

УДК 56:57

МОЛЛЮСКИ В ФАНЕРОЗОЙСКИХ МОРСКИХ СООБЩЕСТВАХ: ВЫВОДЫ ИЗ АНАЛИЗА ГЛОБАЛЬНЫХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ БАЗ ДАННЫХ

© 2011 г. М. В. Винарский*, А. А. Бондарев*, А. В. Марков**

*Омский государственный педагогический университет

e-mail: radix.vinarski@gmail.com

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Поступила в редакцию 16.11.2010 г.

Принята к печати 03.12.2010 г.

На основе сопоставления динамики количественных параметров, получаемых при анализе глобальных палеонтологических баз данных, рассмотрена эволюционная история трех классов типа Mollusca (Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda) как компонентов морской биоты фанерозоя. Рассмотрены основные тенденции изменения роли моллюсков в морских экосистемах фанерозоя, взаимосвязь диверсификации данной группы и биологического разнообразия сообществ. По ряду параметров выявлено значительно сходство динамики разнообразия моллюсков и морской биоты в целом, включая сходство динамики палеоширотного распределения разнообразия. С другой стороны, выявлены глубокие различия между классами моллюсков по некоторым параметрам. Эволюционная судьба классов Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda оказалась различной и предопределенной, по-видимому, глубокой экологической дивергенцией еще в ходе раннепалеозойских радиаций. Двустворки и брюхоногие встали на путь медленного, но неуклонного увеличения своей роли в морских сообществах; они отличались высокой и постоянно растущей средней длительностью существования родов, высокой (и тоже растущей) встречаемостью в палеонтологических коллекциях. Головоногие характеризуются более хаотичной макроэволюционной динамикой, для них характерны сравнительно низкие значения средней продолжительности существования родов и относительной встречаемости.

Моллюски являются одной из важнейших таксономических и функциональных групп в морских сообществах. В настоящее время это второй по разнообразию после членистоногих тип животных, видовое богатство которого в современной фауне оценивается, по некоторым данным, в более чем 130 тысяч видов (Скарлато и др., 1994). Из этого числа значительная часть видов обитает в море, а ряд классов этого типа известен исключительно из морских местообитаний. Моллюски характеризуются высоким морфологическим разнообразием, наличием большого числа жизненных форм, занимают различные положения в трофических сетях и входят в состав всех типов морских сообществ (бентосного, планктонного, нектонного и т.п.). Все эти экологические особенности типа Mollusca прослеживаются также и в геологическом прошлом, причем видовое и экологическое разнообразие некоторых классов (Cephalopoda, Monoplacophora) в минувшие геологические эпохи было гораздо выше, нежели сейчас (Clarke, 1996; Lindberg, 2009). При этом и ныне Cephalopoda играют значительную роль в морских сообществах, хотя и выпали в значительной степени из геологической летописи из-за замещения форм с развитым скелетом формами с редуцированным скелетом.

В составе типа выделяется несколько классов (9–10), включая несколько вымерших (Татаринов, Шиманский, 1984), филогенетические отношения между которыми не вполне выяснены (Willmer, 1990; Sigwart, Sutton, 2007; Wägele et al., 2009). Однако сам тип Mollusca, по всей видимости, представляет собой естественную монофилетическую группу (Peterson et al., 2005; Giribet et al., 2007). При этом большинство классов в составе Mollusca, за исключением, пожалуй, только брюхоногих моллюсков, внутри себя довольно однородны в экологическом отношении. Например, двустворчатые моллюски (класс Bivalvia) в большинстве своем являются донными малоподвижными животными, питающимися взвешенными в воде частицами (Невеская, 2009), а все лопатоногие (класс Scaphopoda) – морские инфаунные беспозвоночные, питающиеся фораминиферами и другими столь же мелкими организмами (Reynolds, 2002). Будучи частью морской биоты, моллюски эволюционировали вместе с ней, отвечая на эволюционные изменения других таксонов и, в свою очередь, обуславливая преобразование других групп, являясь кормовой базой и/или потребителями для различных групп морских животных.

Развитие компьютерных технологий в последние десятилетия позволило создать масштабные палеонтологические базы данных, содержащие информацию о разнообразии морских сообществ в течение всего фанерозоя в глобальном масштабе (Benton, 1999; Alroy et al., 2001). Использование электронных баз данных о биологическом разнообразии в геологическом прошлом позволяет применять количественные методы к изучению динамики разнообразия как биоты в целом, так и отдельных таксономических (или экологических) групп организмов. В данной статье предпринята попытка изучения эволюционной динамики таксономического и экологического разнообразия моллюсков в фанерозое количественными методами аналитической палеобиологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использовался комбинированный массив данных, подробно описанный ранее (Markov, 2009). Он представляет собой результат объединения двух баз данных, имеющих глобальный охват:

1. База данных Сепкоски (СБД), содержащая стратиграфические интервалы для более чем 35000 ископаемых морских родов (<http://strata.geol.wisc.edu/jack/>).

2. Палеобиологическая база данных (The Paleobiology Database, ПБД), включающая детальную информацию о примерно 75 тыс. палеонтологических коллекций со всего мира (<http://paleodb.org/>; Alroy et al., 2001). Каждая “коллекция” в ПБД содержит ископаемые одного возраста и из одного местонахождения и включает несколько “нахождений” (=список таксонов). Каждое “нахождение” (occurrence) представляет собой зарегистрированный факт присутствия того или иного рода в данной коллекции (т.е. в слое данного возраста в данном местонахождении).

Для изучения динамики разнообразия возможны два различных подхода, использующих два основных аспекта биологического разнообразия: таксономический и экологический. В первом случае единицами для анализа являются таксоны того или иного ранга, во втором — определенные экологические группы, являющиеся единицами экологической классификации (например, жизненные формы, группы, выделенные по типу питания, степени подвижности и т.п.). В данной работе мы рассматриваем оба этих аспекта.

Основной единицей анализа динамики разнообразия на таксономическом уровне является род. Это обусловлено характером использованных баз данных, в которых сконцентрирована информация именно о родах, а не об отдельных видах. Это представляется оправданным для палеонтологического материала, сама природа которого (сохранение не всего организма, а только отдельных фоссилизиру-

ющихся частей, ограниченная возможность изучения изменчивости организмов на синтопичных выборках¹ и т.п.) делает суждения систематиков о границах выделяемых видов менее надежными, чем суждения неонтологов, использующих всю полноту признаков организмов. Соответственно, в данной статье термин “разнообразие” соответствует числу родов в конкретной выборке (временном интервале, географической зоне, сообществе, коллекции).

В результате объединения данных из двух источников (СБД и ПБД) был получен список из 16977 родов фанерозойских морских организмов (животных и протистов), в том числе 5954 родов моллюсков, данные по которым есть как в СБД, так и в ПБД (табл. 1). Моллюски присутствуют более чем в половине всех коллекций ПБД, содержащих морскую фауну; на их долю приходится 46% всех родовых находений и 35% от общего числа родов морских организмов в используемом массиве данных. Столь высокий уровень разнообразия и встречаемости моллюсков в палеонтологических коллекциях делает этот тип одним из наиболее важных для понимания закономерностей изменения биологического разнообразия фанерозойской морской биоты.

В качестве таксономической единицы анализа более крупного ранга был выбран класс. Мы ограничились тремя крупнейшими классами типа Mollusca, поскольку число родов других классов в единичной БД мало (табл. 1) и на их основе сложно получить статистически корректные выводы. Кроме того, только эти три класса присутствуют в геологической летописи в течение всего фанерозоя, начиная с раннего (Bivalvia, Gastropoda) или позднего (Cephalopoda) кембрия (Willmer, 1990).

