

УДК 561.551

ПРЕДЫСТОРИЯ КРИЗИСА МОРСКОЙ БИОТЫ НА РУБЕЖЕ МЕЛА И ПАЛЕОГЕНА (ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ, МШАНКИ, МОРСКИЕ ЕЖИ)

А. Н. Соловьев, Л. А. Вискова, А. В. Марков, В. Н. Шиманский

Приведены данные по динамике разнообразия и некоторым качественным особенностям развития головоногих моллюсков, мшанок-стенолемат и морских ежей с середины мела до палеогена. Значительные события, но разного характера начали происходить с этими группами уже в альбе — сеномане. Особенности экологии и онтогенеза определили различную судьбу в момент кризиса таких групп, как аммоноидеи и наутилоидеи, мшанки с разной формой колониальной организации, правильные и неправильные морские ежи. Статистическая обработка данных по морским ежам выявила системные свойства таксонов (родов и семейств) неправильных морских ежей. Интерпретация полученных данных позволяет разграничивать события, как связанные с «внутренними» свойствами развития таксонов, так и обусловленные «внешними» причинами.

«Кризисы» и «катастрофы» на рубежах развития биосферы все больше привлекают внимание исследователей. По мнению одних, события, ведущие к «катастрофам» и «кризисам» в развитии биосферы, а говоря точнее, в развитии одного из важнейших компонентов биосферы — ее биоты, зависят от общих законов развития космоса, связаны с периодичностью событий, происходящих в нем, и наша задача состоит только в выяснении этих закономерностей. По мнению других, не исключаяющих влияние космоса на развитие биоты, ее судьба в значительной степени связана с различными земными причинами. Биосфера — это очень сложная оболочка Земли, включающая не только биоту, т. е. всю совокупность живых существ, но и все элементы атмосферы, гидросферы и литосферы, необходимые для нормального существования организмов и являющиеся средой их существования. Биосфера — это система, находящаяся в подвижном равновесии, изменения в любой части системы отражаются на всей системе, что и служит основной причиной ее непрерывного развития и возникновения «катастроф» и «кризисов».

Чаще всего исследователи останавливаются на явлениях массового вымирания групп организмов, т. е. на «летальных событиях», хотя кроме них в развитии животного мира были и другие, связанные с появлением новых групп, — события, называемые иногда «витальными». Такие события не уступают по значению «летальным». Более того, не будь первых, значительно меньше было бы и вторых. Следует оговориться, что имеются в виду только «биособытия».

Однозначно решить, что следует понимать под понятием «биособытие» и что не следует, — труднее. Биособытие (да, вероятно, и любое событие) — понятие, в какой-то мере «безразмерное», и отнесение любого явления в жизни биоса к категории «события» или не отнесение в значительной степени определяются самим исследователем. Вне всякого сомнения появление теплокровности у тетрапод было событием огромного значения для дальнейшей судьбы этой ветви. Однако и заселение Австралии собакой динго и кроликами было биособытием для этого континента, биособытием, сказавшимся на дальнейшей судьбе ряда групп местного (но только местного!) биоса. Трудно ска-

зять, что следует считать более значительным биособытием — сильное вымирание трилобитов в конце раннего палеозоя, после чего они перестали играть заметную роль в фаунах морей, или их окончательное вымирание в конце палеозоя [14].

В принципе «биособытием» можно считать любое достаточно сильное изменение в развитии таксонов разного ранга — изменение, достаточно ясно отражающееся на дальнейшем развитии группы, к которой эти таксоны относятся. Вероятно, можно говорить о микро-, макро- и мегасобытиях в развитии групп.

О. Валлизер считает, что можно различать биособытия инноваций, радиации, распространения, вымирания [20]. Интересна работа коллектива авторов [8], в которой А. П. Расницын написал раздел «Проблемы глобальных кризисов наземных биоценозов в середине мелового периода». Автор считает, что в меловых событиях можно видеть четыре фазы: «подготовительная» (конец юры — начало мела), «парадоксальная» (середина — вторая половина раннего мела), «драматическая» (конец раннего мела — начало позднего), «успокоения» (конец позднего мела — начало палеогена), разгар событий приходится на середину мела.

Скорее всего именно «драматическая» фаза и имеется в виду, когда говорят о «кризисах». В ряде случаев фаза «успокоения», которая (теоретически) следует за «драматической», не наступает, и развитие данного таксона (или группы) завершается. В тех случаях, когда это происходит одновременно (или почти одновременно) в ряде крупных ветвей органического мира, исследователи говорят о «катастрофе» в развитии биоса.

Особую ценность представляет выявление различных событий в развитии биоты не только в моменты «кризисов», но и в предкризисное время, так как вполне возможно, что это поможет лучше понять причины «кризисов» и, вероятно, наметить пути для смягчения некоторых из них в будущем.

