

УДК 574.9

СДВИГ ФАУНИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ИЗ ЮЖНЫХ ШИРОТ В СЕВЕРНЫЕ – ОБЩАЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ ФАНЕРОЗОЙСКОЙ МОРСКОЙ БИОТЫ

© 2010 г. Е. Б. Наймарк, А. В. Марков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

117997 Москва, Профсоюзная, 123

e-mail: naimark@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.11.2009 г.

Анализ двух глобальных массивов данных по пространственно-временному распространению родов ископаемых морских животных (базы данных Дж. Сепкоски и The Paleobiology Database) показал наличие широтного градиента биоразнообразия в морской биоте в течение всего фанерозойского эона. Широтный градиент в каждый момент времени характеризуется двумя параметрами: расположением области с максимальным разнообразием и снижением разнообразия по мере удаления от этой области на север и на юг. Судя по ископаемым данным, в течение фанерозоя области максимального развития морских фаун сместились из тропиков и субтропиков южного полушария в средние широты северного полушария. Наблюдаемое смещение, по-видимому, не является артефактом неполноты палеонтологической летописи или неравномерной изученности регионов. Перемещение областей максимального разнообразия происходило поэтапно, периоды относительно быстрого перемещения чередовались с более длительными стабильными периодами. Широтный сдвиг областей максимального разнообразия, по-видимому, был обусловлен комплексом причин, среди которых важнейшую роль играли тектонические (перемещение крупнейших участков континентального шельфа с юга на север), климатические (о чем свидетельствует расположение областей максимального разнообразия вблизи экватора в холодные эпохи и ближе к средним широтам – в теплые) и исторические (предполагаемая “эволюционная инерция” в развитии локальных фаунистических комплексов).

Современные базы данных по географическому распределению живого открывают широкие возможности для биогеографических обобщений. А с накоплением данных по пространственно-временному распространению ископаемых таксонов (Alroy et al., 2001, 2008) появляется возможность выявления закономерностей и в динамике пространственного распределения биоразнообразия на протяжении эволюционной истории (Lieberman, 2000; Crame, 2001; Valentine et al., 2008; Powell, 2009).

Данная работа ставит своей целью исследование динамики широтного градиента разнообразия (далее – широтный градиент) во времени. В современной природе широтный градиент выражается прежде всего в снижении таксономического разнообразия от экваториальной зоны к полюсам и рассматривается многими авторами как важнейшая и наиболее яркая закономерность географического распределения биоразнообразия как в море, так и на суше (Pianka, 1966; Gaston,

Blackburn, 2000; Willig et al., 2003; Hillebrand, 2004). Помимо снижения общего разнообразия, дополнительной характеристикой широтного градиента разнообразия может служить уменьшение от тропиков к полюсам так называемого альфа-разнообразия, т.е. разнообразия в пределах экосистемы (Риклефс, 1979; Gray, 2000). В тропиках экосистемы в среднем более богаты видами, чем в умеренных и высоких широтах.

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что широтный градиент, возможно, существует давно для некоторых таксонов, по крайней мере начиная с палеозоя (Crame, 2001; Jablonski et al., 2006; Powell, 2007; Valentine et al., 2008). До сих пор, однако, широтный градиент на ископаемом материале анализировался лишь для отдельных таксонов или на коротких временных интервалах. Поэтому полученные результаты имеют фрагментарный характер и не дают общей картины развития широтного градиента во времени (Crame, 2001; Powell, 2009). В данной рабо-

те предпринята первая попытка анализа исторической динамики широтного градиента для всей морской фауны в течение фанерозоя.

На специфику широтного градиента, по-видимому, могут влиять различные факторы, в том числе климатические. В холодные эпохи широтный климатический градиент становился более резким, а в теплые эпохи сглаживался и почти пропадал (Benton, Harper, 2009); теоретически это могло способствовать соответствующим изменениям широтного градиента, хотя это предположение до сих пор практически не имело эмпирических подтверждений. Предполагается, что из-за сглаживания широтного градиента в теплые эпохи центры диверсификации могли перемещаться из тропиков в умеренные и высокие широты (Мейен, 1984, 1987; Jablonski et al., 2006). На примере палеозойских брахиопод недавно была показана возможность сглаживания широтного градиента в наиболее холодные эпохи (“позднепалеозойский ледниковый период”) в результате резкого сокращения разнообразия (массового вымирания) в низких широтах (Powell, 2007). В целом влияние климатических изменений на широтный градиент в геологическом прошлом принято рассматривать как, вероятно, весьма существенное, хотя и труднодоказуемое (Cecca et al., 2005).

Большинство исследований широтного градиента в прошлые геологические эпохи касается мезокайнозойской биоты (Sohl, 1987; Raup, Jablonski, 1993; Ziegler et al., 1993; Anderson et al., 1999; Crame, 2002; Crame, Rosen, 2002; Cecca et al., 2005). Данных по этому периоду сравнительно много, и их можно сравнивать с современным состоянием фаун. Однако простая экстраполяция на более древние эпохи результатов, полученных на основе данных по мезокайнозою или современной биоте, по-видимому, может приводить к ошибочным выводам. Как было отмечено Креймом (Crame, 2001), именно в кайнозое (особенно в неогене) широтный градиент стал наиболее отчетливым и резким. Нашей задачей было выявление глобальных трендов в фанерозойской истории широтного градиента в морской фауне и их связей с климатическими и тектоническими процессами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использовались сведения из двух глобальных палеонтологических баз данных:

1. База данных Сепкоски (СБД), содержащая стратиграфические интервалы (датировки моментов появления и вымирания) для более чем 35000 ископаемых морских родов ([http://strata.](http://strata.geology.wisc.edu/jack/)

<http://strata.geology.wisc.edu/jack/>). В работе использовались абсолютные датировки стратиграфических границ (Gradstein et al., 2004).

2. Палеобиологическая база данных (The Paleobiology Database, ПБД), включающая детальную информацию примерно о 75 тысячах палеонтологических коллекций со всего мира (<http://paleodb.org/>; Alroy et al., 2001). Каждая “коллекция” в ПБД содержит перечень ископаемых таксонов из одного местонахождения и одного возраста. Каждый таксон из коллекции представляет собой зарегистрированный факт присутствия того или иного рода (реже вида) в данной коллекции (т.е. в слое данного возраста в данном местонахождении). Для каждой коллекции (и, следовательно, для каждого таксона) в ПБД указаны географические палеокоординаты (палеоширота и палеодолгота), рассчитанные на основе общепринятых в настоящее время палеогеографических реконструкций (Scotese, 2002). Несмотря на свой внушительный объем, ПБД определенно неполна, а ее пространственно-временное “покрытие” отличается неравномерностью: например, мезозойские данные менее полны, чем кайнозойские; коллекций из США значительно больше, чем из России, и т.д. Данные, используемые в настоящей работе, были загружены с сервера ПБД 9 октября 2007 г.