Анализ динамики таксономического разнообразия на уровне подклассов или отрядов моллюсков в настоящее время затруднен из-за отсутствия общепринятой системы всех трех рассматриваемых классов — Gastropoda (Barker, 2001; Bouchet, Rocroi, 2005), Bivalvia (Невесская, 2009) и Cephalopoda (Несис, 1996). Суждения специалистов о таксономическом положении вымерших форм основаны практически всегда на изучении только признаков раковины, что приводит к противоречиям между системами современных и ископаемых организмов одного класса (Несис, 1996). Попытки использования в таксономических целях параллельно данных морфологии и молекулярной систематики также приводят к противоречивым результатам (см. на-

¹ Синтопичной выборкой называется выборка особей, взятая в конкретное время и в конкретном местообитании. Синтопичность предполагает, что все особи жили одновременно, что делает выборку своеобразным “слепок” состояния популяции в данный момент. Исследование синтопических выборок является важным средством для систематики-неонтолога, изучающего моллюсков (Винарский, Андреева, 2007).

Таблица 1. Общая статистика используемого массива данных

Таксон	Число родов	Число коллекций	Число находений	Встречаемость родов (число находений/число родов)
Моллюски в целом	5954 (35%)	25628 (54%)	151900 (46%)	25.5
Bivalvia	1676	16666	80815	48.2
Cephalopoda	1865	8211	20451	11.0
Gastropoda	2192	9830	47194	21.5
Polyplacophora	31	79	105	3.4
Rostroconchia	25	190	211	8.4
Scaphopoda	22	1205	1463	66.5
Tentaculita	23	679	824	35.8
Прочие классы моллюсков и роды неясного таксономического положения	120	597	837	7.0
Всего по биоте	16977	47398	330820	19.5

пример Lindgren et al., 2004). Эти противоречия находят свое отражение и в использованных нами базах данных, в которых применяются несовместимые друг с другом системы одного и того же класса.

Использовались абсолютные датировки стратиграфических границ (Gradstein et al., 2004). Расчеты проводились на основе стратиграфической шкалы, используемой в СБД. Эта шкала делит фанерозой на 167 интервалов средней продолжительностью 3.25 млн. лет, большинство из которых соответствует подъярусам. Для сравнения использовалась более грубая шкала, применяемая рядом авторов для анализа данных из ПБД, которая делит фанерозой на 49 почти одинаковых по длительности интервалов (около 11 млн. лет) (Alroy et al., 2001). Как было показано нами ранее (Марков и др., 2010), графики, построенные на основе обеих шкал, оказываются сходными между собой, что свидетельствует о независимости результатов от временного масштаба рассмотрения.

Рассчитывались следующие показатели:

N (абсолютное разнообразие) — число родов данного таксона, существовавших в данном временном интервале. Род считался существовавшим в интервале, даже если реально он из этого интервала неизвестен, но известен из предыдущих и последующих. При делении N на общее число родов всей биоты мы получали **относительное разнообразие**, характеризующее вклад таксона в общее родовое богатство морской биоты;

относительная частота встречаемости моллюсков в палеонтологических коллекциях вычислялась как отношение числа родовых находений данного таксона к общему числу родовых находений для всей морской биоты для данного временного интервала;

L (продолжительность существования родов, млн. лет) вычислялась как время между первым и последним появлением рода в ископаемой летописи по методике, подробно описанной ранее; для невымерших родов на основе известных темпов вымирания в кайнозое рассчитывалась “ожидаемая” продолжительность существования (Марков, 2000, 2002; Markov, 2009).

D (среднее число родов в коллекциях, содержащих данный род) рассматривается как приблизительная оценка степени приспособленности рода к жизни в сложном (или простом) биотическом окружении, или к жизни в сообществах с высоким или низким альфа-разнообразием. Эта оценка основана на допущении, что реальное альфа-разнообразие палеосообществ является важным фактором, влияющим на таксономическое разнообразие палеонтологических коллекций (наряду с другими факторами, такими как сохранность ископаемых, исследовательское усилие, цели и методы сбора конкретной коллекции и т.д.). Аргументы в пользу правоты данного допущения подробно обсуждались ранее (Markov, Korotaev, 2007; Markov, 2009). Величина D была вычислена для каждого из 16977 родов, сведения по которым имеются как в ПБД, так и в СБД. При вычислениях учитывались полные родовые списки для каждой коллекции ПБД, а не только те роды, для которых нашлись соответствующие записи в СБД. Среднее значение D для всех родов, существовавших в данном временном интервале, можно использовать как оценку среднего альфа-разнообразия (родового богатства) сообществ, существовавших в данное время (Markov, Korotaev, 2007; Markov, 2009). Соответственно, среднее D для всех родов данного таксона (типа или класса) в какой-то мере отражает гетерогенность

биотической среды обитания представителей таксона в течение данного геохронологического интервала.

Для анализа динамики широтного градиента разнообразия вычислялось число родов моллюсков отдельно в каждой палеоширотной зоне (шириной в 15°) в каждом интервале геохронологической шкалы из ПБД (см. выше). При этом использовалась “прямоугольная экстраполяция” данных по пространственно-временному распространению родов (Powell, 2009): род считался существовавшим в течение всего интервала своего существования (согласно СБД) во всех палеоширотных зонах, из которых, согласно ПБД, имеются реальные находки представителей этого рода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Динамика родового разнообразия (N). Динамика разнообразия типа Mollusca в течение фанерозоя в целом хорошо согласуется с общебиотической тенденцией к возрастанию биоразнообразия с течением времени (рис. 1). Эта тенденция установлена аналитическими методами еще в середине 1970-х гг. и с тех пор многократно подтверждалась разными группами исследователей (Vambach, 1977; J. Sepkoski, 1978, 1979, 1984; Lane, Benton, 2003; D. Sepkoski, 2005).

Графики, основанные на геохронологических шкалах из СБД и ПБД, различающихся в три раза по длительности интервалов, мало отличаются друг от друга (рис. 1, а, б), что свидетельствует об отсутствии значительного влияния временного разрешения на получаемые результаты. Самым существенным различием является меньшая выраженность снижения N после вымирания на рубеже мела и палеогена на графике, основанном на “грубой” шкале из ПБД. Очевидно, это объясняется сравнительно быстрым восстановлением биотического разнообразия в палеогене. При грубой периодизации оказываются объединенными временные интервалы с резко различным уровнем разнообразия, дающие усредненный “сигнал”.

Для типа Mollusca характерно гораздо более плавное возрастание разнообразия со временем, чем в целом для биоты. Особенно ярко это проявлялось в палеозое, когда морская биота периодически испытывала резкие колебания родового богатства. У моллюсков эти колебания выражены гораздо менее резко, пики и провалы на графиках сглажены. Это отличает моллюсков от многих других типов морских беспозвоночных, например, иглокожих, для которых установлены очень резкие колебания таксономического разнообразия в палеозое. После пермского вымирания в мезо-кайнозойское время графики динамики разнообразия биоты и типа Mollusca становятся практически изоморфными, так что резким сокращениям разнообразия биоты

