции растительного мира (особенно высших растений) при глобальном уменьшении освещенности. Во-вторых, трудно объяснить процессы вымирания и появления значительного числа новых групп («пульсирующее многообразие») до момента импакта. Правда имеются данные о том, что «иридиевый слой» был не единым, а состоял из нескольких тончайших слоев, лежащих друг над другом. Но и в таком случае смена «летальных» и «витальных» событий начиналась до рубежа. Кроме того, придется допустить серию импактов, следовавших

друг за другом, но все же с некоторыми перерывами, иначе слой смотрелся бы как единый. Вероятно, недавняя «прицельная бомбардировка» Юпитера осколками кометы, о чем много писали в газетах, могла дать только единый слой. Удары следовали друг за другом с очень небольшими промежутками, и допустить образование «межиридиевых отложений» за такой промежуток времени невозможно. Следует надеяться, что через какое-то время в научной печати будут сообщения об импактах на Юпитере и их результатах. Если ничего серьезного не произошло, то нет основания предполагать импактную катастрофу на Земле или надо допустить падение очень большого тела, сила взрыва которого значительно превосходила взрывы Кракатау и Санторина. Первый дал гигантскую волну, действительно погубившую очень много живых форм, но не вызвавшую даже небольшого глобального вымирания каких-то таксонов. Не отразилось на растительности и некоторое изменение климата и освещенности на некоторое время. Взрыв Санторина погубил, видимо, критскую культуру, но сколь далеко он оказал свое влияние — автору неизвестно. Теоретически должна была очень сильно пострадать вся биота Средиземного моря, но, видимо, никто специально этим не занимался и не искал «полей смерти», связанных с этим взрывом.

Теоретически «летальные процессы» (даже достаточно сильные) могли возникать в результате только земных причин, как абиотических, так и биотических. К первым кроме уже названного мной вулканизма (в форме ли взрывов, «спокойных» излияний колоссального количества расплавленной массы и выделения газов) относятся различные процессы, связанные с горообразованием и постепенной пенеацией, дававшей массу мелкообломочного материала, менявшего условия существования в областях, куда он поступал. Известны попытки объяснить процессы, происходившие в биосе, возможным поступлением из рифтовых зон значительного количества радиоактивных элементов, усиливавших мутационные процессы (Алексеев, 1989а).

Многие исследователи придают большое значение регрессиям и трансгрессиям, значительно изменявшим площади шельфовых морей и, безусловно, сказывавшимся на климате. А. С. Алексеев (1989а) не только перечисляет и кратко рассматривает все названные гипотезы, но и приходит к выводу, что каждая из них в отдельности вряд ли могла вызвать «великое вымирание» на рубеже мела и палеогена.

Указываются и биологические причины «кризисов», в основе которых лежат как биологические особенности организмов, так и закономерности развития сообществ в целом. В качестве конкретных причин указываются «филогенетическое старение», «плохая наследственность», «эмбриональная патология», нарушение обмена веществ (Рождественский, 1978). В настоящее время среди исследователей довольно много сторонников теории «филогенетического старения», когда филум приравнивается к отдельному организму и проходит все стадии от «раннего детства» до «старости». По моему мнению, доказать такую точку зрения невозможно, так как в большинстве групп после массового вымирания или резкого уменьшения их объема сохраняются небольшие ветви, существующие еще очень долго. Так, пермские и каменноугольные трилобиты являются такой веточкой, оставшейся от мощной группы, столь характерной для раннего палеозоя. Аналогичная история произошла с ортоцератоидеями из неаммоноидных головоногих, занимавших достаточно видное место в морских фаунах раннего палеозоя, значительно более скромное в метазое (позднем палеозое), но сохранившихся в числе трех родов и в триасе. Если учесть уникальную наход-

ку Л. А. Догужаевой ортоцератоподобного представителя из меловых отложений (устное сообщение), то периоды существования такой веточки могут быть почти столь же длинными, как и периоды существования ветви во время ее расцвета, например современные мечехвосты, латимерии и т. д.

Существовала гипотеза о вытеснении динозавров более прогрессивными млекопитающими (Рождественский, 1978), однако, по мнению автора работы, вряд ли борьба за пищу была главным в этом процессе. Основные ниши были захвачены динозаврами, млекопитающие, тогда еще не достигшие крупных размеров, могли конкурировать только с пситтакозаврами. Интересны соображения Л. П. Татарина в работе «Очерки по теории эволюции» (1987) о том, что «старые» и «новые» группы в ряде случаев могут длительное время существовать бок о бок, что придает смене мезозойской биоты на типично кайнозойскую черты экологического замещения групп. Новые группы не «приходят» на «пустые места», хотя в тех случаях, когда старые группы по тем или иным причинам исчезают быстро, создается впечатление формирования новых групп в освободившихся нишах. Татарин полагает, что правильнее говорить только о «сдерживающем влиянии» старых групп на расселение новых. В континентальных биоценозах Северной Америки число родов млекопитающих было сопоставимо с числом родов динозавров, но они, как правило, занимали разные ниши.