Таким образом, первая база данных содержит относительно выверенный интервал существования для каждого рода (датировки самой древней и самой молодой находки рода в летописи), а вторая позволяет получить примерное представление о его палеогеографическом распространении. Мы объединили эту информацию таким образом, что каждый род получил характеристику и хронологическую, и пространственную. В результате был получен список из 16977 фанерозойских морских родов, данные по которым есть как в СБД, так и в ПБД. Подробное описание комбинированной базы данных опубликовано ранее (Markov, 2009). Нужно отметить, что данные по кембрию в ПБД представлены хуже всего, поэтому полученные результаты по начальному интервалу фанерозоя (холодной кембрийской эпохе), по-видимому, являются наименее достоверными.

В дополнение к этим базам данных использовались данные по палеозойским мшанкам (Горюнова и др., 2004) и брахиоподам (Powell, 2009). Данные для этих двух групп представляют ревидированные списки всех известных на сегодняшний день родов с выверенными местонахождениями.

Детальную картину распределения разнообразия во времени и пространстве дают трехмерные

диаграммы, отражающие число родов, характерных для каждой палеоширотной зоны в каждом стратиграфическом интервале. В данной работе термины “разнообразие” или “биоразнообразие” понимаются как число родов. Расчеты по распределению разнообразия проводились для 12 непересекающихся палеоширотных зон шириной по 15° (90–75° ю.ш., 75–60° ю.ш., 60–45° ю.ш. ... 75–90° с.ш.) Использовалась стратиграфическая шкала, “встроенная” в ПБД, которая делит фанерозой на 49 примерно одинаковых по длительности (в среднем около 11 млн. лет) временных интервалов. Первый временной интервал в этой базе данных соответствует периоду от 542 до 530 млн. лет назад, последний – от 14.3 до 0.011 млн. лет назад. В соответствии с этим крайние левые и правые точки на приводимых графиках соответствуют серединам этих интервалов (соответственно, 536 и 7.16 млн. лет назад).

Род считался присутствующим в данной широтной зоне в данном временном интервале, если в ПБД имеется хотя бы одно “нахождение” этого рода в пределах данной зоны, а интервал находится в пределах времени существования рода согласно СБД. Иными словами, использовалась “прямоугольная” экстраполяция данных по пространственно-временному распространению родов. Ранее было показано практически полное совпадение результатов, получаемых на основе “прямоугольной” экстраполяции, с результатами, основанными на других, более сложных способах обработки данных по пространственно-временному распространению родов (Powell, 2009). Для наглядности представления распределения разнообразия во времени и пространстве на палеоширотную основу наносились изолинии, соединяющие точки с одинаковым родовым разнообразием.

Для получения простейших количественных оценок величины широтного градиента мы разделили все роды на три группы: 1) “тропические” (низкоширотные), распространение которых ограничено полосой между 30° северной и южной палеошироты, 2) “внетропические” (высокоширотные), которые встречены только за пределами этой полосы, 3) “полюзорные”, встреченные как в “тропической” зоне, так и за ее пределами. В первую группу вошли 5738 рода, во вторую 5103, в третью 6093. Положение реальных палеоэкологических границ между климатическими зонами менялось в течение фанерозоя, и в разные периоды границы тропической зоны (в эколого-климатическом понимании этого термина) могли находиться то ближе к экватору, то

дальше от него. В данной работе мы используем термины “тропический” и “внетропический” исключительно в географическом, а не в экологическом или климатическом смысле, как синонимы низких (менее 30°) и высоких широт. Предполагалось, что соотношение “тропического” и “внетропического” разнообразия может служить мерой широтного градиента.

Для оценки альфа-разнообразия использовался показатель D , рассчитываемый на основе данных о таксономическом богатстве коллекций. Он рассчитывался для каждого рода и представляет собой среднее число родов в коллекциях, в которых встречен данный род. Это своеобразный показатель приспособленности рода к жизни в более или менее сложном биотическом окружении. Роды с низкими значениями D встречаются преимущественно в “бедных” коллекциях, содержащих небольшое число родов; роды с высокими значениями D встречаются в основном в “богатых” коллекциях. Правомочность использования размера коллекций из ПБД в качестве грубой меры альфа-разнообразия в больших выборках подробно обоснована ранее (Markov, 2009). При вычислении D использовались исходные полные родовые списки для каждой коллекции ПБД, а не “усеченные” списки, включающие только роды, данные о которых есть также и в СБД.

Реконструкции глобальных климатических изменений в фанерозое представлены в ряде работ (Veizer et al., 1999; Fischer, 1984; Scotese, 2002; Benton, Harper, 2009). Несмотря на использование различных методов при реконструкциях и различия в деталях, общепризнанным является существование длиннопериодических климатических колебаний, выражающихся в чередовании холодных и теплых эпох (криозер и термозер, “ледникового” и “парникового” режимов). В кембрии климат был холодным, в ордовике-девоне теплым, далее последовали холодные климаты карбона и перми, сменившиеся теплым мезозоем; в неогене вновь наступила холодная эпоха (Fischer, 1984; Benton, Harper, 2009, фиг. 4.26) (рис. 1).

На температурной кривой, реконструированной Скотизом (Scotese, 2002; Benton, Harper, 2009, фиг. 4.23), увеличение температуры в течение пермского периода было более резким, с температурным максимумом в конце перми и теплой эпохой, продолжавшейся от поздней перми до конца палеогена, с относительно небольшим похолоданием на рубеже юры и мела. В данной работе чередование холодных и теплых эпох сопоставляется с изменениями в пространственном распределении биоразнообразия.

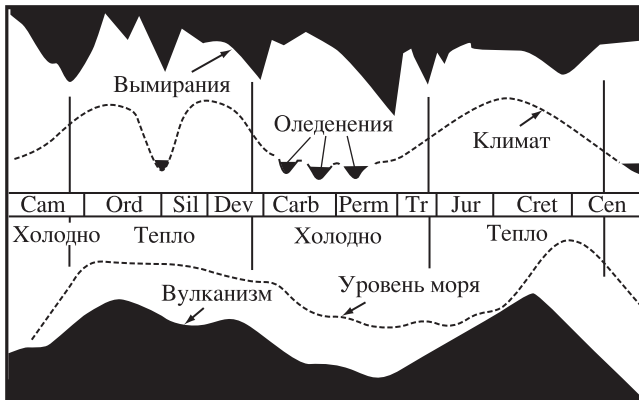


Рис. 1. Общая качественная схема глобальных изменений климата, уровня моря, вулканизма и скорости вымирания морских животных в течение фанерозоя. Для рис. 1, 2, 5: Cam – кембрий, Ord – ордовик, Sil – силур, Dev – девон, Carb – карбон, Perm – пермь, Tr – триас, Jur – юра, Cret – мел, Cen – кайнозой, Pg – палеоген, Ng – неоген (по: Benton, Harper, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика широтного распределения разнообразия морской фауны в течение фанерозоя представлена на рис. 2. Характер пространственно-временного распространения морских родов свидетельствует о **существовании широтно-го градиента в течение всего фанерозоя**. Это проявляется в наличии в каждый момент времени одной палеоширотной зоны с максимальным разнообразием и в постепенном убывании разнообразия по мере удаления от этой зоны на юг и на север. Это убывание обычно монотонно, хотя иногда имеются локальные вторичные максимумы (наиболее четкий вторичный максимум на-

блюдается в средних широтах южного полушария в кайнозое).