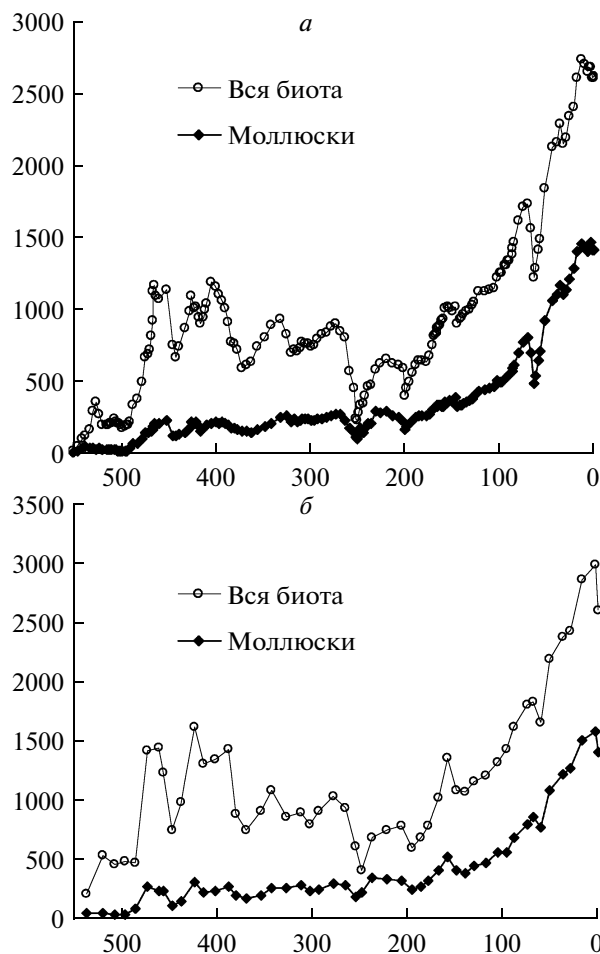


Рис. 1. Динамика абсолютного родового разнообразия моллюсков в фанерозое. По оси абсцисс – время (млн. лет назад), по оси ординат – число родов: а – на основе временной шкалы из СБД (средняя продолжительность интервалов 3.25 млн. лет), б – по шкале ПБД (средняя продолжительность интервалов 11 млн. лет).

соответствуют почти столь же резкие сокращения разнообразия моллюсков.

Таким образом, история разнообразия моллюсков в фанерозое может быть разделена на два основных этапа: до и после великого пермского вымирания. До вымирания моллюски неуклонно наращивали свое таксономическое разнообразие, но процесс этот был очень медленным. При этом для Mollusca не были характерны существенные “взлеты и падения” кривой, характерные для биоты в целом (рис. 1). В мезо-кайнозойское время динамика разнообразия Mollusca становится практически идентичной динамике разнообразия биоты в целом, причем разнообразие возрастает более высокими темпами, чем в палеозое.

Можно предполагать, что эти изменения связаны с изменениями таксономической и экологической структуры мезо-кайнозойских морских сооб-

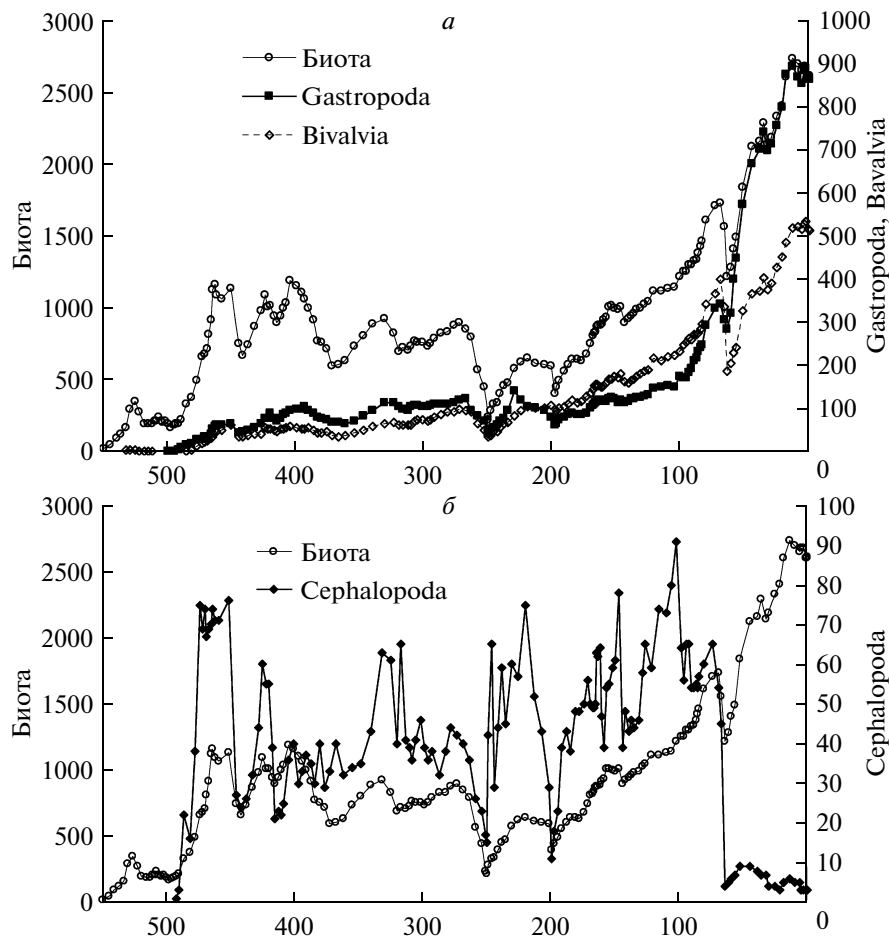


Рис. 2. Фанерозойская динамика разнообразия трех крупнейших классов типа Mollusca (Gastropoda, Bivalvia, Cephalopoda). Использована геохронологическая шкала из СБД (условные обозначения как на рис. 1).

ществ. Современная таксономическая структура типа Mollusca складывается в карбоне, когда возникает самый молодой из современных классов моллюсков — Scaphopoda (Reynolds, 2002). К этому времени вымирают малочисленные классы моллюсков, не перешедшие в мезозой (ростроконхии, тентакулиты), причем это вымирание начинается еще раньше, в девоне (Татаринов, Шиманский, 1984). То же характерно и для морской биоты в целом, таксономический состав которой на уровне типов и классов в мезо-кайнозой почти не менялся (появление в морской фауне вторичноводных тетрапод было, возможно, наиболее ярким исключением из этого правила), хотя разнообразие, обилие, экологическая значимость и таксономический состав на отрядном уровне менялись значительно. В целом, после великого пермского вымирания биота на уровне макротаксонов приобретает уже по существу современный облик.

Резкие колебания родового разнообразия морской биоты в палеозое в значительной мере связаны с периодическими вымираниями крупных и разнообразных таксонов (таких, как археоциаты, грапто-

литы, ряд классов палеозойских иглокожих и др.) и приходом им на смену новых. В типе Mollusca макроэволюционные процессы в палеозое происходили не столь резко, поскольку первичная радиация типа и разделение его на основные филогенетические линии, соответствующие подтипам и классам, произошла гораздо раньше, возможно, еще в конце протерозоя, в эдиакарское время (Willmer, 1990; Fedonkin, Waggoner, 1997).

Рассматривая фанерозойскую динамику разнообразия трех крупнейших классов моллюсков, можно проследить резкие различия между ними. Если двустворки и гастроподы неплохо пережили два крупнейших фанерозойских вымирания (на границе палеозоя и мезозоя и мезозоя и кайнозоя), то для головоногих моллюсков (по крайней мере для форм с хорошо сохраняющейся раковиной) кайнозой стал эпохой очевидного упадка. Динамика разнообразия этого класса в кайнозой сильно отличается от динамики разнообразия как типа Mollusca, так и биоты в целом (рис. 2). Возможные причины резкого сокращения таксономического разнообразия головоногих моллюсков в кайнозой

неоднократно обсуждались в литературе. Согласно одной из вероятных версий, уже начиная с юрского периода костистые рыбы стали успешно конкурировать с цефалоподами в морских экосистемах, постепенно захватывая их место крупных морских хищников, находящихся на вершине трофической пирамиды (Clarke, 1996). Это относится прежде всего к формам с наружной раковиной (аммониты, наутилоидеи), тогда как внутрираковинные формы (осьминоги, кальмары) сохранили до наших дней относительно высокое таксономическое разнообразие и высокую численность.