В связи с этим, видимо, уже сейчас необходимо думать о развитии особой области палеонтологии — «событийной», основной задачей которой и должно быть изучение судьбы биоты в целом и отдельных групп в «предкризисные» эпохи и в моменты самого «кризиса». Задача эта исключительно сложная, даже более сложная, чем выявление филогении и построение системы органического мира. Событийная палеонтология должна выяснять все закономерности в развитии биоты в связи с развитием других компонентов биосферы, являющихся средой существования биоты, закономерностей в развитии составляющих биоту групп и связи этих групп не только со средой существования, но и друг с другом. В процессе коэволюции каждая группа является не только саморазвивающимся стволом, но в той или иной степени определяет характер среды существования других групп. В развитии каждой большой группы есть свои закономерности, есть моменты «взлета» и «падения», но без углубленного всестороннего анализа понятна только часть этих явлений. «Летальные» события сменяются «витальными» и наоборот, и сразу выявить причины, их вызывающие, невозможно. В какой-то степени «событийная» палеонтология по задачам и методам несколько сближается с синпалеоэкологией, без которой она также не может существовать.

Значительная часть крупных ветвей беспозвоночных оказалась в кризисной ситуации в конце мелового периода, а именно в маастрихте. Не всегда переход к кризису был внезапным, иногда он начинался почти с середины периода. Известны группы, в развитии которых наи-

более резкие изменения произошли в середине периода. Можно указать группы, в которых изменений почти не было. В качестве примера укажем скафопод — небольшой класс, почти «не реагировавший» на меловые события.

Интересная работа по анализу вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя была проделана А. С. Алексеевым [1]. В статье рассматривается проблема уровня вымирания таксонов семейственного и родового рангов по сравнению со средним — «фоновым» вымиранием. Автор приходит к выводу, что на этом рубеже наиболее высокий уровень вымирания таксонов семейственного ранга приходится на морской бентос, за ним следуют наземные и пресноводные животные, зоопланктон, фитопланктон и морской нектон. Уровень вымирания семейств и родов не совпадает. В группах, где наиболее интенсивно вымирание семейств, оно ниже для родов и наоборот. В целом же уровень вымирания как семейств, так и родов в маастрихте значительно превышает фоновый.

В настоящей статье представлены данные по развитию трех групп морских организмов (головноногих моллюсков, мшанок-стенолемат и морских ежей) в предкризисную фазу мелового периода. С нашей точки зрения, представляют интерес разный подход авторов очерка к рассматриваемым вопросам и различная интерпретация полученных данных.

Головноногие моллюски

К началу мела класс был представлен одним отрядом *Nautilida* из подкласса наутилоидей, тремя отрядами из подкласса аммоноидей и группами из подкласса колеоидей, из которых благодаря хорошо сохраняющемуся ростру наиболее известны «белемниты» (довольно сложный комплекс таксонов). Поскольку судьба этих подклассов резко различна, приходится говорить о них отдельно.

Из юры в мел перешли три семейства отряда *Nautilida*: *Nautilidae*, *Pseudonautilidae*, *Hercoglossidae*. Первое, наиболее крупное, возникшее в конце триаса и насчитывающее 21 род, представлено в мелу 18 родами. Из них три известны с берриаса по маастрихт включительно, а два сохраняются и в палеогене (*Eutrophoceras*, *Pseudocenoceras*), один характерен для готерива — апта (*Eucymatoceras*), один — для баррема — альба (*Heminautilus*), один — для готерива — сеномана (*Anglonautilus*). Род *Carinonautilus* пока установлен только из кампана (один вид) и род *Epicymatoceras* из маастрихта (два вида). Основное количество видов принадлежит к родам *Eutrophoceras* и *Cymatoceras*, распространенным практически по всему земному шару.

Семейство *Pseudonautilidae*, возникшее в конце юры и включающее всего четыре рода, представлено в берриасе тремя родами, в валанжине одним, в готериве одним и одним в барреме — апте. Семейство *Hercoglossidae*, возможно, появившееся в конце юры и включающее 6 родов, достаточно характерно как для позднего мела, так и для палеогена, когда его представители были одной из основных групп отряда.

Говорить о каких-либо «катастрофических событиях» в развитии отряда в меловое время не приходится. К концу раннего мела перестало существовать небольшое семейство *Pseudonautilidae*, включающее не более 10 видов из регионов, прилегающих к Средиземному морю, а в конце маастрихта исчезают три из известных тогда 8 родов (5 продолжают существовать и в палеогене). Наши сведения о раз-

витии отряда недостаточно полны: в развитии некоторых родов имеются странные «лакуны», когда их представители известны из отложений, например, альба, сеномана и маастрихта, а из промежуточных отложений пока не установлены.

История развития аммоноидей значительно сложнее. Как сказано, из юры в мел перешли три отряда: *Phylloceratida*, *Lytoceratida*, *Ammonitida*. Наиболее загадочным является первый, никогда не достигавший пышного расцвета и не переживавший больших депрессий. За весь меловой период не возникло ни одного нового семейства, относящегося к этому отряду, а из трех, перешедших из юры, одно вымерло в середине раннего мела, одно — в середине позднего, одно существовало до конца периода.

В отрядах *Lytoceratida* и *Ammonitida* эволюция шла по принципу «пульсирующего многообразия», т. е. достаточно быстрой смены семейств, иногда существовавших очень недолго. Безусловно, такое развитие говорит, с одной стороны, о большой пластичности организмов, достаточно легко приспосабливающихся к разным условиям существования, с другой — о приспособленности, в силу организации животных, только к достаточно узкому кругу этих условий. Такое своеобразное противоречие обеспечило господство аммоноидей в морях мезозоя и мезозоя [14], и в то же время неоднократно ставило группу на грань вымирания, и в конце концов к нему и привело.