Рисунок 2 демонстрирует **смещение областей максимального разнообразия с юга на север в течение фанерозоя**. Насколько можно судить по имеющимся данным, это смещение, по-видимому, происходило не постепенно, а скачкообразно, в пять этапов. Первый этап – кембрийский. Максимум разнообразия приходится на южную часть экваториальной зоны (0–15° ю.ш.). Второй этап – с ордовика по начало карбона, во время которого максимальное разнообразие сдвигается немного южнее, оставаясь в пределах тропического пояса (15–30° ю.ш.). В течение третьего этапа – карбона и перми – области максимального разнообразия вновь сместились на север, туда, где они были в кембрии, т.е. в южную часть приэкваториального пояса (0–15° ю.ш.). В течение четвертого этапа (триас – начало юры) происходило относительно быстрое смещение максимального разнообразия морской биоты в северном направлении, вплоть до субтропических широт северного полушария (30–45° с.ш.). В течение пятого этапа, захватывающего большую часть мезозоя и кайнозоя, области максимального разнообразия продолжали оставаться между 30 и 45° с.ш.

Таким образом, широтные перемещения области максимального разнообразия морской биоты в течение фанерозоя не были хаотичными; преобладало медленное поэтапное смещение в северном направлении. Вероятно, это свидетельствует о наличии закономерностей пространственного распределения биоразнообразия, общих для разных групп морской фауны (или, по крайней мере,

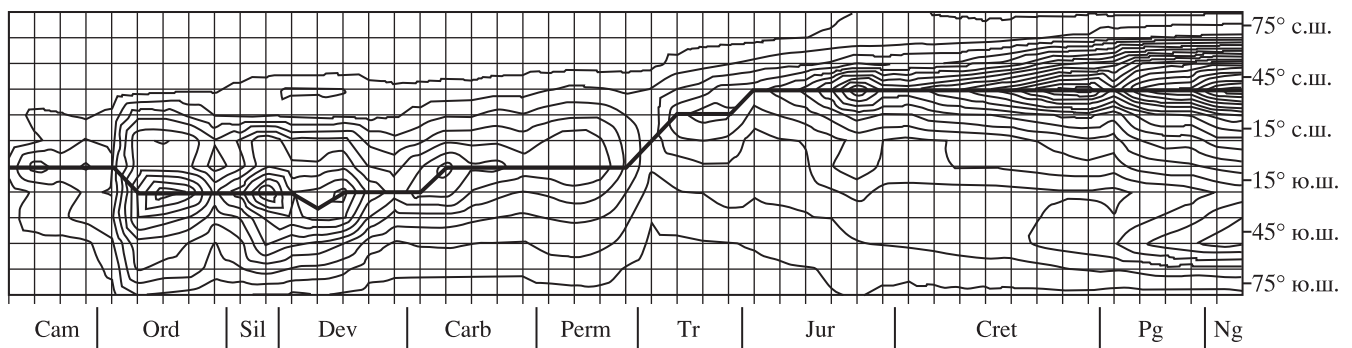


Рис. 2. Широтное распределение разнообразия фанерозойской морской фауны. Начало временной оси соответствует середине первого временного интервала (536 млн. лет назад), конец – середине последнего (7.16 млн. лет назад). Число родов вычислялось для каждого временного интервала длительностью около 11 млн. лет в каждой из 12 палеоширотных зон шириной в 15° (см. “Материал и методика”), что соответствует точкам пересечения линий сетки. Горизонталь соединяют области с одинаковым родовым разнообразием; расстояние между соседними горизонталями – 100 родов (самая внешняя горизонталь соответствуют уровню разнообразия 100 родов, следующая за ней – 200 родов и т.д.). Толстой линией показано положение области максимального биоразнообразия.

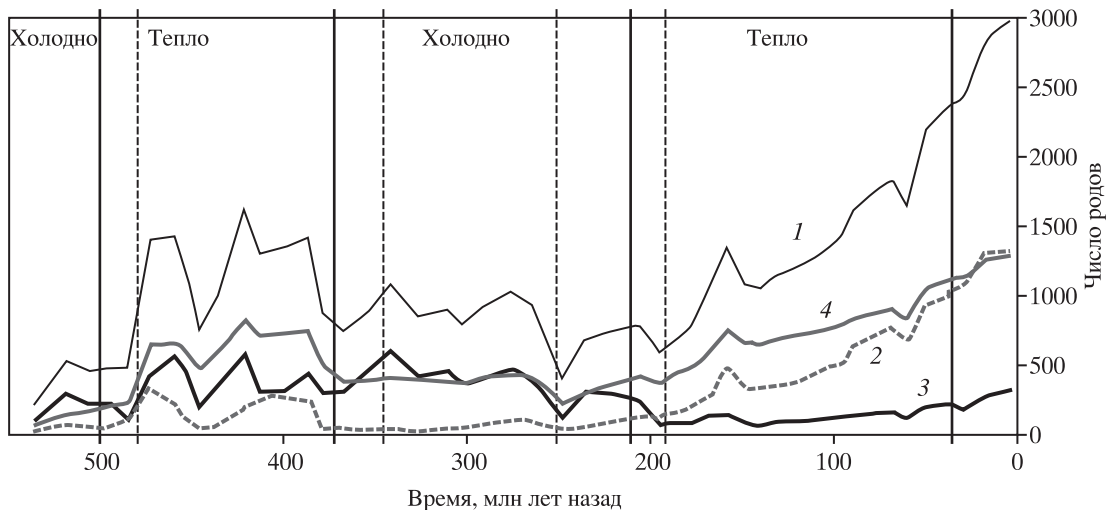


Рис. 3. Динамика разнообразия “тропических”, “внетропических” и “полизональных” родов в морской биоте фанерозоя. Для рис. 3, 4, 7: сплошными вертикальными линиями показаны приблизительные границы холодных и теплых периодов по Фишеру (Fischer 1982, 1984), пунктирными – приблизительные границы между этапами смещения области максимального разнообразия в соответствии с рис. 2 (дополнительные пояснения см. в тексте). 1 – вся биота, 2 – внетропические роды, 3 – тропические, 4 – полизональные.

для доминирующих групп). Если бы географическое распределение каждого таксона зависело в основном от его индивидуальных биологических свойств (адаптивного потенциала), то следовало бы ожидать более равномерного распределения биоразнообразия по широтам и отсутствия четкой картины смещения областей максимального разнообразия.

На рис. 3 показано соотношение “тропических”, “внетропических” и “полизональных” родов на протяжении фанерозоя. Отчетливо видно возрастание разнообразия внетропических и полизональных элементов в ордовике и нижнем девоне, снижение их доли в верхнем девоне – триасе, и вновь резкое увеличение разнообразия в течение мезозоя и кайнозоя. Разнообразие тропических элементов заметно снизилось на рубеже перми и триаса и особенно сильно – на рубеже триаса и юры, небольшое возрастание разнообразия эндемиков тропической зоны наметилось лишь в неогене.