Известны менее популярные, но достаточно интересные теории. Говорят, в частности, об эволюционном дисбалансе сообществ, когда они в конце концов разрушаются вследствие эволюции своих компонентов (Алексеев, 1989а). А. С. Алексеев справедливо пишет, что подобное бывает в отдельно взятых сообществах, но вряд ли эти события могут сильно влиять на сообщества в других регионах. Более популярна гипотеза исчерпания ресурсов, когда в силу разных причин происходят очень резкие изменения, «взлеты и падения» морского фитопланктона. Очень близки к ней взгляды Д. П. Найдина о возможности всплеск фитопланктона, завершившихся возникновением ситуации типа «красных приливов», приводивших к массовым отравлениям разных организмов (Алексеев, 1989а). Последние гипотезы применимы только к морским организмам, но указать их следовало.

Существует еще ряд предположений о причинах вымирания разных групп организмов, влиявших и на историческую судьбу пресмыкающихся и млекопитающих на рубеже мела и палеогена, предположений, допускающих влияние изменений климата, исчезновения ряда ниш и т. д. (Габуня, 1969; Беляева и др., 1978; Катастрофы и история Земли..., 1986; Шиманский, 1988).

Необходимо подвести кратко итоги всему сказанному и оценить с точки зрения автора настоящей статьи сущность событий, происшедших на рубеже мезозоя и кайнозоя с наземной биотой.

Приходится констатировать, что действительно на рубеже в большинстве групп животного мира происходило значительное вымирание, более заметное на видовом и родовом уровнях и менее заметное на семействах и таксонах высшего ранга. Однако имелись группы, в которых вымирание практически не происходило или оно резко не совпадало в разных ветвях (например, насекомые, гастроподы). Иногда вымирание было почти внезапным, иногда — достаточно равномерным и постепенным, иногда шло по принципу «пульсирующего многообразия». В итоге оно могло охватить не всю крупную ветвь животного мира (например, пресмыкающихся), а только сравнительно небольшие группы (правда, тоже ранга макротаксонов) обитавших на сравнитель-

но небольшой территории (динозавры) или группу изначально малочисленную и довольно резко отличающуюся морфологически от остальных групп класса (птерозавры). Известны случаи, когда вымиранием была охвачена часть мегатаксона, а другая часть организмов, практически обитавших в сходных условиях, была затронута процессом вымирания только в небольшой степени (динозавры и черепахи). Необходимо также отметить неодновременность «ухода со сцены» одного таксона в разных регионах.

Подводя итог всему сказанному, приходится сделать вывод, что говорить о «катастрофе» в развитии наземной биоты на рубеже мела и палеогена все же нельзя. Катастрофа означает сведение, по существу, всего биоса к нулю и начало принципиально нового этапа в развитии органического мира. Такого не происходило не только на интересующем нас рубеже, но и вообще в фанерозое. Возможно, что катастрофическая смена органического мира имела место на рубеже докембрия и кембрия, когда вымер совершенно особый мир существ, вероятно принадлежавший к незнакомым нам типам. Однако даже в этом случае, вероятнее всего, существовала часть групп организмов, хорошо известных нам с кембрия и, следовательно, переживших катастрофу. Относясь очень осторожно к использованию термина «катастрофа», автор предпочитает пользоваться термином «события», избегая также термина «кризис», так как для «кризиса» характерны только «летальные» процессы, а для «события» — чередование «летальных» и «витальных».

Вряд ли можно говорить о единой причине «событий», происходивших на данном рубеже. Вероятнее всего, это была сумма разных палеогеографических, экологических, климатических и других процессов, прекрасно отраженных на рисунке в работе О. Walliser (1986). Вполне вероятно, что играли роль и космические события, но вряд ли они могли полностью изменить ход исторического процесса, хотя ускорить вымирание, особенно на последних стадиях, могли (Москвин, 1979; Найдин и др., 1986).

Исследования по данной проблеме следует продолжать, но это должна быть коллективная работа, выполненная небольшим числом специалистов по разным группам. Полноценный анализ требует переизучения исторического развития всех групп наземной фауны, обитавших на рубеже мезозоя и кайнозоя, с учетом среднемеловых событий в этих группах (о чем, к сожалению, часто забывают).

Особое внимание необходимо уделить «латеральным группам», развивающимся по принципу «пульсирующего многообразия» (например, динозавры), и сопутствующим группам (черепахи). Особый интерес представляет сопоставление групп, обитавших в совершенно разных условиях, но имевших аналогичный путь исторического развития (динозавры и аммониты — АИР группы), так как их анализ поможет установить некоторые общие закономерности развития биоса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в фанерозойской истории Земли//Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М., 1989а.