Приводимые ниже данные составлены по американскому руководству [18], в котором принимали участие специалисты по разным группам, и работам Н. В. Безносова и И. А. Михайловой [2—4]. За истекшие между выходом этих сводок четверть века появилось много статей и монографий с новыми материалами, изменились и представления о систематике и филогении мезозойских аммоноидей. Поэтому сравнение цифр семейств, указанных в [18] и в статьях двух названных авторов, мало что дает. Но тем интереснее, что общие закономерности развития групп достаточно хорошо совпадают. По американскому руководству в литоцератидах (группа там поднимается в ранге подотряда литоцератин) «наибольшая сменяемость» семейств происходила в апте — туроне, наибольшая «устойчивость» семейств — в сантоне — кампане, последнее появление новых семейств произошло в туроне. У Н. В. Безносова и И. А. Михайловой, подразделяющих отряд литоцератид на подотряды литоцератин и туррилитин, в первом подотряде «наибольшая сменяемость» приходится на апт — альб и наибольшая «устойчивость» — на турон — кампан, а во втором подотряде «наибольшая сменяемость» — в сеномане — туроне, наибольшая «устойчивость» — в сантоне — кампане.

В отряде аммонитид (в [18] — это подотряд аммонитин) «наибольшая сменяемость» происходит в сеномане — коньяке, «наибольшей устойчивости» вообще нет (идет процесс неуклонного вымирания), последнее новое семейство возникло в туроне и еще одно в кампане. По мнению Н. В. Безносова и И. А. Михайловой, в отряде аммонитид достаточно ясно выделяются четыре подотряда, из которых только два — гаплоцератина и анцилоцератина — господствуют в мелу, два же других известны или только из юры, или из юры и раннего мела. В подотряде гаплоцератин наиболее сильная сменяемость падает на альб — турон, далее идет постепенное вымирание без заметного обновления состава. В подотряде анцилоцератин из 8 семейств 5 существуют очень небольшой срок, который приходится на баррем — альб. Основное семейство (анцилоцератиды) — гетероморфы, вероятно, существовало и в позднем мелу (судя по таблице распространения надсе-

мейств). От него возникают 4 семейства, для которых вновь типична мономорфная раковина. Они являются «короткожилителями», существовавшими в барреме — альбе. Невольно приходишь к выводу, что в меловом периоде были две серии «событий» в развитии аммоноидей: «события» середины периода и его конца.

Интересно отметить, что как подотряд туррилитин в отряде литоцератид, так и подотряд анцилоцератин в отряде аммонитид в основном включают формы с гетероморфной раковиной. Анцилоцератины известны с начала мела, туррилитины — с баррема, первые исчезли из летописи в середине позднего мела, вторые существовали до самого конца мела.

Трудно сказать что-либо определенное о подклассе колеоидей, так как пока нет более или менее единого мнения о составе этого подкласса, числе семейств и их филогенетических связях. Имеется много статей, но ничего сводного не существует. Известно, что в конце позднего мела сохранилось не более двух-трех семейств и 10—15 видов белемноидей во всех акваториях земного шара. В основном это довольно характерные формы, достаточно сильно отличающиеся от более ранних представителей ветви. Расцвет группы приходился на юру и ранний мел. О «небелемноидных» колеоидеях мела мы пока вообще знаем мало.

Вряд ли можно назвать какую-либо одну причину, вызвавшую крупные изменения в развитии всех названных групп. Скорее всего это была цепная реакция, когда вымирание одной группы ускорило события в другой. Поздний мел был временем больших трансгрессий, захвативших около 90% площади современных материков [9]. На обширных территориях господствовал теплый климат. Максимум тепла приходится на апт — альб, в сеномане происходит похолодание, за которым следует новое потепление. Определенную загадку представляет писчий мел, в основном сложенный остатками кокколитофорид и другого нанопланктона. По мнению некоторых авторов, такой расцвет известкового нанопланктона был связан с низким парциальным давлением CO_2 и пересыщением им поверхностных вод океана.

В солидной монографии Д. П. Найдина и др. [11] высказывается мысль, что в середине мела произошли крупные события палеогеографического плана, что и было причиной сильных биогеоценотических изменений в альбе — сеномане. По мнению Н. А. Ясаманова [17], расцвет фауны в позднемеловую эпоху совпадает с климатическим оптимумом в турон-коньякское время. Для конца мела и рубежа мела — палеогена характерно резкое понижение температур. Похолодание особенно сильно сказалось в середине датского века. По мнению О. Н. Зезиной [7], огромное значение должно было иметь изменение не только температурного режима, но и условий питания.

Совершенно очевидно, что огромное значение должны были иметь особенности организации группы. По нашему мнению, разные судьбы аммоноидной и наутилоидной ветвей скорее всего были связаны с особенностями ранних стадий развития животных. Насколько известно, у аммоноидей размножение происходило мелкой икрой, у наутилоидей — достаточно крупными яйцами. Вне всякого сомнения, мелкой икры было очень много, выходящая из нее молодежь могла легко разноситься течением. Выгодно было и то, что молодежь не конкурировала со взрослыми из-за пищи. Основным минусом была, вероятно, очень большая чувствительность такой стадии развития к изменению условий существования. У наутилоидей яиц, вероятно, было не так много, чем и объясняется сравнительная редкость их по сравнению с аммо-

ноидеям; но, видимо, юные формы обладали большей устойчивостью к небольшим изменениям условий обитания. Особенно сильно это проявилось, как мы видим, на рубеже мела и палеогена, когда аммоноидеи полностью вымерли, а наутилоидеи продолжали свое существование.

