

УДК 56.017

ЭВОЛЮЦИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: ГИПЕРБОЛА ИЛИ ЭКСПОНЕНТА?

© 2011 г. В. Ю. Дмитриев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: lab@palaeontolog.ru

Поступила в редакцию 12.01.2011 г.

Принята к печати 22.02.2011 г.

Критически проанализированы две модели эволюции биоразнообразия в течение фанерозоя.

В 1995 г. М. Бентон (Benton, 1995) использовал экспоненциальную зависимость для описания изменений числа семейств морских животных в течение всего фанерозоя. Теоретической модели, обосновывающей такой ход изменений биоразнообразия, в указанной работе предложено не было. На графике Бентона фактическое число родов в мезозое и кайнозое растет явно быстрее изображенной им экспоненты (в полулогарифмических координатах), и в целом можно говорить лишь об очень грубом описании эмпирических данных этой зависимостью.

В последние годы А.В. Марков (Марков, Коротаев, 2007, 2009 и др.) развивает идею гиперболического роста числа родов животных (фактический материал – по Дж. Сепкоски). На его иллюстрациях дано сравнение сильно различающихся кривых экспоненциального и гиперболического роста биоразнообразия. Вторая оказывается намного ближе к фактическому ходу процесса, и отличие ее в этом отношении от экспоненты выглядит вполне убедительным.

Можно упомянуть также некоторые исследования, тематически близкие, но отличающиеся по своему подходу. Сепкоски (Sepkoski, 1979) рассматривал палеозойскую диверсификацию как два этапа логистического роста числа семейств – кембрийский и ордовикско-позднепалеозойский. В. Куртийо и И. Годемер (Courtilot, Gaudemer, 1996) делили всю фанерозойскую историю биоразнообразия на четыре логистических сегмента. Ю.Г. Пузаченко (2006) предложил две альтернативные модели для всей истории биоты Земли (с шагом 100 млн. лет), фанерозойская часть при этом характеризуется только шестью точками.

Каждой модели соответствует определенная интерпретация процесса диверсификации. Экспоненциальная модель подразумевает постоянные удельные скорости появления и вымирания, то есть отсутствие влияния биотических отношений между представителями разных родов. В гиперболической модели удельные скорости пропорциональны разнообразию. Это означает определяющую роль био-

логических отношений как в появлении новых таксонов, так и их вымирании. Логистический рост соответствует постоянной удельной скорости появления таксонов и пропорциональной разнообразию удельной скорости вымирания, то есть в этой модели появление родов не зависит от биотических отношений, а вымирание зависит. В случае логистического роста отсутствует проблема его ограниченности, которая существует в гиперболической и экспоненциальной моделях. Во всех трех случаях подразумевается возможность рассматривать диверсификацию на основе представления об “усредненном” роде (или семействе, но в современных исследованиях используются именно роды), пренебрегая возможными различиями биологических особенностей родов.

Кусочные (посегментные) модели фанерозойской диверсификации не находятся в фатальном противоречии с моделями, описывающими ее единой монотонной зависимостью. Она может существовать как некоторая тенденция, проявляющаяся на фоне разделенного на части процесса. В таком случае смены этих частей следует рассматривать как фазовые переходы. Адекватное описание всего процесса дает возможность понять управляющие им биологические механизмы и представляет несомненный интерес. Основной вопрос составляет сама возможность выявить общефанерозойскую зависимость на основе имеющихся фактических данных.

На приводимых ниже трех графиках (рис. 1–3) показаны изменения числа родов морских животных в сравнении с гиперболической и экспоненциальной аппроксимациями. Используются данные Сепкоски, предоставленные им заинтересованным исследователям в электронном виде в конце 1990-х гг. После смерти Сепкоски его работа была опубликована (Sepkoski, 2002) под редакцией Д. Яблонски (D. Jablonski) и М. Фута (M. Foote). Опубликованные данные могут незначительно отличаться от использованных здесь, что не представляет существенным для выводов данной статьи. Использовалась шкала времени, принятая Международным