Среднее альфа-разнообразие морских палеосообществ, измеренное напрямую в немногочисленных исключительно хорошо сохранившихся сообществах (Vambach, 1977), или опосредованно, при помощи показателя D на основе массовых палеонтологических данных (Markov, 2009), в течение фанерозоя демонстрирует ступенчатый рост, что хорошо видно на рис. 4, А. Тот же рисунок показывает, что в холодные периоды альфа-разнообразие обычно было выше в тропиках,

чем за их пределами; в теплые периоды наблюдалась обратная картина: внетропическое альфа-разнообразие превосходило таковое в тропиках. В частности, тропическое альфа-разнообразие было значительно выше внетропического в карбоне-перми (холодная эпоха) и значительно ниже последнего – в мелу (теплая эпоха). Аналогичная, хотя и гораздо менее четкая картина получается при использовании среднего размера коллекции (а не показателя D) в качестве меры альфа-разнообразия: тропические коллекции обычно оказываются в среднем богаче внетропических в холодные эпохи и беднее – в теплые (рис. 4, Б).

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Широтный сдвиг областей максимального разнообразия – наиболее четкий из выявленных в данной работе трендов. Этому явлению можно предложить два не взаимоисключающих объяснения. Первое из них предполагает, что наблюдаемый сдвиг является артефактом неравномерной представленности данных по различным регионам. Действительно, в используемой нами комбинированной базе данных большая часть информации (68.4% находжений) происходит из США и Западной Европы – главных исторических центров палеонтологических исследований. Траектория широтного смещения материковых плит, соответствующих этим регионам (палеоконтиненты Лаврентия и Балтика), прак-

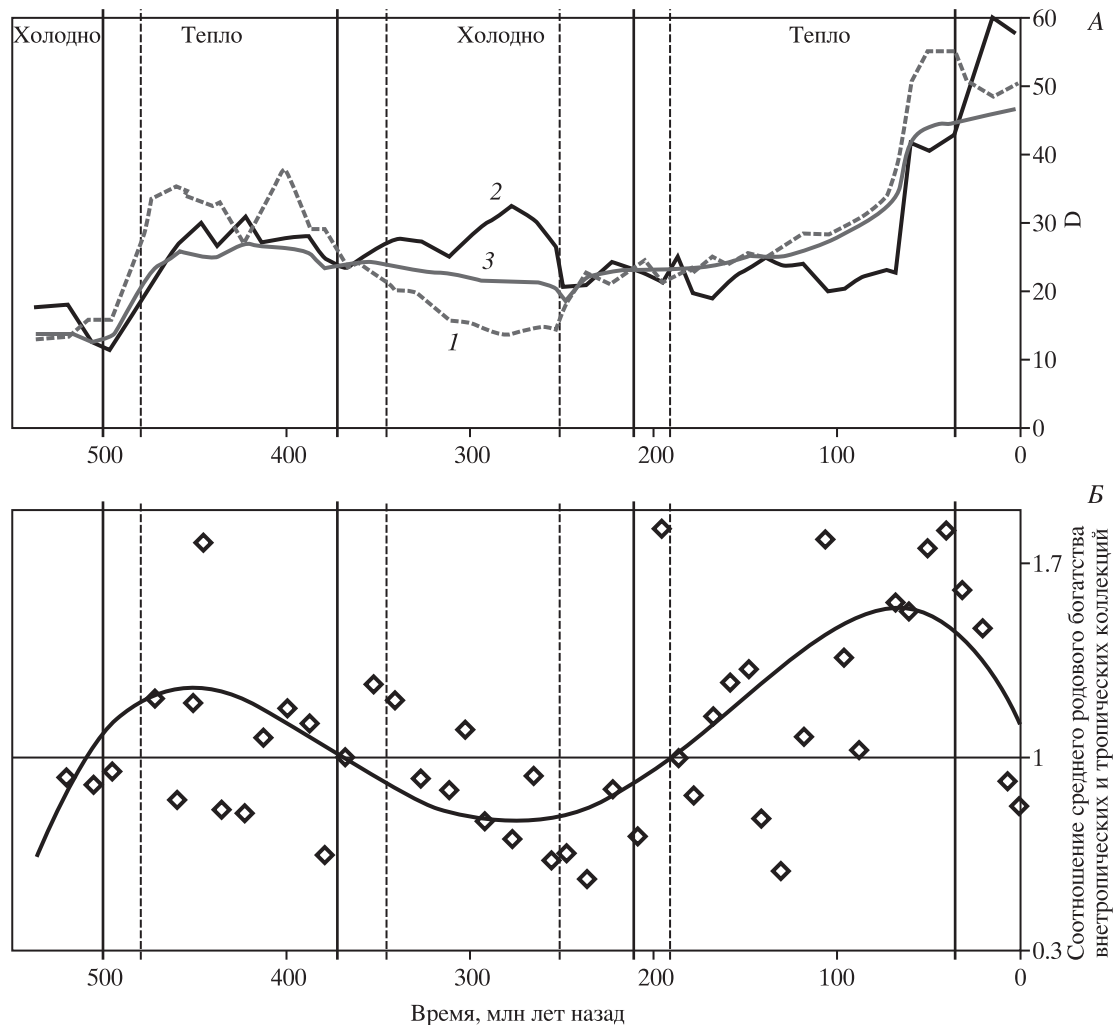


Рис. 4. Оценки альфа-разнообразия тропических и внетропических сообществ. *A* – динамика индекса D , отражающего приуроченность рода к богатым или бедным комплексам ископаемых (см. “Материал и методика”); показаны средние значения D для разных групп родов в каждом временном интервале; 1 – внетропические роды, 2 – тропические, 3 – полизональные; *B* – отношение среднего числа родов во внетропических коллекциях к среднему числу родов в тропических коллекциях. Полиномиальный тренд ($y = 0.000000004x^4 - 0.0000004x^3 + 0.0001x^2 - 0.0113x + 0.9996$; $R^2 = 0.3529$) приведен только для наглядности. Прочие обозначения, как на рис. 3.

тически совпадает с траекторией смещения области максимального разнообразия морской фауны в течение фанерозоя (Scotese, 2002). Поэтому возможно, что наблюдаемый дрейф областей максимального разнообразия является мнимым и отражает не биотические события, а дрейф наиболее изученных в палеонтологическом отношении областей. Другое объяснение базируется на признании реальности данного явления. Оно предполагает связь пространственного распределения биоразнообразия с распределением площади континентального шельфа (подавляющее большинство палеонтологических данных по морским организмам относится к фауне шельфа), а также с климатическими циклами.