Детали всех процессов, происходивших в «предкризисные» отрезки времени, уяснить пока невозможно. Трудно объяснить, почему в одних группах аммоноидей наступает кажущаяся «стабилизация» состава семейств в конце мела при отсутствии как появления, так и вымирания новых семейств, а в других идет неуклонное уменьшение числа семейств при отсутствии появления новых. Почему в позднем мелу было достаточно много таксонов с гетероморфной раковиной, почему гетероморфы независимо появились в двух отрядах (а некогда они были среди цератитов в триасе, но, видимо, отсутствовали в юре)? Почему в конце мела появляется род атуроидей, в какой-то степени «подражающий» по строению раковины и перегородочной линии некоторым климениям (также появившимся в «предкризисную эпоху» в девоне)? Таких вопросов очень много, и решение их является одной из задач «событийной» палеонтологии.

Мшанки-стенолематы

Детальный анализ динамики разнообразия и распространения *Stenolemata* (один из двух классов морских мшанок) с триаса по настоящее время, и особенно существовавших в течение веков позднего мела, позволяет отметить следующее.

В моря позднего мела перешли мшанки трех отрядов, шести подотрядов, 25 семейств и большинства родов, сформировавшихся на протяжении триаса — раннего мела, в том числе и пережившего пермотриасовый кризис подотряда *Tubuliporina* [6]. В течение позднего мела не появилось и не исчезло ни одного таксона выше семейственного ранга. В разные века этой эпохи возникло семь новых семейств, представленных небольшим числом родов: *Siphonotyphlidae*, *Corymboporidae* и *Lobosoeciidae* в сеномане, *Terviidae* в туроне, *Sulcocavidae* в коньяке, *Crassodiscoporidae*, *Cinctiporidae* в маастрихте; перестали существовать пять семейств: *Lobosoeciidae* и перешедшее из раннего мела *Multisparsidae* в сеномане, *Celluliporidae*, также перешедшее из раннего мела, в туроне, *Siphonotyphlidae* и *Sulcocavidae* — в маастрихте.

Данные по динамике разнообразия родов стенолемат в отрезках времени, предшествующих кризису, свидетельствуют о том, что как появление, так и исчезновение родов в каждом веке позднего мела носило неравномерный характер (рис. 1): в сеномане возникло 27 новых родов, перешло из альба около 67, вымерло 16, при этом 13 — из появившихся в сеномане; в туроне возникло восемь новых родов, перешло из сеномана около 80, исчезли четыре рода, один — из появившихся в туроне; в коньяке возникло 15 новых родов, перешло из турона около 85, исчезло пять родов, три — из появившихся в этом веке; в сантоне возникли четыре новых рода, перешло из коньяка около 95, исчезло шесть родов, один — из появившихся в сантоне; в кампане возникло 52 новых рода, перешло из сантона около 93, исчезло девять родов, шесть — из появившихся в кампане; в маастрихте возникло 40 новых родов, перешло из кампана 135, исчезло 66 родов, из них 25 входят в число родов, появившихся в маастрихте, 18 — в кампане,

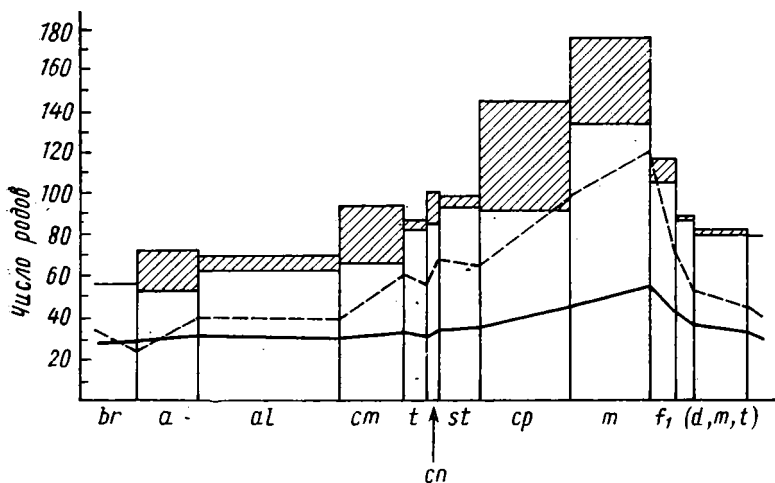


Рис. 1. Изменение числа родов мшанок класса Stenolaemata в апте — тенете: заштрихованные площади — количество родов, появившихся в данном веке; сплошная линия — число родов, характеризующихся колониями, обрастающими субстрат; пунктир — число родов, характеризующихся колониями, поднимающимися над субстратом

два — в сантоне, семь — в коньяке, два — в туроне, четыре — в сеномане, пять — в раннем мелу, три — в средней юре.