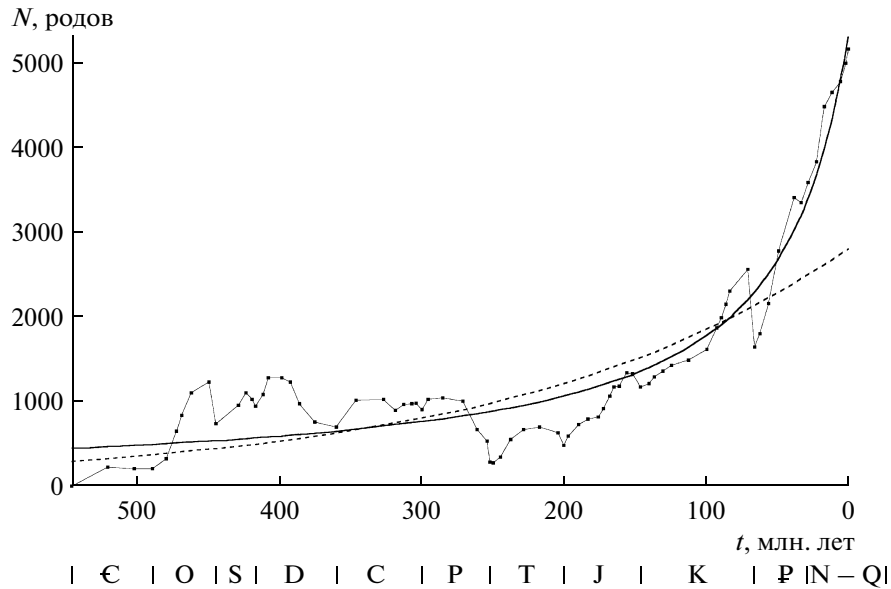


Рис. 1. Изменения разнообразия морских животных в течение фанерозоя в сравнении с гиперболической и экспоненциальной аппроксимациями: ломаная линия с точками – фактические данные; сплошная линия – гипербола $N = N_0/(1 - N_0kt)$, $N_0 = 5294$, $k = 0.00000381$; прерывистая линия – экспонента $N = N_0e^{kt}$, $N_0 = 2795$, $k = 0.00421$; N – число родов на границах геологических веков, $N_0 = N(0)$ – число современных родов, известных в ископаемом состоянии, t – возраст границы в млн. лет, k – параметр.

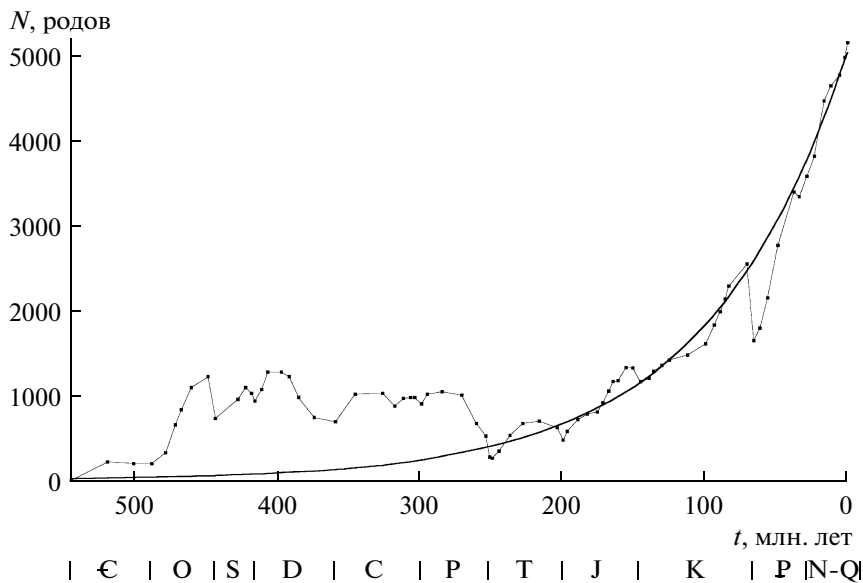


Рис. 2. Изменения разнообразия морских животных в течение фанерозоя в сравнении с экспоненциальной аппроксимацией, полученной варьированием параметров N_0 , k : ломаная линия с точками – фактические данные; сплошная линия – экспонента, $N_0 = 5045$, $k = 0.0101$.

геологическим конгрессом в 2004 г. (Gradstein et al., 2004). По оси ординат всех графиков показано число родов морских животных на границах веков. Графики на рис. 1 выявляют те же соотношения расчетных кривых и фактических данных, которые были описаны Марковым и Коротавым.