Мы проверили, насколько влияют данные по США и Западной Европе на общую картину распределения ископаемого разнообразия. Для этого были исключены из общего массива данных все находения из США и Западной Европы (224 458 находений из 328 051, то есть 68.4%). В результате область максимального разнообразия в палеозое стала несколько более размытой, а в юре – кайнозое она оказалась не между 30 и 45° с.ш., а между 15 и 30° с.ш., однако в целом даже после столь безжалостной операции картина не изменилась. Отсюда следует, что регистрируемый сдвиг областей максимального разнообразия не является следствием перемещения районов с наиболее тщательно изученной фауной.

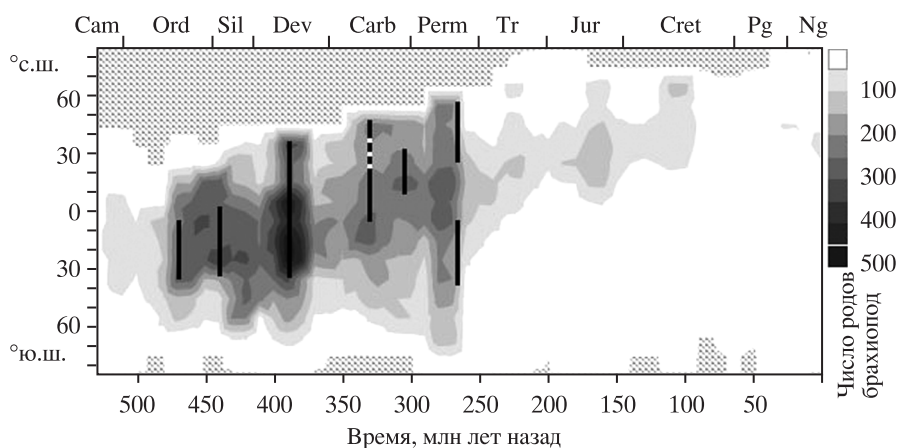


Рис. 5. Широтное распределение разнообразия брахиопод в фанерозое (по: Powell, 2009): оттенки серого соответствуют числу родов; чем темнее оттенок, тем больше родов. Черные отрезки показывают области максимального разнообразия мшанок для отдельных выбранных временных интервалов (по Горюновой и др., 2004).

Помимо этого, реальность широтного сдвига области максимального разнообразия может быть подтверждена совпадением результатов анализа по полным данным ископаемого разнообразия для различных таксонов с неполными данными из ПБД. Такими проверочными группами были брахиоподы, данные по которым представлены Пауэллом (Powell, 2009), и палеозойские мшанки. Подробные данные по динамике регионального разнообразия родов палеозойских мшанок даны в работе Р.В. Горюновой с соавторами (2004).

Области максимального разнообразия мшанок и брахиопод в палеозое в основном совпадают (рис. 5). В течение ордовика и силура максимальное разнообразие локализовано в тропиках южного полушария, в девоне область с богатыми фаунами расширяется к северу и занимает тропики северного полушария. В раннем карбоне область повышенного разнообразия для обоих таксонов располагалась вблизи экватора с дополнительной областью высокого разнообразия в умеренном поясе северного полушария. У мшанок высокое разнообразие в северной умеренной области обеспечено высокими темпами формообразования в палеобассейнах Центральной Азии. Только в середине и конце перми области максимального разнообразия в двух группах разъединяются. Как и у некоторых других палеозойских групп (Устрицкий и др., 1981; Устрицкий, 1993; Астафьева, 1991; Астафьева, Астафьева-Урбайтис, 1992), у мшанок четко выражено биполярное распределение разнообразия. Но пермские брахиоподы в целом остаются тропической группой. Таким образом, репрезентативные данные по мшанкам и брахиоподам свидетельствуют о высоком сходстве динамики широтного положения областей

максимального разнообразия для обеих групп. В целом они демонстрируют положение максимума в тропиках южного полушария в раннем палеозое и смещение его к северу в карбоне-перми. Расширение областей с высоким разнообразием в девоне и раннем карбоне, по-видимому, требует более детального анализа, который не входит в задачи данного исследования.

Теперь сравним положение областей максимального разнообразия брахиопод, мшанок и всей морской биоты в целом (рис. 6). Три линии на рисунке – для брахиопод, мшанок и всей биоты – отражают географическое смещение пиков разнообразия. Их динамика, отличаясь в деталях, тем не менее демонстрирует сходные тренды. Повторим, что это сходство свидетельствует в пользу реальности смещения разнообразия из южных широт в северные.

В современных океанах максимальное разнообразие брахиопод действительно наблюдается в умеренных широтах северного полушария. Однако для всей морской биоты в целом палеонтологические данные тоже “предсказывают” максимум разнообразия в средних широтах северного полушария, хотя в действительности, как известно, максимальное разнообразие морской фауны в наши дни наблюдается в тропиках. Это расхождение, вероятно, связано с тем, что палеонтологические данные отражают только часть биоразнообразия мирового океана. Во-первых, в палеонтологической летописи лучше всего представлено биоразнообразие эпиконтинентальных морей – обширных мелководных бассейнов, существовавших на материковых платформах в течение большей части фанерозоя. На современной

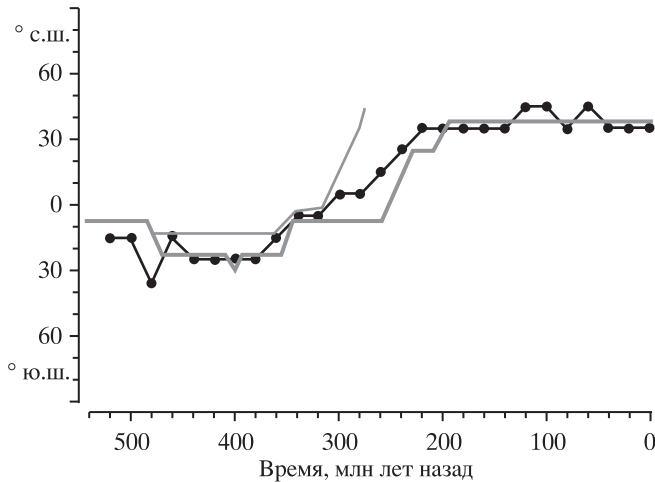


Рис. 6. Палеоширотное положение областей максимального разнообразия: темно-серая линия – для всей морской фауны (см. рис. 1), черная линия с кружками – для брахиопод (Powell, 2009), светло-серая линия – для палеозойских мшанок (Горюнова и др., 2004)

карте мира эпиконтинентальные морские бассейны практически отсутствуют из-за низкого уровня моря, обусловленного позднекайнозойскими оледенениями. Во-вторых, можно предположить лучшую (в среднем) сохраняемость ископаемых преимущественно терригенных отложениях умеренных широт по сравнению с преимущественно карбонатными отложениями тропиков; как известно, общее преобладание карбонатных отложений в палеозое сменилось преобладанием терригенных отложений в мезозое и кайнозое (Peters, 2008). В-третьих, зафиксированное кайнозойское положение максимального разнообразия в умеренных водах может отражать и реальные закономерности пространственного распределения какой-то части морской фауны. Например, глубоководный мейобентос (бентосные животные с размерами от 0.03 до 3–4 мм) в современном мировом океане наиболее разнообразен в широтном поясе 30–50° с.ш.; его обилие зависит от продуктивности вод конкретного района (Мокиевский, 2009). Необходимо подчеркнуть, что несовпадение положений максимального разнообразия по кайнозойской палеонтологической летописи и в современном мире требует специального исследования. Это явление может выявить важные черты селективности палеонтологической летописи.