Больше всего новых родов появилось в кампане (52) и в маастрихте (40), а исчезло в конце маастрихта 66 родов. Интересно отметить, что на протяжении первых четырех веков позднего мела (сеноман — сантон) численный состав родов стенолемат, имевших разного типа обрастающие колонии, сохранялся в целом на уровне конца раннего мела. Что касается родов с колониями, прикреплявшимися к субстрату небольшим основанием и поднимавшимися над ним в толщу воды, то их число почти удвоилось в сеномане, а затем, с некоторыми колебаниями, поддерживалось до конца сантона почти на одном уровне (рис. 1). Э. Фогт [19] подчеркивал, что эти мшанки могли развиваться в спокойных условиях и на относительно больших глубинах. Сантонские мшанки остаются очень близкими по своему составу к коньякским, и не так легко назвать даже виды, характерные только для коньяка.

Большое сходство сохраняется между мшанками кампана и маастрихта. В эти века заметно увеличилось число родов с обрастающими субстрат колониями (от однорядных и листовидных до массивных и правильно дисковидных), а также стало значительно больше родов с колониями, поднимающимися над субстратом: свободноразветвленные и сетчатые, с цилиндрическими, однослойными или двухслойносимметричными ветвями (рис. 1), при этом удвоилось число грибовидных форм (8—9 в сеномане — сантоне, 17—18 в кампане — маастрихте).

В маастрихтском веке стенолематы достигли максимума качественного и количественного разнообразия за всю историю развития класса (три отряда, шесть подотрядов, 30 семейств и около 175 родов). Морфологические преобразования, продолжавшиеся на протяжении всего позднего мела, не затронули основного плана строения трубчатого зооида. Они происходили в большей степени за счет многообразия комбинаций либо одних автозооидов (Spiroporidae, Idmoneidae, Frondiporidae и др.), либо автозооидов и гетерозооидов (Crisinidae, Petaloporidae, Heteroporidae и др.), часто отраженных в форме

колоний (дисковидные или ветвистые с выступающими пиналами *Cytididae*, грибовидные *Corymboporidae*, стебельчато-дисковидные *Fascigeridae* и многие другие), и в меньшей — за счет возникновения новых типов гетерозооидов, таких, как нанозооиды у *Diplosolen*, разного вида элеоцеларии у *Meliceritites*, своеобразные соединительные кенозооиды у *Siphoniotyphlus*, или развития сложных пор, как у *Sulcosava* и др. Большинство этих преобразований носило характер узкой специализации. Очевидно, она была связана как с экологической дифференциацией, вызванной появлением новых экологических ниш на различных участках дна обширных эпиконтинентальных морей, так и с вытеснением их мшанками другого класса — *Eurystomata*, бурно развивавшимися благодаря более совершенной и разнообразной морфофизиологической организации. Поэтому изменение условий существования в конце маастрихта в первую очередь привело к гибели всех узкоспециализированных родов, большую часть которых можно отнести к короткоживущим позднемеловым родам (их насчитывается около 50), хотя всего на рубеже маастрихта — дания исчезло около 70 родов.

Однако параллельно со специфичными формами в течение всех веков позднего мела продолжали развиваться стенолематы с простой и более или менее консервативной, но достаточно пластичной организацией (многие *Tubuliporidae*, *Entalophoridae*, *Diastoporidae*, *Oncosocoeciidae*, *Idmoneidae* и др.). Эти стенолематы составили большую группу родов (более 100 из 28 семейств), которые «перешагнули» рубеж мела и палеогена. Однако в кайнозойе таксономическое разнообразие стенолемат стало резко падать. К концу палеоцена полностью исчез отряд *Melicerititida*, в течение палеоцена — эоцена вымерли семейства *Cytididae*, *Petaloporidae*, *Clausidae*, *Spiroporidae* и еще около 50 родов из других семейств. Из родов, появившихся в этот промежуток времени (их около 30), только три встречаются в современных морях. В настоящее время основную долю стенолемат составляют роды, появившиеся до позднего мела, хотя из последнего в современных морях продолжают существовать 19 родов: по два из сеномана, турона и коньяка, один из сантона, девять из кампана и три из маастрихта.

Итак, анализ данных по развитию мшанок класса *Stenolaemata* в каждом веке позднего мела свидетельствует о неравномерном, но непрерывном возрастании их разнообразия, пик которого падает на маастрихт. К рубежу мела и палеогена стенолематы подошли с большим числом специализированных родов, гибель которых стала неизбежной в связи с похолоданием и понижением уровня океана в конце маастрихта, что, несомненно, отразилось на качестве и составе пищи, характере субстрата, гидродинамике и аэрации, а также на других жизненно важных для мшанок биотических и абиотических факторах. После этого рубежа в развитии стенолемных мшанок обозначился резкий эволюционный упадок.

Морские ежи

Динамика разнообразия и темпы появления и вымирания морских ежей в позднем мелу анализировались при помощи компьютерных программ банка данных по ископаемым морским беспозвоночным ПИН РАН. Методика построения графиков освещена в статье А. Н. Соловьева и др. [12]. При интерпретации графиков (рис. 2, 3) использовались выводы, полученные в ходе анализа системных свойств различных таксонов морских ежей. Эти выводы подробно освещены в ходе работ А. В. Маркова и Е. Б. Наймарк, находящихся в печати. Здесь же