Графики, отражающие динамику родового разнообразия *Bivalvia* и *Gastropoda* в фанерозое, сходны друг с другом и с графиком изменений родового разнообразия биоты в целом (рис. 2). Наши результаты согласуются с данными, полученными ранее в ходе изучения динамики родового разнообразия двустворок и гастропод в фанерозое; показано, что для обоих классов характерно возрастание родового разнообразия в течение фанерозоя, причем спады разнообразия во время крупных вымираний были менее значительными, чем в большинстве других групп морских животных (Амитров и др., 1981; Miller, Sepkoski, 1988). В частности, упадок разнообразия во время великого пермского вымирания у брюхоногих и двустворчатых моллюсков выражен слабее, чем у биоты в целом. У гастропод по сравнению с двустворками наблюдается менее значительное вымирание на рубеже мела и палеогена и более быстрый рост разнообразия в конце мела и в кайнозое, что и привело к наблюдаемому ныне превосходству гастропод над двустворками как по числу видов, так и по числу родов.

В целом эти классы можно рассматривать как пример эволюционно устойчивых таксонов, рост разнообразия которых в течение фанерозоя шел по стабильной траектории, которая у двустворок близка к экспоненте, а у гастропод напоминает гиперболу (Markov, Korotayev, 2007). Массовые вымирания оказывали на эту траекторию сравнительно небольшое влияние, состоявшее прежде всего в ускорении диверсификации в послекризисные периоды, что могло быть связано с вымиранием конкурентов и освобождением экологического пространства (Miller, Sepkoski, 1988). Результатом этого является большое число видов и родов в этих классах вследствие широкой адаптивной радиации и высокой степени экологической пластичности, свойственной им. Из всех классов моллюсков только эти два сумели проникнуть в пресные воды, а гастроподы также на сушу, где испытали взрывную таксономическую диверсификацию. Рецентная фауна наземных брюхоногих насчитывает около 35000 видов (Barker, 2001).

Для головоногих, в отличие от двустворок и гастропод, характерны очень резкие колебания родового разнообразия (рис. 2). Высокая степень сход-

ства паттернов фанерозойской динамики разнообразия у брюхоногих и двустворчатых моллюсков в противовес головоногим отчасти может объясняться экологическими причинами. При резких различиях в способах питания (двустворки — фильтраторы, гастроподы — активные соскребатели, фитофаги или хищники), двустворки и водные брюхоногие — преимущественно бентосные и сравнительно малоподвижные организмы. Напротив, практически все головоногие — это активно плавающие хищники, преследующие добычу и имеющие в связи с этим принципиально иной, высокий уровень развития нервной системы и двигательного аппарата. Однако одним этим фактором вряд ли можно объяснить коренное отличие между классами моллюсков в их эволюционном ответе на изменяющуюся природную обстановку. Так, макроэволюционная динамика брахиопод больше похожа на таковую цефалопод, чем двустворок, хотя по своей экологии брахиоподы явно ближе к двустворкам. Макроэволюционная динамика костистых рыб, предположительно занявших в кайнозое многие ниши мезозойских наружнораковинных цефалопод, ближе к таковой двустворок и гастропод, чем головоногих (Марков, 2002). Возможно причина этих контрастных различий связана с разной степенью эволюционно-экологической “универсальности” плана строения рассматриваемых групп, что вело к различиям в среднем уровне экологической специализации родов. По-видимому, наружнораковинные цефалоподы (как и брахиоподы) из-за меньшей “универсальности” своего плана строения и более высокой (в среднем) экологической специализации были вынуждены отвечать на изменения среды в среднем более радикальными перестройками морфологии (включая строение скелета) по сравнению с двустворками и гастроподами (и костистыми рыбами), что и обусловило наблюдаемые различия в темпах обновления родового состава и амплитуде колебаний родового разнообразия.

Учитывая сходство между динамикой разнообразия классов *Gastropoda* и *Bivalvia* в дальнейшем анализе они будут рассматриваться как единая группа (*Bivalvia* + *Gastropoda*).

2. Динамика относительного разнообразия (доля моллюсков в родовом составе морской фауны). Относительное разнообразие типа *Mollusca* (доля моллюсков в общем родовом разнообразии биоты), несмотря на периодические резкие колебания, неуклонно возрастало в течение фанерозоя (рис. 3). В современных морских сообществах на долю моллюсков приходится более половины всех родов (считая только те таксоны, которые хорошо представлены в палеонтологической летописи и включены в использованные нами базы данных), и в наше время наблюдается максимальное относительное разнообразие моллюсков за всю историю морской биоты. Рост доли моллюсков в общем родовом разнообразии морской биоты в течение фа-

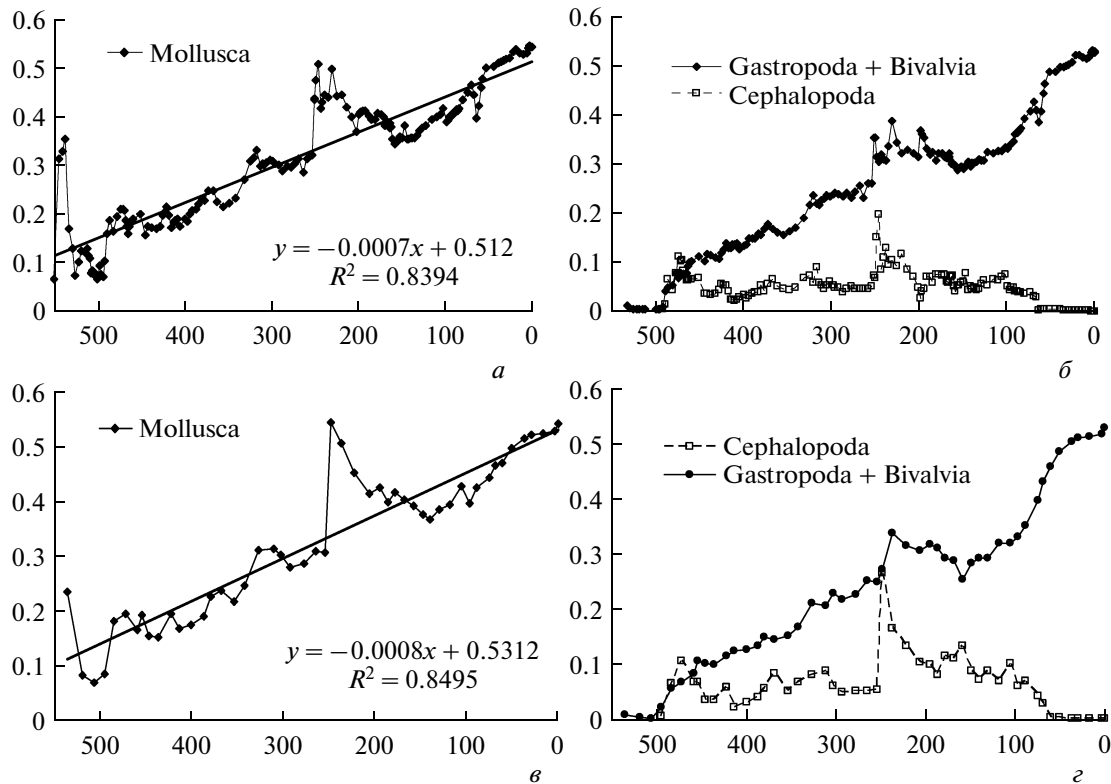


Рис. 3. Динамика относительного разнообразия моллюсков в фанерозое: *а, б* – по шкале СБД; *в, г* – по шкале ПБД. По оси абсцисс – время (млн. лет назад), по оси ординат – относительное разнообразие (число родов в данной группе, поделенное на число родов во всей морской биоте). Для графиков *а, в* приведены уравнения регрессии и коэффициенты достоверности аппроксимации (R^2).

нерозоя был весьма близок к линейному. Значение коэффициента корреляции Спирмена (r_s) между относительным разнообразием моллюсков и геологическим временем ($1-t$) составляет 0.89 ($p = 0.00$). Неуклонный и почти линейный рост вклада моллюсков в родовой состав фауны – от весьма низких значений в начале палеозоя, до 54% в конце кайнозоя – является одной из важнейших общих тенденций макроэволюционной динамики морской биоты фанерозоя.