2. Динамика палеоширотного градиента био-разнообразия в фанерозое. Широтный градиент традиционно понимается как уменьшение разнообразия от тропиков к полюсам. Многие авторы предполагают наличие связи между высоким разнообразием фауны в тропиках и высокими (опти-

мальными для большинства организмов?) температурами (Pianka, 1966), хотя конкретная природа этой связи остается дискуссионной (Wright et al., 1993; Willig et al., 2003; Valentine et al., 2008). Такое понимание широтного градиента позволяет в качестве его грубой количественной оценки использовать отношение показателей разнообразия в высоких и низких широтах, произвольно выбрав в качестве разграничительных линий параллели 30° ю.ш. и с.ш. (см. “Материал и методика”). Рисунок 3 демонстрирует уменьшение относительного разнообразия “тропических” элементов по сравнению с “внетропическими” и “полюзональными” во время теплых эпох и увеличение в холодные эпохи. Наиболее явную связь с теплыми и холодными эпохами проявляет показатель D , отражающий альфа-разнообразие палеосообществ (рис. 4). В холодные эпохи альфа-разнообразие “внетропических” сообществ снижалось по сравнению с “тропическими” сообществами, в теплые – росло. Это указывает на возможную связь между климатическими циклами и широтным градиентом: в холодные эпохи разнообразие внетропических элементов снижается, и, как следствие, разнообразие концентрируется преимущественно в тропиках. В теплые эпохи наблюдается рост разнообразия внетропических фаун.

Однако если учесть сдвиг области максимального разнообразия из южного полушария в северное и выход ее в умеренные воды северного полушария в мезо-кайнозойское время, связь динамики широтного градиента с климатом перестает быть очевидной. Из-за смещения областей максимального разнообразия широтный градиент теряет симметрию. Поэтому простое соотношение высоко- и низкоширотного разнообразия не может полноценно характеризовать широтный градиент. Точнее, такой подход правомерен только в те эпохи, когда распределение фауны было более или менее симметричным относительно экватора, т.е. когда максимум разнообразия находился в приэкваториальной зоне. Это условие выполнялось в кембрии, карбоне и перми, т.е. в холодные эпохи, но нарушалось в теплые. Однако чтобы выявить связь изменения широтного градиента с климатическими циклами, нужно получить количественные оценки широтного градиента не только для холодных, но и для теплых эпох. Это можно сделать для первой (раннепалеозойской) теплой эпохи, используя данные только по южному полушарию. В теплую эпоху в раннем палеозое, в ордовике и девоне, область максимального разнообразия в южном полушарии все же ограничивалась тропическим поясом, так же, как и в последующую холодную эпоху. Показатели тро-

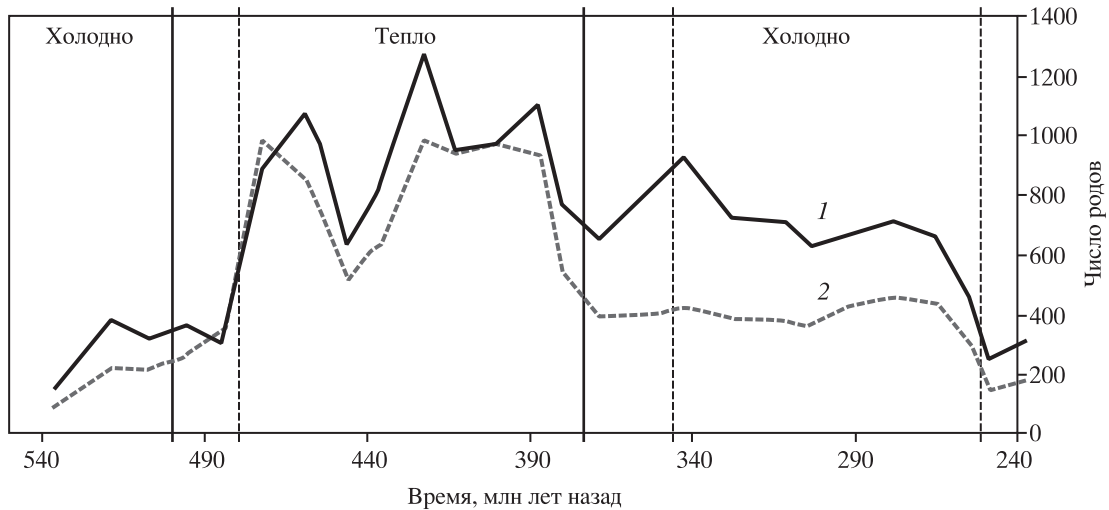


Рис. 7. Динамика родового разнообразия морских организмов в южном полушарии в палеозое. 1 – тропические роды, 2 – внетропические. “Тропическими” считались роды, встреченные между палеоэкватором и 30° южной палеошироты; “внетропическими” – южнее 30° южной палеошироты, независимо от их наличия или отсутствия в других широтных зонах.

пического и внетропического разнообразия для южного полушария демонстрирует рис. 7. В холодную позднепалеозойскую эпоху внетропическое разнообразие южного полушария было явно сниженным по сравнению с раннепалеозойской теплой эпохой. По-видимому, это означает, что, несмотря на маскирующий эффект смещения центров разнообразия с юга на север, можно все же предполагать зависимость широтного градиента от климатических циклов. В теплые эпохи широтный градиент (понимаемый как степень различия между разнообразием в низких и высоких широтах) сглаживается, а в холодные становится резче. Характерное для теплых эпох сглаживание температурного широтного градиента и общее “улучшение” климатических условий в средних широтах (Benton, Harper, 2009), вероятно, могло способствовать формированию центров разнообразия морской фауны вдали от экватора (Мейен, 1984, 1987; Jablonski et al., 2006). В холодные эпохи эти центры сосредотачивались вблизи экватора, поскольку климатические условия в средних широтах становились менее благоприятными. В каком из полушарий – северном или южном – будут формироваться центры разнообразия в теплую эпоху, вероятно, зависело прежде всего от распределения площади континентального шельфа (см. ниже).