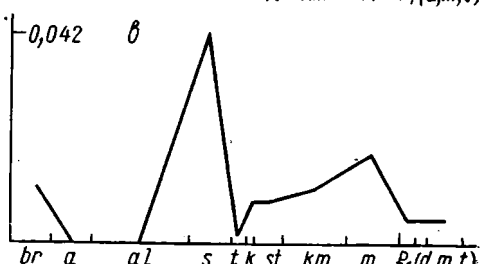
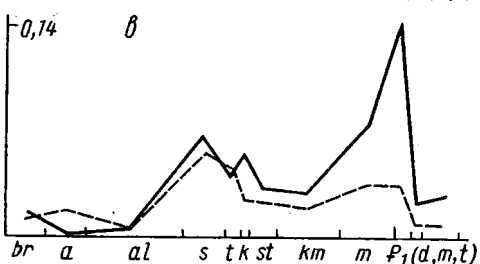
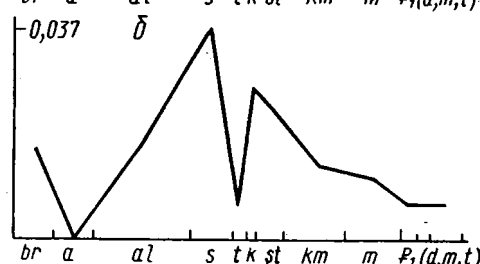
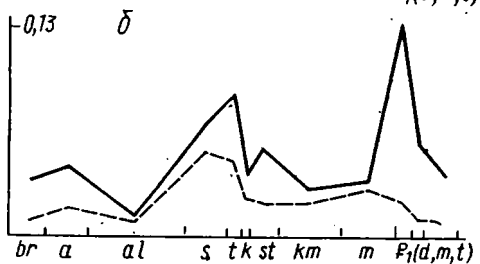
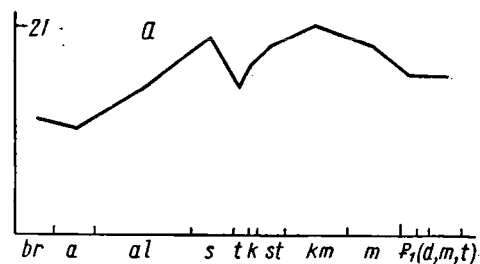
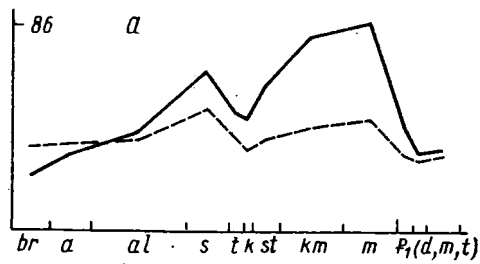


Рис. 2

Рис. 3

Рис. 2. Динамика появления и вымирания родов морских ежей от середины мела до палеоцена: сплошная линия — неправильные морские ежи; пунктир — правильные; а — динамика разнообразия, по оси ординат — число родов; б — удельная скорость появления родов, по оси ординат — доля родов, появившихся за 1 млн лет; в — удельная скорость вымирания родов, по оси ординат — доля родов, вымерших за 1 млн лет

Рис. 3. Динамика появления и вымирания семейств неправильных морских ежей: а — динамика разнообразия, по оси ординат — число родов; б — удельная скорость появления семейств неправильных морских ежей, по оси ординат — доля родов, появившихся за 1 млн лет; в — удельная скорость вымирания семейств неправильных морских ежей, по оси ординат — доля родов, вымерших за 1 млн лет

целесообразно ограничиться перечислением тех выводов, которые необходимы для интерпретации результатов данного исследования.

1. Большинство родов морских ежей являются биосистемами, т. е. совокупностями видов, объединенных специфическими связями и обладающими особыми свойствами, не сводимыми к свойствам отдельных видов. То же самое следует сказать и о семействах неправильных морских ежей.

2. В семействах правильных морских ежей системные свойства выражены значительно слабее. В связи с этим динамика таких показателей, как число семейств, скорость появления и скорость вымирания семейств, у правильных морских ежей не имеет закономерного характера. Поэтому в настоящей работе эти показатели не анализировались.

3. Правильные и неправильные морские ежи значительно отличаются друг от друга по темпам эволюции и по степени выраженности системной организации таксонов. В связи с этим эволюционные про-

цессы у правильных и неправильных морских ежей целесообразно анализировать по отдельности.

Перейдем к интерпретации полученных графиков (рис. 2, 3).

Альб. В альбе у неправильных морских ежей произошли следующие изменения. Число родов немного выросло; число семейств выросло заметно. Скорости появления и вымирания родов были, как и в предшествующие века, весьма низкими. Скорость вымирания семейств была нулевой, тогда как скорость появления семейств резко возросла. У правильных морских ежей число родов осталось прежним; скорости появления и вымирания родов также остались прежними и весьма низкими.

В целом век характеризуется стабильностью. Среди правильных морских ежей заметных изменений не произошло. У неправильных морских ежей активизировался процесс образования новых семейств при мало изменившемся числе родов. Это свидетельствует о том, что в альбе неправильные морские ежи активно осваивали новые ниши и выработывали новые адаптации. Такие процессы обычно предшествуют вспышкам родообразования.

Сеноман (начало и середина). У неправильных морских ежей в сеномане число родов увеличилось почти вдвое; число семейств также продолжало расти. Увеличились и темпы появления новых родов и семейств. У правильных морских ежей число родов и скорость их появления тоже возросли, хотя и не так сильно, как у неправильных.