Возрастание относительного разнообразия моллюсков в фанерозое происходило почти исключительно за счет двустворчатых и брюхоногих (рис. 3). Головоногие вносили наибольший вклад в разнообразие биоты в триасе (примерно 250–220 млн. лет назад). На это время приходится пик таксономического разнообразия этого класса, связанный с чрезвычайно быстрой диверсификацией отряда *Ceratitida*, которая началась вскоре после великого вымирания в конце перми. В дальнейшем начался спад, продолжающийся и поныне. Однако темпы роста таксономического разнообразия гастропод и двустворчатых в позднем мезозое – кайнозое были очень высоки и даже выше, чем раньше, что отразилось в продолжении тенденции к линейному увеличению

относительного разнообразия типа *Mollusca* даже при резком сокращении вклада головоногих.

3. Встречаемость в коллекциях. Для родов моллюсков характерна очень высокая представленность в палеонтологических коллекциях. В среднем на один род моллюсков приходится 25.5 находений в коллекциях ПБД (табл. 1), что указывает на их широкую распространенность в фанерозойских морях. Это значительно более высокая представленность, чем у большинства других типов морских беспозвоночных, включая такие разнообразные таксоны, как иглокожие, членистоногие и мшанки (Марков и др., 2010). Из трех важнейших классов моллюсков самая высокая встречаемость характерна для родов двустворчатых (среднестатистический род этого класса присутствует в 48.2 коллекций), гастроподы встречаются реже (21.5 находений на род), для цефалопод характерна сравнительно низкая встречаемость (11.0 находений на род). Отчасти (для головоногих) характер встречаемости в коллекциях может определяться посмертным переносом раковин, обладавших хорошей плавучестью и способных дрейфовать с морскими течениями на значительные расстояния (Saunders, Landman, 2009). Дать количественную оценку влияния этого

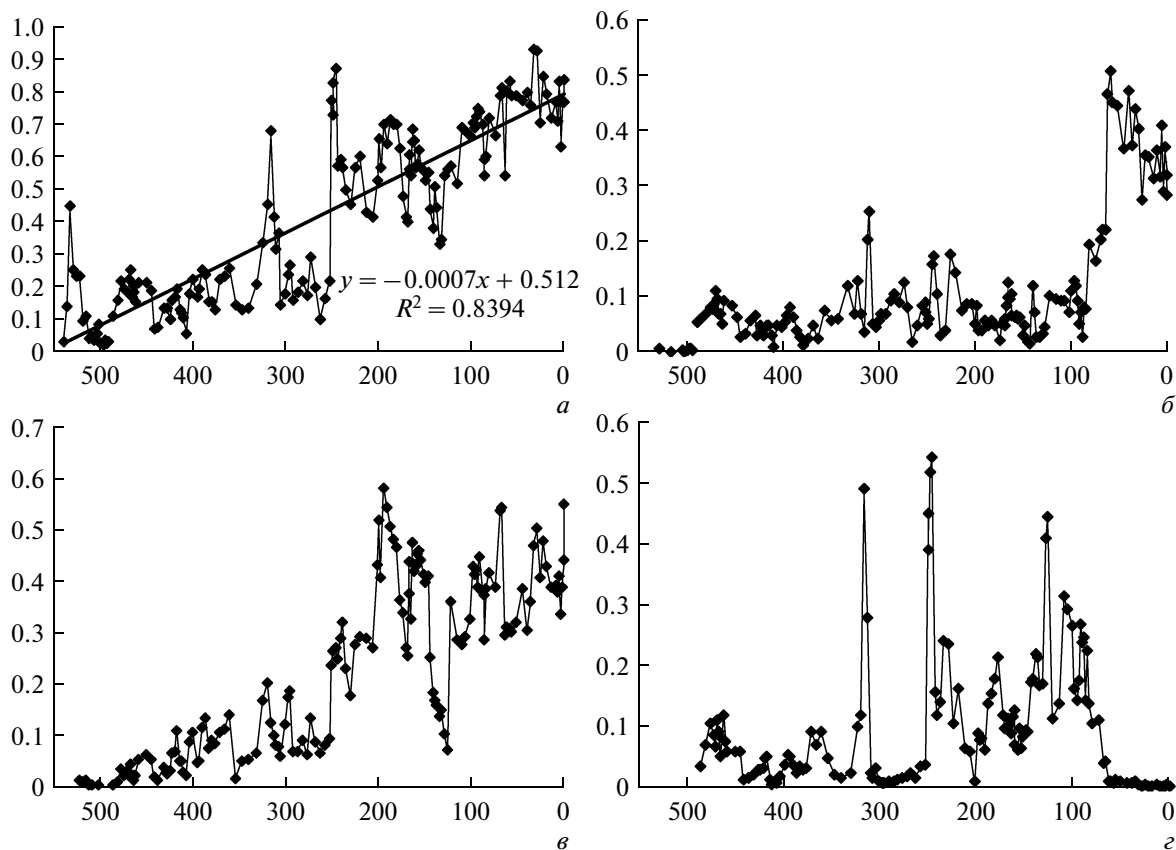


Рис. 4. Динамика относительной частоты встречаемости типа Mollusca. По оси абсцисс — время, по оси ординат — величина относительной встречаемости (число находений отдельных таксонов моллюсков, поделенное на общее число находений всех морских родов) (использована шкала СБД): *a* — все моллюски, *б* — Gastropoda, *в* — Bivalvia, *г* — Cephalopoda.

фактора на таксономический состав коллекций вряд ли возможно.

Анализ динамики относительной встречаемости моллюсков (рис. 4) подтверждает полученные ранее результаты. В целом для типа Mollusca характерно неуклонное возрастание представленности в коллекциях в течение фанерозоя, причем исторического максимума этот показатель достиг в позднем палеогене, когда на долю моллюсков приходилось более 90% всех родовых находений морской фауны в коллекциях ПБД. При этом в течение фанерозоя наблюдались очень резкие колебания относительной встречаемости моллюсков, значительно более резкие, нежели колебания абсолютного (рис. 1, 2) и относительного (рис. 3) родового разнообразия. Амплитуда колебаний этой величины составляет более 80%. Разница в амплитуде колебаний во многом объясняется характером сравниваемых величин. При вычислении N и относительного разнообразия элементарной единицей в вычислениях является род, который считается существующим в течение всего интервала времени от самой ранней до самой поздней находки в летописи (согласно СБД), в том числе и в тех интервалах, где этот род не

представлен в коллекциях ПБД. Это практически неизбежно приводит к тому, что графики получаются более сглаженными по сравнению с графиками относительной встречаемости, где элементарной единицей является отдельное нахождение рода в конкретной коллекции.

Как правило, резкий рост относительной встречаемости Mollusca в палеонтологической летописи приходится на периоды, следующие за эпохами крайнего падения этой величины. Наиболее сильное падение встречаемости моллюсков приходится на пермский период, за которым последовало бурное увеличение этого показателя в триасе, что было связано, в первую очередь, с бурной диверсификацией цератитид и отчасти двустворок вскоре после великого вымирания. Повышенная встречаемость моллюсков в послекризисные периоды, по-видимому, означает, что представители типа в среднем быстрее восстанавливали свою численность (не путать с родовым разнообразием), чем другие макротаксоны морской биоты, эффективно используя преимущества, предоставленные сокращением численности конкурирующих групп в морских сообществах.