Иные количественные оценки широтного градиента, основанные на анализе распределения разнообразия брахиопод, приведены в работе Пауэлла (Powell, 2009). Он оценивал отдельно южные и северные “склоны” широтного градиента по углу наклона линии регрессии, построен-

ной по точкам, соответствующим разнообразию брахиопод, от широтной зоны с максимальным разнообразием до полюса. Данная методика предполагает вполне ожидаемый результат: чем выше фаунистическое разнообразие в области максимального разнообразия, тем круче наклон аппроксимированной линии. Между разнообразием в зоне максимального развития фауны и общим родовым разнообразием биоты в данном временном интервале имеется сильная положительная корреляция (по нашим данным $r = 0.973$). В каждом временном интервале число родов, присутствующих в широтном поясе (шириной 15°) с максимальным разнообразием, составляет около 70% от общего числа родов, известных из данного интервала. При этом во все времена разнообразие ископаемой морской фауны снижалось до крайне низких значений вблизи полюсов. Поэтому вывод, полученный Пауэллом, вполне ожидаем: широтный градиент (понимаемый как **темп снижения разнообразия от наиболее фаунистически богатой зоны к полюсам**) становится круче в периоды высокого разнообразия морской фауны и сглаживается, когда разнообразие низкое.

Если учесть, что общее разнообразие морской фауны в докайнозойское время имело тенденцию снижаться в холодные эпохи и расти в теплые (рис. 2), заключение Пауэлла представляется отчасти противоречащим тому, что говорилось выше о сглаживании широтного градиента в теплые эпохи. В действительности это противоречие отражает лишь трудность оценки широтного градиента при несимметричном распределении фау-

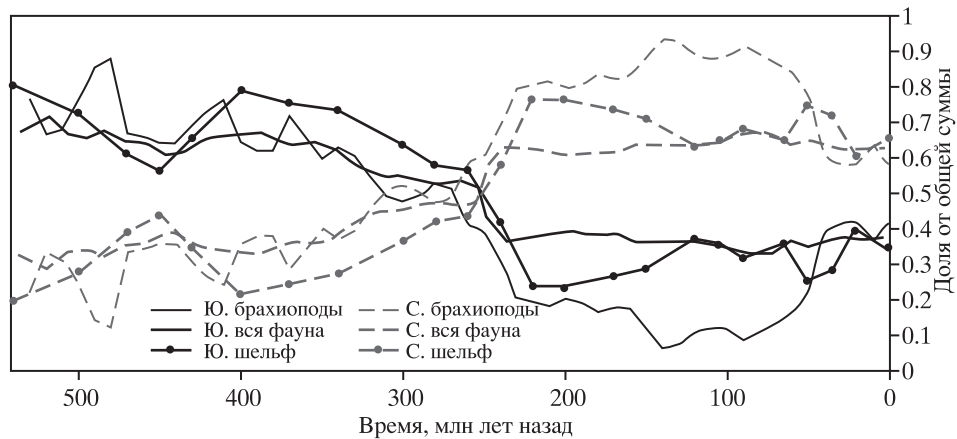


Рис. 8. Соотношение площади континентального шельфа в южном (сплошная линия с маркерами) и северном (пунктирная линия с маркерами) полушариях, сопоставленное с соотношением родового разнообразия брахиопод (тонкие линии) и всей морской фауны (толстые линии). Данные по площади шельфа и брахиоподам – из статьи Пауэлла (Powell, 2009), с любезного разрешения автора

ны относительно экватора и разнообразие возможных подходов к оценке широтного градиента. Если оценивать широтный градиент по соотношению разнообразия в низких и высоких широтах, получим, что широтный градиент усиливается в холодные эпохи и сглаживается в теплые. Если оценивать широтный градиент по скорости снижения разнообразия от зоны максимального развития фауны (а не от экватора) к полюсам, получим, наоборот, сглаживание широтного градиента в холодные эпохи и его усиление в теплые. Разные оценки, очевидно, отражают разные стороны общей картины широтного распределения биоразнообразия. Оценка “по Пауэллу” позволяет проследить динамику степени неравномерности этого распределения; оценки, используемые в данной работе, позволяют проследить изменения в соотношении разнообразия низких и высоких широт и выявить влияние климатического фактора.

Таким образом, палеонтологическая летопись регистрирует увеличение общего разнообразия и разнообразия сообществ внетропической морской фауны в теплые эпохи и ее обеднение в холодные эпохи. Динамика показателей тропического и внетропического разнообразия отражает и климатические циклы, и широтный сдвиг биотического максимума. Различные методы оценки широтного градиента могут давать разные результаты, так как отражают различные аспекты географического распределения биоразнообразия.

3. Причины смещения зоны максимального разнообразия из южного полушария в северное. Дрейф области максимального разнообразия

связан в первую очередь со смещением крупнейших участков континентального шельфа из южного полушария в северное (рис. 8) (Устрицкий, 1993; Powell, 2009). В течение нижнего палеозоя, от кембрия до середины девона, площадь шельфа была больше в южном полушарии. С начала карбона площадь шельфа северного полушария уже существенно превышает таковую в южном полушарии. В пермском периоде и мезозое это различие стало еще более резким. Область максимального разнообразия довольно точно следовала за широтным положением палеоконтинентов Лаврентии (которая приблизительно соответствует современной Северной Америке) и Балтики (которая включает большую часть современной Восточной Европы). Если сам континентальный шельф двигался относительно равномерно с юга на север, то дрейф областей максимального разнообразия происходил с чередованием быстрых и медленных перемещений. Изложенные в настоящей статье данные не позволяют исключить возможность влияния также и других факторов, а именно климатического и исторического, которые и обеспечили неравномерность перемещения областей максимального разнообразия.

Предшествующая история фаун может влиять на географическое положение, состав и разнообразие фаун областей и провинций в силу инертности любой крупной биогеографической системы. Это суть исторического подхода к анализу географического распределения фаун. В кембрии диверсификация скелетных фаун началась в тропическом поясе южного полушария, в палеобассейнах Сибирской платформы, Алтае-Саянского складчатого пояса, затем Северной Америки

и Австралии (Дебрени и др., 1989; Brock et al., 2000). Менее разнообразные фауны во второй половине нижнего кембрия появились в северном полушарии – в Австралии, Южном Китае. Вполне вероятно, что бурное развитие фаун именно в южном полушарии было связано с большой площадью южного шельфа в кембрии, так как в это время различие по площади шельфа на севере и юге было весьма значительным (Powell, 2009). Интересно, что докембрийская фауна была широко развита в обоих полушариях и не только в тропическом поясе, но и в умеренных и холодных водах: в палеобассейнах Намибии, северной Канады, северо-запада России, Австралии, южного Китая, причем разнообразие в высоких широтах было выше, чем в тропиках (Waggoner, 1999). Но во время последовавшей холодной кембрийской эпохи развитие скелетных фаун было все же максимальным в тропическом поясе.

То, что южные фауны в кембрии были более развиты, чем северные, могло стать одной из причин того, что ордовикская биота “унаследовала” этот сдвиг. Географическая “инерция” в развитии региональных фаун может быть связана с тем обстоятельством, что рост разнообразия часто подстегивается положительными обратными связями, возникающими благодаря коэволюционным процессам, что проявляется в “согласованной диверсификации” (co-cladogenesis) и “создании ниш” (niche construction) (Odling-Smee et al., 2003; Emerson, Kolm, 2005; Erwin, 2005). Особенно важную роль эти эффекты играли, вероятно, в ходе ордовикской радиации, когда рост разнообразия и численности бентосных прикрепленных скелетных организмов (в первую очередь иглокожих) постепенно приводил к созданию нового типа донных местообитаний – участков твердого дна, сложенного в основном скелетными остатками иглокожих, что стимулировало диверсификацию многих групп морских животных (Rozhnov, 2002; Erwin, 2005). Поэтому диверсификация в ордовике должна была идти активнее всего как раз там, где уже существовало высокое разнообразие скелетных донных животных. Тем самым могла обеспечиваться стабильность географического положения основных центров разнообразия морской фауны.