Можно предположить, что вспышка формообразования у правильных морских ежей в основном была обусловлена происшедшей в сеномане трансгрессией. Этой же причиной отчасти объясняется и рост разнообразия неправильных морских ежей. Однако, как было отмечено выше, у неправильных морских ежей рост числа родов в сеномане был в какой-то степени предопределен альбскими событиями. Увеличение площади океанов, вероятно, способствовало продлению периода образования новых семейств у неправильных морских ежей.

Окончание сеномана и начало турона. У неправильных морских ежей резко возросли темпы вымирания родов и семейств. То же самое произошло и с родами правильных морских ежей. Такое значительное вымирание не могло быть обусловлено только внутренними причинами (т. е. особенностями самих таксонов), поскольку в сеномане как правильные, так и неправильные морские ежи находились в состоянии расцвета. Вымирание в конце сеномана, по всей видимости, свидетельствует о довольно резком усилении внешних истребляющих воздействий (об экзогенном кризисе).

Отметим, что правильные и неправильные морские ежи были затронуты вымиранием примерно в одинаковой степени.

Турон. У неправильных морских ежей в туроне число родов и семейств несколько уменьшилось. Скорость появления родов немного выросла, а скорость их вымирания резко снизилась. Темпы появления и вымирания семейств резко упали. У правильных морских ежей число родов сильно уменьшилось; темп появления родов тоже уменьшился, но все же остался довольно высоким. Темп вымирания родов немного уменьшился.

Характер эволюционных процессов у морских ежей в туроне позволяет предположить, что в это время условия внешней среды несколько улучшились. Этим, вероятно, объясняется сравнительно высокий темп появления новых родов. То, что у неправильных морских ежей скорость появления родов даже немного увеличилась, по-видимому, можно объяснить предшествующей историей группы, ведь в

альбе и сеномане в ней возникло много новых семейств, появились формы с новыми, перспективными адаптациями. В данном случае у неправильных морских ежей проявилась закономерность, отмечавшаяся и у других групп животных: рост числа семейств предваряет рост числа родов.

Значительно сложнее объяснить одновременное снижение темпов появления и вымирания семейств у неправильных морских ежей. Отметим лишь, что аналогичные процессы происходили и после другого экзогенного кризиса (мел-палеогенового).

Резкое снижение скорости вымирания родов у неправильных морских ежей, вероятно, объясняется тем, что кризис на рубеже сеномана и турона застал системы (семейства и отряды) в состоянии бурного расцвета и роста. К моменту кризиса среди неправильных морских ежей было много молодых семейств, их эволюционные возможности были еще не исчерпаны, специализация видов была еще не слишком узкой. Поэтому структура систем была достаточно устойчивой, и кризис ее не разрушил. В связи с этим вымирание прекратилось сразу после окончания кризисного периода. Системы вернулись в стабильное состояние.

У правильных морских ежей, напротив, темпы вымирания родов остались достаточно высокими. Это можно объяснить слабой системной структурированностью таксонов и отсутствием действенных компенсаторных механизмов.

Весьма интересен следующий факт. Правильные морские ежи отреагировали на мел-палеогеновый кризис практически так же, как и на сеноман-туронский, а неправильные морские ежи вели себя во время обоих кризисов по-разному. На рубеже мела и палеогена вымерло более половины родов неправильных морских ежей — гораздо больше, чем на рубеже сеномана и турона. Это можно объяснить тем, что роды неправильных морских ежей объединены в сравнительно жесткие системы высшего порядка — семейства и отряды, тогда как роды правильных морских ежей эволюционируют более или менее независимо друг от друга. Семейства и отряды неправильных морских ежей в сеномане претерпевали бурный расцвет и рост, а в маастрихте, после долгого периода спокойного развития, они приблизились к состоянию застоя, которое сопровождалось значительным повышением специализации форм. Эволюционные возможности при тогдашних параметрах систем были исчерпаны, новые семейства не появлялись, все ниши были заняты, роды и виды сильно специализированы. Возможно, именно этим объясняется более значительное вымирание неправильных морских ежей на рубеже маастрихта — дания по сравнению с рубежом сеномана — турона.

Коньяк — маастрихт. У неправильных морских ежей число родов росло с замедлением вплоть до маастрихта; число семейств сначала тоже росло, но в маастрихте начало снижаться. Скорости появления родов и особенно семейств снижались. Скорости вымирания родов и семейств изменялись мало. У правильных морских ежей число родов медленно возрастало, а скорости появления и вымирания родов оставались постоянными.

В целом период с коньяка по маастрихт характеризуется стабильностью. У правильных морских ежей эволюционные процессы протекали с постоянными, сравнительно низкими скоростями, поэтому к моменту кризиса на рубеже мела и палеогена группа находилась примерно в таком же состоянии, как и в конце раннего мела. В связи с этим реакция правильных морских ежей на мел-палеогеновый кри-

зис вполне сопоставима с их реакцией на кризис на рубеже сеномана и турона.

Иначе протекали эволюционные процессы у неправильных морских ежей. В этой морфоэкологической группе активно шли процессы дробления ниш и специализации родов и видов. Семейства и отряды неправильных морских ежей в кампане — маастрихте приблизились к максимальному насыщению среды; практически все эволюционные возможности были исчерпаны, что подтверждается прекращением прироста числа родов и начавшимся снижением числа семейств. По аналогии с тем, как в середине мела у неправильных ежей вслед за увеличением числа семейств наступило резкое увеличение числа родов, можно предположить, что в палеогене у неправильных морских ежей должно было наступить снижение числа родов даже без усиления внешних истребляющих воздействий. Значительное изменение условий на рубеже маастрихта и дания, судя по всему, резко усилило начавшийся спад разнообразия.