Параметры экспоненты на рис. 1 (прерывистая линия) получены из условия минимизации суммы

$$S_1 = \sum_{i=1}^n (\ln N_i - \ln N_i^*)^2$$

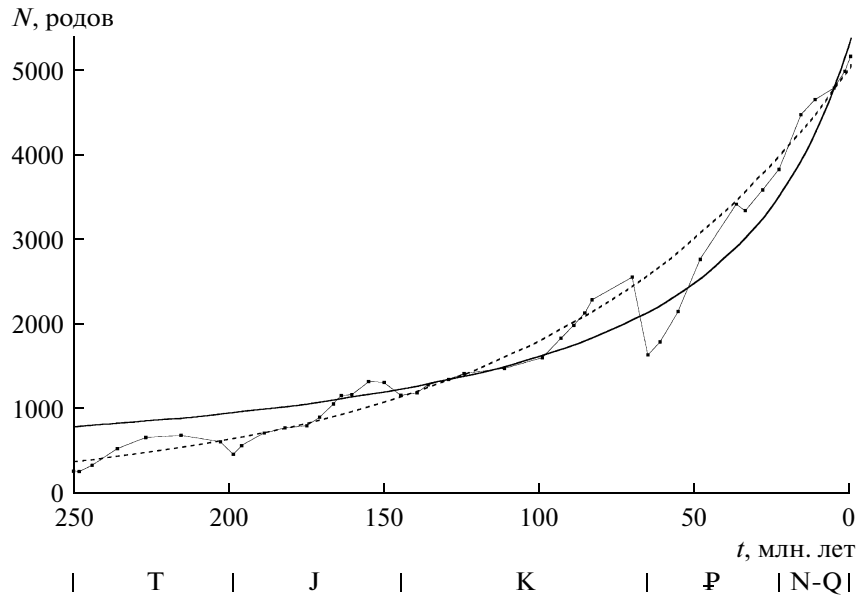


Рис. 3. Изменения разнообразия морских животных в течение мезозоя и кайнозоя в сравнении с гиперболической и экспоненциальной аппроксимациями, полученными варьированием параметров N_0, k : ломаная линия с точками — фактические данные; сплошная линия — гипербола, $N_0 = 5362, k = 0.00000426$; прерывистая линия — экспонента, $N_0 = 5048, k = 0.0102$.

(метод наименьших квадратов, звездочкой отмечено расчетное значение N_i), $\ln N_i^* = a + kt_i, a = \ln N_0$. Логарифмирование применяется для удобства вычислений, так как при этом получается простая система двух линейных уравнений. Однако в нашем случае этот метод не дает удовлетворительных результатов. $\ln X$ быстро меняется при малых значениях X и медленно при больших X . Таксономическое разнообразие в палеозое невелико по сравнению с быстро растущими позднемеловым и кайнозойским. Поэтому даже небольшая разность расчетных и фактических величин в палеозойской части кривой сильно влияет на сумму S_1 . Фактически это означает очень большие веса отклонений в левой половине графика и малые веса отклонений в его правой части при использовании метода наименьших квадратов.

Чтобы избежать нежелательного влияния логарифмирования N_i , можно оптимизировать параметры N_0, k , минимизируя сумму

$$S_2 = \sum_{i=1}^n |N_i - N_i^*|.$$

Это легко делается варьированием параметров. Экспонента, полученная таким способом, показана на рис. 2.

При сравнении экспонент на рис. 1 и 2 видно значительно лучшее соответствие второй наблюдаемым изменениям разнообразия. При сравнении с гиперболой (рис. 1, сплошная линия) различия менее выражены. Экспонента на рис. 2 проходит близ-