Наблюдаются резкие различия в динамике встречаемости трех крупнейших классов моллюсков, которые сменяли друг друга на протяжении фанерозоя в качестве доминирующих групп в морских сообществах (рис. 4). Вплоть до каменноугольного периода встречаемость моллюсков была довольно низкой; в среднем карбоне резко повышается встречаемость головоногих моллюсков в коллекциях. Для данного класса характерны очень резкие колебания величины встречаемости в течение палеозоя-мезозоя. В мезозое наибольшая встречаемость среди всех классов Mollusca характерна для двустворок. Она достигает своего пика в средней юре и с тех пор остается довольно высокой вплоть до наших дней. Для этого класса также характерны серьезные колебания встречаемости, хотя и менее резкие, чем у головоногих. Встречаемость гастропод была сравнительно низкой на протяжении палеозоя и мезозоя и только в кайнозое они становятся сопоставимыми по этому показателю с двустворчатыми. Резкий рост начался с позднего мела, а максимальная встречаемость брюхоногих моллюсков в коллекциях была достигнута уже в палеоцене и затем постепенно снижалась в течение кайнозоя, хотя и оставалась сопоставимой со встречаемостью двустворчатых. Наблюдаемые изменения, вероятно, связаны с преобразованиями структуры морских фаун, следовавшими за периодами массовых вымираний, когда экологическое преимущество получали различные классы типа Mollusca.

4. Динамика средней продолжительности существования родов (L). По этому показателю для типа Mollusca в целом характерно хорошее совпадение с общебиотической тенденцией; графики практически изоморфны, за исключением интервала ранний триас—ранняя юра, когда средняя продолжительность существования рода в биоте была примерно на 50 млн. лет дольше, чем в типе моллюсков (рис. 5, а). Это было связано с преобладанием в это время среди моллюсков цератитид и других аммоноидей, для которых характерна очень низкая средняя продолжительность существования родов (высокий темп смены родового состава). В остальные эпохи фанерозоя средняя продолжительность существования рода у моллюсков не отличалась существенно от общебиотической (отчасти это связано с тем, что моллюски составляли в отдельные эпохи до 50% и более общего родового разнообразия морской биоты, данные о которой вошли в использованные нами базы данных).

Резкие различия в динамике показателя L характерны для отдельных классов моллюсков. Для группы Gastropoda + Bivalvia характерно плавное увеличение средней продолжительности существования родов (рис. 5, б), достигающее своего максимума в кайнозое (когда удельная скорость вымирания родов двустворок и гастропод стала очень низкой). Совсем другая картина характерна для класса Cephalopoda, средняя продолжительность жизни рода в

котором оставалась низкой (гораздо ниже, чем в группе Gastropoda + Bivalvia) вплоть до массового вымирания аммоноидей и белемнитов в конце мезозоя. Резкое увеличение L в начале кайнозоя объясняется тем, что после великого вымирания в палеонтологической летописи присутствуют лишь отдельные представители плохо сохраняющихся групп (каракатицы, осьминоги) и немногочисленные реликтовые наружнораковинные формы (наутилоидеи), которые в кайнозое вымирали редко. Эти реликтовые роды, по-видимому, обитали в сравнительно стабильной обстановке, подобно современному Nautilus (Saunders, Landman, 2009). Вероятно, имело место выборочное вымирание короткоживущих родов (либо прекращение возникновения новых), обнажившее глубокую внутриклассовую дифференциацию по L, а не действительное увеличение данного параметра в пределах тех семейств и отрядов, для которых ранее были характерны низкие значения L.

Рассматривая временную динамику показателя D (среднее число родов в составе коллекции), мы также можем отметить почти полное совпадение этой динамики в типе Mollusca с общебиотической (рис. 5, в, г). Рост средней величины D у моллюсков показывает, что с течением времени морские сообщества, в которых обитали моллюски, становились все более сложными (обладали в среднем все более высоким родовым богатством). Эта тенденция также прослеживается при рассмотрении отдельных классов Mollusca, хотя у головоногих динамика D характеризовалась большими колебаниями этого показателя. В течение позднего палеозоя и всего мезозоя головоногие приурочены в среднем к более бедным комплексам ископаемых по сравнению с двустворками и гастроподами. Отчасти, это может быть связано с плавающим (нектонным) образом жизни цефалопод, оказывавшихся в составе тафоценозов, обедненных другими формами с твердым скелетом, и их меньшей привязанностью к конкретным бентосным экосистемам.

Для моллюсков, как и в целом для биоты (Markov, 2009), характерна положительная корреляция между величинами L и D (рис. 5, д, е). Для типа Mollusca значение коэффициента корреляции Спирмена (r_s) между L и D составляет 0.53 ($p = 0.00$), что значительно выше аналогичного показателя для остальной части морской биоты ($r_s = 0.22$; $p = 0.00$). Таким образом, именно моллюски вносят основной вклад в ранее установленную позитивную взаимосвязь между показателями L и D на уровне всей морской биоты (Markov, 2009). На протяжении фанерозоя моллюски поэтапно переходили от обитания в менее разнообразных к обитанию в более разнообразных сообществах, что не только соответствует общебиотической тенденции, но в значительной степени эту тенденцию и определяет.

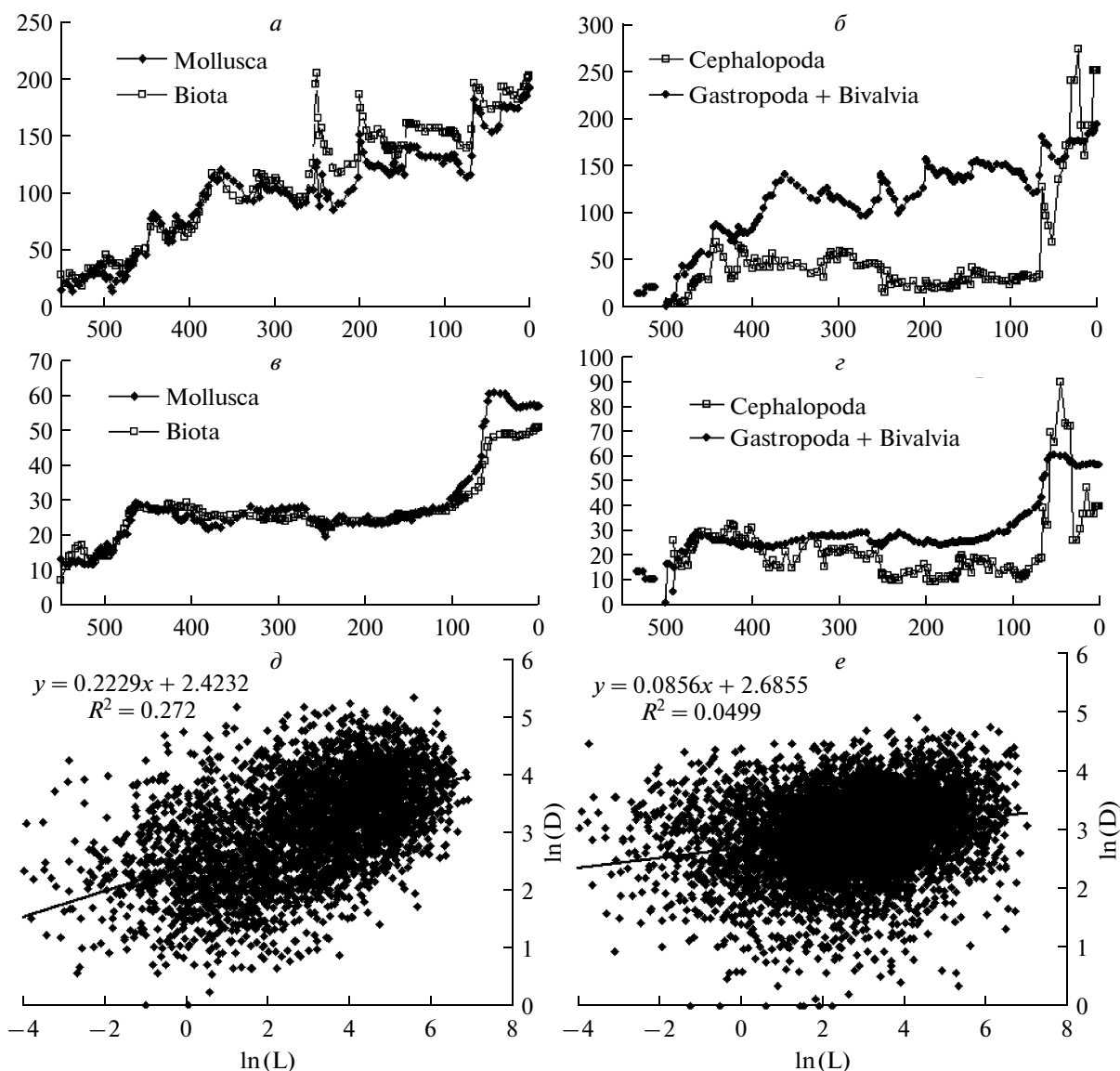


Рис. 5. Динамика показателей L (средняя продолжительность существования родов) и D (среднее родовое богатство коллекций, в которых встречен род): а, б – изменение величины L; в, г – изменение величины D; д, е – соотношение величин L и D; учтены роды, встреченные не менее чем в четырех коллекциях ПБД (3607 родов моллюсков и 5823 рода остальных морских животных и протистов).