К концу мела у неправильных морских ежей, вероятно, начали разрушаться системные связи внутри семейств и отрядов. По В. В. Черныху [13], характерный признак таких процессов — появление аберрантных и крайне специализированных форм, а также гигантов. Все это наблюдалось в конце мела во многих группах неправильных морских ежей (*Hagenowia*, последние виды рода *Micraster*, некоторые виды рода *Procraster*, маастрихтские представители родов *Echinocorys* и *Nemipneustes* и др.). Эти факты свидетельствуют о том, что к концу мела таксоны неправильных морских ежей стали гораздо более уязвимыми к резким изменениям среды обитания.

Можно предположить, что в массовом вымирании многих групп организмов на рубеже мела и палеогена важную роль сыграло не только резкое изменение условий (по различным гипотезам это могли быть падение астероида, похолодание и др.), но и предшествующий долгий спячий период. В течение этого периода многие таксоны, сходные с неправильными морскими ежами по основным эволюционным параметрам (т. е. быстро эволюционирующие и сильно структурированные), могли стать весьма уязвимыми к изменениям среды обитания в результате быстро идущих процессов специализации и разрушения системных связей внутри таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев А. С. Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59, вып. 2. С. 87—102.
2. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Высшие таксоны юрских и меловых *Phylloceratida*//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59, вып. 3. С. 82—91.
3. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Высшие таксоны юрских и меловых *Lytoceratida*//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1985. Т. 60, вып. 3. С. 100—113.
4. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Высшие таксоны юрских и меловых аммоноидей *Ammonitida*//Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 3—18.
5. Богословский Б. И., Шиманский В. Н. Роль конвергенции в историческом развитии наутилоидей и аммоноидей//Ископ. цефалоподы. Пути эвол. и сист. отд. групп. М., 1990. С. 5—14. (Тр. ПИН РАН. Т. 243).
6. Вискова Л. А. Морские постпалеозойские мшанки. М., 1992. 187 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 250).
7. Зезина О. Н. О значении температуры и условий питания в историческом развитии морской биоты//Важнейшие биот. событ. в истории Земли. Таллинн, 1991. С. 41—47.
8. Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых/Отв. ред. А. Г. Пономаренко. М., 1988. 288 с.
9. Москвин М. М. Биогеография позднего мела//Итоги науки и техники. Стратигр. и палеонтол. М., 1979. Т. 9. С. 97—124.

10. Москвин М. М., Соловьев А. Н., Эндельман Л. Г. Класс Echinoidea. Морские ежи//Развит. и смена беспозвоноч. на рубеже мезозоя и кайнозоя. М., 1980. С. 116—167.

11. Найдин Д. П., Похиалайнен В. П., Кац Ю. И. и др. Меловой период. Палеогеография и палеоклиматология. М., 1986. 262 с.

12. Соловьев А. Н., Вискова Л. А., Марков А. В. и др. Изменение морской биоты на рубеже мезозоя и кайнозоя//Экосист. перестройки и эволюц. биосферы. Вып. 1, М., 1993. С. 151—160.

13. Черных В. В. Проблема целостности высших таксонов. М., 1986. 143 с.

14. Шиманский В. Н. События в историческом развитии цефалопод. Деп. в ВИНТИ. 28.7—89 № 2042. 1989. С. 2—18.

15. Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы//Эволюц. и биоэкологич. кризисы. М., 1987. С. 5—45.

16. Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М., 1982. 39 с.

17. Ясаманов Н. А. Роль термического режима в эволюции морских беспозвоночных//Палеонтол. и эволюц. биосферы. Л., 1983. С. 134—140.

18. Treatise on invertebrate paleontology. Pt. K. Mollusca 3. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press, 1964. 519 p.

19. Voigt E. Répartition et Utilisation Stratigraphique des Bryozoaires du Crétacé Moyen (Aptien-Coniacien)//Cretaceous Research. 1981. Vol. 2. P. 439—462.

20. Walliser O. H. Towards a more critical approach to bioevents//Lect. Notes Earth Sci. 1986. Vol. 8. P. 5—16.

Палеонтологический ин-т РАН,
Москва

Поступила в редакцию
03.01.93

PRE-HISTORY OF MARINE BIOTA CRISIS AT CRETACEOUS-TERTIARY BOUNDARY (CEPHALOPODA, BRYOZOA, ECHINOIDEA)

A. N. Solovjev, L. A. Viskova, A. V. Markov, V. N. Shimansky

Data are given on diversity dynamics and other features of evolution in Cephalopoda, Bryozoa (Stenolaemata) and Echinoidea from the mid-Cretaceous up to Paleocene. Important events began to take place in those groups already in Albian-Cenomanian time. Ecological and ontogenetical features determined the differences in the events at the moment of crisis in such groups as Ammonoidea and Nautiloidea, bryozoans with colonies of different shapes, regular and irregular echinoids. Interpretation of obtained data makes it possible (to some extent) to separate the events connected with the "Inner" causes of development of taxa from those determined by "external" factors.