ко от точки пермо-триасового минимума разнообразия. Поэтому в палеозойской части графика она целиком лежит ниже фактической кривой. Гипербола сглаживает пермо-триасовый минимум и по формальным показателям несколько лучше описывает весь процесс в целом. Для оценки качества аппроксимации часто используется R^2 — квадрат коэффициента корреляции. В нашем случае $R^2 = 0.913$ для гиперболы (рис. 1) и $R^2 = 0.889$ для экспоненты (рис. 2). 95-процентный доверительный интервал для R^2 в первом случае 0.866–0.944, во втором 0.830–0.928. Доверительные интервалы перекрываются на 79% для гиперболы и на 63% для экспоненты. Отличия сравниваемых двух кривых по этому показателю не приходится считать статистически достоверными. Непосредственная оценка разности самих коэффициентов корреляции приводит к такому же заключению. Вероятность их различия равна 0.56, тогда как оно признается достоверным, если эта вероятность больше 0.95. Более информативна для сравнительной оценки гиперболы и экспоненты сумма S_2 или среднее отклонение S_2/n ($n = 76$). Для гиперболы $S_2/n = 298$, для экспоненты $S_2/n = 400$. Как хорошо видно на графиках, эта разница определяется, главным образом, отличиями кривых в палеозойской части графиков. В их послепалеозойской части экспонента явно лежит не хуже гиперболы.

На рис. 3 показано сравнение гиперболической и экспоненциальной аппроксимаций с фактической картиной изменения числа родов в течение мезозоя и кайнозоя. Количественные показатели следующие: экспонента — $R^2 = 0.966$ (0.938–0.982),

гипербола — $R^2 = 0.960$ (0.928–0.979). Перекрытие доверительных интервалов на 93 и 80% соответственно. Вероятность различия коэффициентов корреляции 0.37. Среднее отклонение $S_2/n = 164$ для экспоненты и 251 для гиперболы ($n = 43$). Обращает на себя внимание совпадение параметров для экспонент на рис. 2 и 3, тогда как оптимальные гиперболы для всего фанерозоя и отдельно мезозоя с кайнозоем различаются. Почти такие же гиперболы, как на рис. 1, 3 и экспоненты, как на рис. 2, 3 можно получить, полагая $N_0 = 5162$ (фактическая величина) и оставив только один свободный параметр k .

Совпадение экспонент для всего фанерозоя и отдельно мезокайнозоя свидетельствует об обособленности динамики палеозойской и мезокайнозойской диверсификаций, разделенных глубоким пермо-триасовым минимумом разнообразия. Экспонента для фанерозоя просто игнорирует существование палеозойской части кривой разнообразия. Резко выраженное фаунистическое различие палеозоя и мезокайнозоя было ранее количественно охарактеризовано Г.П. Леоновым (1973) и Сепкоски (Sepkoski, 1984). Различны как фауны, так и их динамика.

Как видно из вышеизложенного, проблема в том, что едва ли можно доказательно обосновать существование монотонной зависимости с двумя или тремя параметрами, описывающей всю фанерозойскую диверсификацию. Такие попытки неизбежно наталкиваются на довольно нерегулярный характер эмпирической кривой разнообразия. Вследствие этого могут быть предложены разные модели, приводящие к более или менее сходным результатам. Дополнительные затруднения появляются вследствие невозможности определить погрешности параметров, так как неизвестны погрешности данных

о числе родов. Идея не может быть опровергнута, но и подтвердить ее не удастся.

Таким образом, ответ на вопрос заглавия: “может быть”.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН “Биологическое разнообразие”. Автор благодарен А.Г. Пономаренко за полезные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Леонов Г.П. Основы стратиграфии. Т. 1. М.: МГУ, 1973. 530 с.
- Марков А.В., Коротяев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 1. С. 3–18.
- Марков А.В., Коротяев А.В. Гиперболический рост в живой природе и обществе. М.: URSS, 2009. 198 с.
- Пузаченко Ю.Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 306–377.
- Benton M.J. Diversification and extinction in the history of life // Science. 1995. V. 268. № 5207. P. 52–58.
- Courtillot V., Gaudemer Y. Effects of mass extinction on biodiversity // Nature. 1996. V. 381. № 6578. P. 146–148.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al. A new geologic time scale, with special reference to Precambrian and Neogene // Episodes. 2004. V. 27. № 2. P. 83–100.
- 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 marine families and mass extinctions // Paleobiology. 1984. V. 10. № 2. P. 246–267.
- Sepkoski J.J. Compendium of fossil marine animal genera // Bull. Amer. Paleontol. 2002. № 363. P. 1–560.

Evolution of Biodiversity: Hyperbola or Exponent?

V. Yu. Dmitriev

Two models of the evolution of biodiversity during the Phanerozoic are critically analyzed.