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 XXVIII сессии Междунар. геол. конгр. Вашингтон.) М., 1989б.

Алексеев А. С. Причины биотических кризисов//Секция палеонтологии за 50 лет. М., 1993.

Альварес У., Азаро Ф. Удар из космоса//В мире науки. 1990. № 12.
Арчибалд Дж. Д., Клеменс У. Э. Эволюция млекопитающих у границы мелового и третичного периодов//Катастрофы в истории Земли. Новый униформизм. М., 1986.

Беляева Е. И., Решетов В. Ю., Трофимов Б. А. Класс Млекопитающих//Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978.

Валлизер О. Глобальные события и эволюция//27-й Международный геол. конгр. Палеонтология. Секция С-02. Доклады. Т. 2. М., 1984.

Вулых П. Е. Подкласс Synaptosauria//Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978.

Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси, 1969.

Гретенер А. И. Размышления о «редких событиях» и связанных с ними представлениях в геологии//Катастрофизм и история Земли. Новый униформизм. М., 1986.

Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., 1969.

Данильченко П. Г. Надотряд Teleostei//Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978.

Ефимов М. Б. Надотряд Crocodilia//Там же.

Жерихин В. В. Класс Insecta//Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1980.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М., 1978.

Катастрофы и история Земли. Новый униформизм/Под ред. У. Берггрена и Дж. ван Валена/Пер. с англ. М., 1986.

Класс Crustacea//Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1980.

Корчагин В. П. Изменения гравитационного поля Галактики и связь с ними эволюции органического мира Земли//Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн. 1991.

Красилов В. А. Периодичность развития органического мира//Палеонтол. журн. 1987. № 3.

Курочкин Е. Н. Основные этапы эволюции класса птиц: Дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. М., 1993.

Леонов Г. П. Основы стратиграфии. Т. I. М., 1973.

Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых/Отв. ред. А. Г. Пономаренко. М., 1988.

Москвин М. М. Биогеография позднего мела//Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. Т. 9. М., 1979.

Найдин Д. П. Граница мела и палеогена//Границы геологических систем. М., 1976.

Найдин Д. П. Актуализм, актуогеология, актуопалеонтология//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1979. Т. 54, вып. 2.

Найдин Д. П., Похилайнен В. П., Кац Ю. И., Красилов В. А. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М., 1986.

Николаева И. А. Подкласс Ostracoda//Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1980.

Ньюелл П. Д. Массовые вымирания — уникальные или повторяющиеся явления//Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986.

Пономаренко А. Г. Класс Crustacea: Notostraca, Conchostraca//Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1980.

Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1981.

Рассел Д. Э. Вымирание крупных рептилий в конце мела//Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М., 1986.

Рождественский А. К. Надотряд Dinosauria//Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л., 1970.

Суханов В. Б. Подкласс Testudinata//Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978.

Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М., 1987.

Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы//Эволюция и биоцено- тические кризисы. М., 1987.

Шиманский В. Н. События в историческом развитии цефалопод//Основные события исторического развития цефалопод. М.: ВИНТИ, 1988. Деп.

Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М., 1982.

Alwares L. W., Alwares W., Asaro F., Michel H. V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous — Tertiary extinction. Experimental results and theoretical interpretation//Science. 1980. Vol. 28, N 4448.

Cretaceous-tertiary boundary events Symposium/Ed. W. Christensen, T. Birkelund. Vol. I, II (Proceedings); Vol. III (Proceedings Addendum). Copenhagen, 1970.

Russel D. A. The biotic crisis at the end of the Cretaceous period//Cretaceous-tertiary extinctions and possible terrestrial causes by the K-TEC group-Sylogeous//Nat. Mus. Natur. Sci. 1977. N 12.

Walliser O. H. Towards a more critical approach to bioevents//Lect. Notes Earth. Sci. 1986. Vol. 8.

ПИН РАН,
Москва

Поступила в редакцию
07.02.94

THE ANALYSES OF CHANGES OF FOSSIL FAUNA IN BOUNDARY LAYERS OF CRETACEOUS AND PALAEOGENE SYSTEMS

V. N. Shimanskyi

Summary

The analyses of changes of mammals, molluscs, insects and Ostracoda on the Cretaceous-Cainozoic boundary was shown that this period was not «catastrophic». In the majority of animal groups remarkable extinction mainly on the species and genus levels was detected. However the rate of extinction was greatly different in different groups. Sometimes the process was sudden, sometimes — gradual or followed the principle of «pulsate diversity». In some groups the extinction almost did not take place or did not coincide in time in different groups. Possible reason for all these events could be a sum of palaeogeographical, ecological, climatological and other processes. Some space events might play the role increasing the process of extinction especially on it's last stages. However they were not the main and the only reason of all events on the boundary of Cretaceous-Palaeogene.