5. Палеоширотное распределение разнообразия моллюсков в фанерозое. Как и для морской биоты в целом, для моллюсков в течение всего фанерозоя было характерно наличие широтного градиента разнообразия (рис. 6). В каждый момент времени максимальное родовое разнообразие моллюсков концентрировалось в одной палеоширотной зоне и убывало по мере удаления от этой зоны на север и на юг. Это убывание в палеозое было монотонным, а в мезозое и кайнозое наблюдался локальный вторичный максимум в южном полушарии. Зона максимального разнообразия не находилась постоянно вблизи экватора, а мигрировала с юга на север. В ордовике, силуре и девоне максимальное разнообра-

зие моллюсков было приурочено к тропическим широтам южного полушария (15° – 30° ю.ш.). В карбоне и большей части перми зона максимального разнообразия находилась несколько севернее, в приэкваториальной зоне южного полушария (0° – 15° ю.ш.). С конца перми до начала юры происходило постепенное смещение зоны максимального разнообразия моллюсков в северном направлении. В конце перми эта зона перешла из южного полушария в северное, а в начале юры ее положение зафиксировалось в средних широтах северного полушария (30° – 45° с.ш.). Общая динамика смещения зоны максимального разнообразия моллюсков с юга на север (рис. 6, а) почти не отлича-

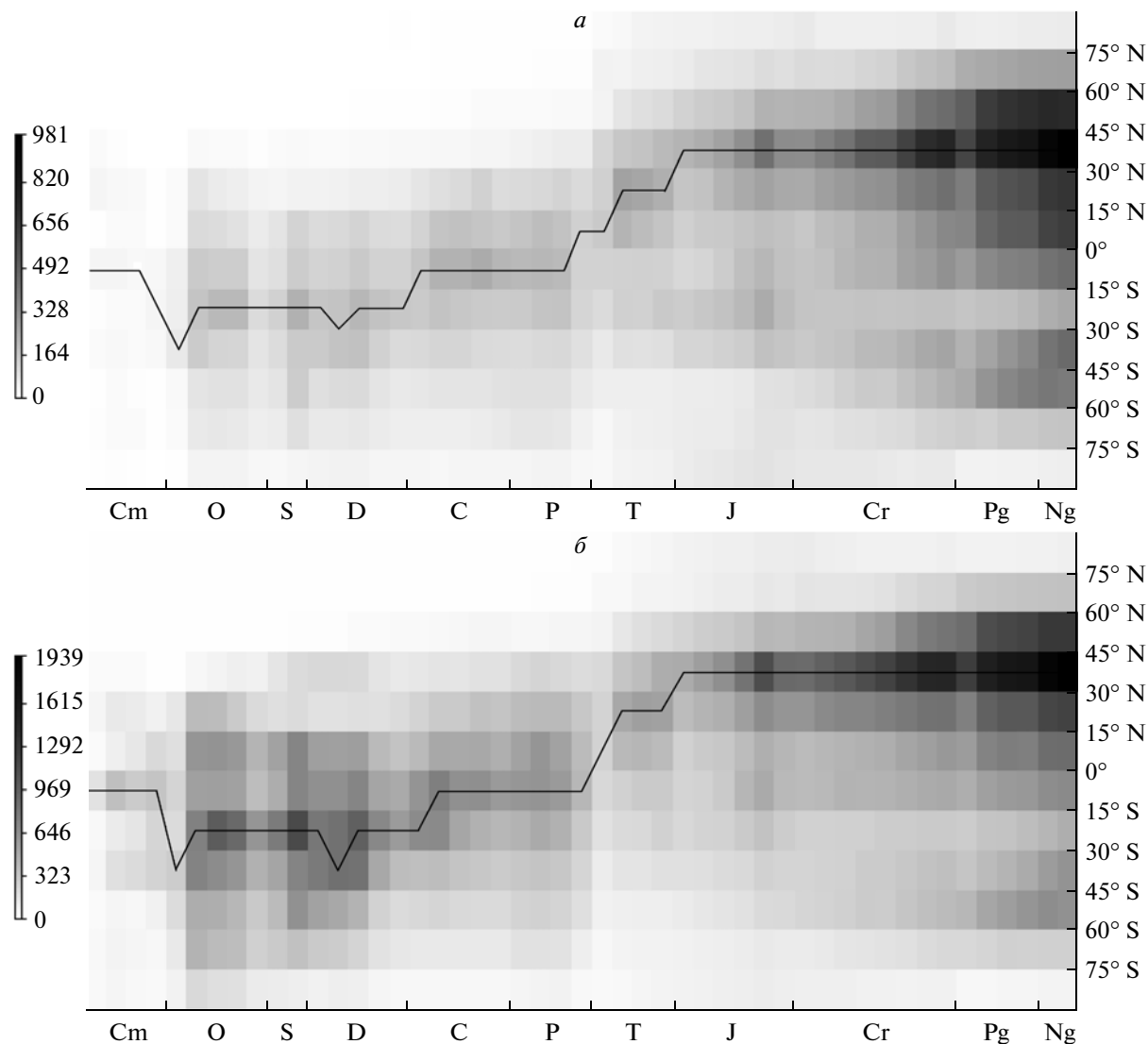


Рис. 6. Палеоширотное распределение родового разнообразия в фанерозое: *a* – моллюски, *б* – вся морская биота. По горизонтальной оси – геологическое время, по вертикальной оси – палеоширотные зоны. Оттенками серого показано родовое разнообразие в каждой 15-градусной палеоширотной зоне в каждом интервале геохронологической шкалы. Использовалась шкала из ПБД (см. “Материал и методика”). Тонкими линиями показано положение широтных зон с максимальным разнообразием.

ется от таковой для всей морской биоты (рис. 6, б). В конце триаса наметилась зона вторичного разнообразия моллюсков в тропиках южного полушария (15° – 30° ю.ш.), которая в позднем мелу – кайнозое сместилась в южные умеренные широты (30° – 60° ю.ш.). Мезокайнозойский вторичный южный максимум разнообразия был характерен и для всей морской биоты в целом, но у моллюсков он выражен более отчетливо. Наблюдаемый сдвиг зон максимального разнообразия, по-видимому, объясняется в первую очередь глобальными тектоническими процессами, ведущими к перераспределению площади континентального шельфа (Powell, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По ряду количественных параметров выявлено значительное сходство динамики разнообразия типа Mollusca и морской биоты в целом, в том числе сходство динамики палеоширотного распределения разнообразия моллюсков и прочей морской фауны. Это может быть связано с относительным единством характера эволюционного ответа моллюсков и биоты в целом на изменения экологической обстановки. К числу общих закономерностей макроэволюционной динамики морской фауны относится, по-видимому, и преобладание положительной связи между альфа-разнообразием сообществ и скоростью возникновения в них новых таксонов родового уровня (Марков и др., 2010). С

другой стороны, выявлены глубокие различия между основными классами типа моллюсков по некоторым параметрам. Эволюционная судьба классов *Bivalvia*, *Gastropoda* и *Cephalopoda* оказалась различной и предопределенной, по-видимому, глубокой экологической дифференциацией еще в ходе раннепалеозойских радиаций. Двустворки и брюхоногие встали на путь медленного, но неуклонного увеличения своей роли в морских сообществах, при этом представители этих двух классов сохраняли относительно невысокий и стабильный уровень организации. На протяжении своей истории они отличались высокой и постоянно растущей средней длительностью существования родов, для них характерна высокая (и тоже растущая) встречаемость в палеонтологических коллекциях. Головоногие, напротив, рано достигли требуемой их образом жизни высокой организации, а к финалу мезозоя претерпели радикальную смену таксономического состава, выраженную в распространении новых групп со значительно измененным планом строения, иными экологическими и тафономическими характеристиками. На протяжении большей части истории головоногих для них характерна невысокая, особенно в сравнении с другими классами моллюсков, продолжительность существования родов и сравнительно небольшая представленность в коллекциях (сообществах). По причине своего огромного разнообразия и численности моллюски во многом определяют выявленные ранее общебиотические закономерности изменения таксономического разнообразия: как весомый компонент совокупной статистической выборки и как один из ведущих компонентов морских сообществ.

Работа выполнена при поддержке Программ Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генфондов” и “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем, Подпрограмма II” и РФФИ (проекты 09-05-01009 и 10-05-00342).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Винарский М.В., Андреева С.И.* К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: КМК, 2007. С. 130–147.
- Марков А.В.* Возвращение Черной Королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 4. С. 357–370.
- Марков А.В.* О механизмах роста таксономического разнообразия морской биоты в фанерозое // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 3–13.
- Марков А.В., Бондарев А.А., Винарский М.В.* Взаимосвязь альфа-разнообразия сообществ и темпов появления новых родов в эволюции фанерозойской морской биоты // Палеонтол. журн. 2010. № 5. С. 3–14.
- Невеская Л.А.* Принципы систематики и система двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 3–13.
- Несис К.Н.* Система современных головоногих моллюсков: критический анализ новопредложенных усовершенствований на основе строения репродуктивных органов // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 3. С. 335–349.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Лобанов А.Л., Смирнов И.С.* Базы данных по зоологической систематике и сведения о высших таксонах животных // Зоол. журн. 1994. Т. 73. № 12. С. 100–116.
- Татаринов Л.П., Шиманский В.Н.* (ред.). Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984. 224 с.
- Alroy J., Marshall C.R., Bambach R.K. et al.* Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 6261–6266.
- Bambach R.K.* Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic // Paleobiology. 1977. V. 3. P. 152–167.
- Barker G.M.* Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology // The biology of terrestrial molluscs. Wallingford: CABI Publishing, 2001. P. 1–146.
- Benton M.J.* The history of life: large databases in palaeontology // Numerical Palaeobiology. Computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions. N. Y.: John Wiley and Sons, 1999. P. 249–283.
- Bouchet P., Rocroi J.-P.* (ed.). Classification and nomenclator of gastropod families. Hackenheim: ConchBooks, 2005. 397 p.
- Clarke M.R.* The role of cephalopods in the world's oceans: an introduction // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. 1996. V. 351. P. 979–983.
- Fedonkin M.A., Waggoner B.M.* The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism // Nature. 1997. V. 388. № 6645. P. 868–871.
- Giribet G., Dunn C.W., Edgecombe G.D., Rouse G.W.* A modern look at the animal tree of life // Zootaxa. 2007. V. 1668. P. 61–79.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al.* A geologic time scale 2004. Cambridge: Univ. Press, 2004. 610 p.
- Lane A., Benton M.J.* Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve // Amer. Natur. 2003. V. 162. № 3. P. 265–276.
- Lindberg D.R.* Monoplacophorans and the origin and relationships of Mollusks // Evolution: education and outreach. 2009. V. 2. P. 191–203.
- Lindgren A.L., Giribet G., Nishiguchi M.K.* A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca) // Cladistics. 2004. V. 20. P. 454–486.
- Markov A.V.* Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // Paleobiology. 2009. V. 35. № 2. P. 231–250.
- Markov A.V., Korotayev A.V.* Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend // Palaeoworld. 2007. V. 16. P. 311–318.

- Miller A.I., Sepkoski J.J.* Modeling bivalve diversification: the effect of interaction on a macroevolutionary system // *Paleobiology*. 1988. V. 14. № 4. P. 364–369.
- Peterson K.J., McPeck M.A., Evans D.A.D.* Tempo and mode of early animal evolution: inferences from rocks, Hox, and molecular clocks // *Paleobiology*. 2005. V. 31. Suppl. 2. P. 36–55.
- Powell M.G.* The latitudinal diversity gradient of brachiopods over the past 530 million years // *J. Geol.* 2009. V. 117. № 6. P. 585–594.
- Reynolds P.D.* The Scaphopoda // *Molluscan radiation – lesser-known branches. Advances in marine biology*. V. 42. L.: Acad. Press, 2002. P. 137–236.
- Saunders W.B., Landman N.H.* (eds.). *Nautilus: The biology and paleobiology of a living fossil*. Dordrecht: Springer, 2009. lxxvii + 632 p.
- Sepkoski D.* Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the “Quantitative Revolution” in American paleobiology // *J. Hist. Biol.* 2005. V. 38. P. 209–237.
- Sepkoski J.J.* A kinetic model of phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // *Paleobiology*. 1978. V. 4. № 3. P. 223–251.
- Sepkoski J.J.* A kinetic model of phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // *Paleobiology*. 1979. V. 5. № 3. P. 222–251.
- Sepkoski J.J.* A kinetic model of phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions // *Paleobiology*. 1984. V. 10. № 2. P. 246–267.
- Sigwart J.D., Sutton M.D.* Deep molluscan phylogeny: synthesis of palaeontological and neontological data // *Proc. R. Soc. Ser. B*. 2007. V. 274. P. 2413–2419.
- Wägele W., Letsch H., Klussmann-Kolb A. et al.* Phylogenetic support values are not necessarily informative: the case of the Serialia hypothesis (a mollusk phylogeny) // *Frontiers in Zoology*. 2009. V. 6. № 12 (<http://www.frontiersinzoology.com/content/6/1/12>).
- Willmer P.* *Invertebrate relationships: patterns in animal evolution*. Cambridge: Univ. Press, 1990. 400 p.

Mollusks in Phanerozoic Marine Communities: Implications from the Analysis of Global Paleontological Databases

M. V. Vinarski, A. A. Bondarev, A. V. Markov

Evolutionary history of three mollusk classes (Bivalvia, Gastropoda, and Cephalopoda), regarded as components of the Phanerozoic marine biota, is discussed based on the comparison of dynamics of quantitative parameters obtained from the analysis of the global paleontological databases. The main trends in the evolution of the role of mollusks in Phanerozoic marine ecosystems and relationships between the diversification of this group and biodiversity of paleocommunities are considered. Certain parameters show similarity between the diversity dynamics of mollusks and the whole marine biota, including the paleolatitudinal distribution of diversity. At the same time, mollusk classes differ considerably in certain aspects. The evolutionary history of Bivalvia, Gastropoda, and Cephalopoda was different and determined presumably by deep ecological divergence which occurred as early as the Early Paleozoic adaptive radiation. Bivalves and gastropods followed the trend of a gradual and constant increase in their role in marine communities; they are characterized by high and constantly growing duration of genera, high (and also growing) frequency in paleontological collections. Cephalopods show more chaotic macroevolutionary dynamics, relatively low mean duration of genera and low relative frequency.

Keywords: Mollusca, bivalves, gastropods, cephalopods, Phanerozoic, diversity dynamics, Paleontological databases.