Теплый климат в силуре – девоне позволил многим таксонам распространиться в умеренные воды, преимущественно в южном полушарии, где площадь шельфа в средних широтах была в это время намного больше, чем в северном (Scotese, 2002; Powell, 2009). Похолодание в позднем девоне привело к резкому снижению разнообра-

зия в среднеширотных палеобассейнах (рис. 2), и области с максимальным разнообразием сместились на север, ближе к экватору. Последующая холодная эпоха карбона и перми, по-видимому, способствовала преимущественному развитию фауны в приэкваториальной зоне. Однако с началом мезозойского теплого климатического цикла максимум разнообразия постепенно смещается в северное полушарие, причем это происходит параллельно с перемещением крупнейших участков материкового шельфа в том же направлении.

Таким образом, широтное распределение материкового шельфа было главным фактором, определяющим асимметрию распределения биоразнообразия в теплые эпохи; климатические циклы влияли на сужение или расширение областей с богатыми фаунами, а похолодания могли служить механизмом, способствовавшим быстрому переходу максимума фаунистического разнообразия из одного полушария в другое. При этом необходимо отметить, что границы высокоранговых биохорий оставались связанными с климатическими поясами, как это следует из анализа развития Бореальной области в позднем палеозое (Устрицкий, 1993). Менялось главным образом соотношение таксономического разнообразия в тропических и умеренных областях.

ВЫВОДЫ

1. Широтный градиент биоразнообразия был хорошо выражен в морской биоте на всем протяжении фанерозойского эона. Он проявлялся в наличии в каждый момент времени одной палеоширотной зоны с максимальным разнообразием, а также в постепенном и, как правило, монотонном снижении разнообразия по мере удаления от этой зоны на север и на юг.

2. Области с максимальным разнообразием эпиконтинентальных морей не обязательно связаны с тропиками. В течение фанерозоя области с наибольшим развитием мелководных морских фаун постепенно переместились из южных тропических широт в средние широты северного полушария.

3. Области максимального развития фаун обычно располагались в зонах с наибольшей площадью континентального шельфа. Тектонические процессы, вызвавшие смещение крупнейших участков шельфа с юга на север в течение фанерозоя были главной причиной сдвига областей наибольшего разнообразия морских фаун в том же направлении.

4. В холодные эпохи области с богатыми фаунами обычно концентрируются в приэкваториальной зоне, а в теплые эпохи преобладающее развитие фаун наблюдается в субтропических или умеренных широтах того полушария, где в это время имеются наибольшие площади шельфа.

5. Палеоширотный градиент разнообразия зависит от общего разнообразия биоты в тот или иной отрезок времени: при высоком разнообразии градиент более резкий. В теплые эпохи широтный градиент альфа-разнообразия оказывается относительно меньшим, а в холодные эпохи он увеличивается.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М.*, 1991. Биполярность в распределении иноцерамоподобных двустворчатых моллюсков в пермских акваториях // Палеонтол. журн. № 3. С. 28–34.
- Астафьева М.М., Астафьева-Урбайтис К.А.*, 1992. О пермской палеогеографии и внетропических двустворчатых моллюсках // Палеонтол. журн. № 2. С. 46–56.
- Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б.*, 2004. Эволюция и биогеография палеозойских мшанок. М.: Геос. 182 с.
- Дебрени Ф., Журавлев А.Ю., Розанов А.Ю.*, 1989. Правильные археоциаты. М.: Наука. 195 с.
- Мейен С.В.*, 1984. Сравнение темпов и форм эволюции высших растений в экваториальных и внеэкваториальных биотах геологического прошлого // Макроэволюция / Под ред. Яншина А.Л. М.: Наука. С. 157–158.
- Мейен С.В.*, 1987. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 3. С. 291–309.
- Мокиевский В.О.*, 2009. Экология морского мейобентоса. М.: Т-во науч.изд. КМК. 285 с.
- Риклефс Р.*, 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Устрицкий В.И.*, 1993. Бореальная биогеографическая область в палеозое // Стратиграфия и геол. корреляция. Т. 1. № 2. С. 67–77.
- Устрицкий В.И., Черняк Г.Е., Мейен С.В.*, 1981. Палеобиогеография карбона и перми и проблема перемещения материков // Тр. 31-й сессии Палеонтол. о-ва. С. 82–90.
- Alroy J., Marshall C.R., Bambach R.K. et al.*, 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification // Proceedings of National Academy of Sciences USA. V. 98. P. 6261–6266.
- Alroy J., Aberhan M., Bottjer D.J. et al.*, 2008. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates // Science. V. 321. № 5885. P. 97–100.
- Anderson J.M., Anderson H.M., Archangelsky S. et al.*, 1999. Patterns of Gondwana plant colonization and diversification // J. African Earth Sciences. V. 28. P. 145–167.
- Bambach R.K.*, 1977. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic // Paleobiology. V. 3. P. 152–167.
- Benton M.J., Harper D.A.T.*, 2009. Introduction to paleobiology and the fossil record. Chichester: Wiley-Blackwell. 605 p.
- Brock G.A., Engelbretsen M.G., Jago J.B., Kruse P.D., Laurie J.R., Shergold J.H., Shi G.R., Sorauf J.E.*, 2000. Paleobiogeographic affinities of Australian faunas // Mem. Assoc. Australas Paleontol. V. 23. 61 p.
- Cecca F., Vrielynck B., Lavoyer T., Gaget H.*, 2005. Changes in the ammonite taxonomical diversity gradient during the late Jurassic–early Cretaceous // J. Biogeography. V. 32. P. 535–547.
- Crame J.A.*, 2001. Taxonomic diversity gradients through geological time // Diversity and Distributions. V. 7. P. 175–189.
- Crame J.A.*, 2002. Evolution of taxonomic diversity gradients in the marine realm: a comparison of Late Jurassic and Recent bivalve faunas // Paleobiology. V. 28. P. 184–207.
- Crame J. A., Rosen B. R.*, 2002. Cenozoic palaeogeography and the rise of modern biodiversity patterns // Palaeobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations / Eds Crame J.A., Owen A.W. Geological Society Spec. Pub. V. 194. P. 153–268.
- Emerson B.C., Kolm N.*, 2005. Species diversity can drive speciation // Nature. V. 434. P. 1015–1017.
- Erwin D.H.*, 2005. Macroevolution: seeds of diversity // Science. V. 308. P. 1752–1753.
- Fischer A. G.*, 1982. Long-Term Climatic Oscillations Recorded in Stratigraphy // Climate in Earth History. Washington: National Acad. Press. P. 97–104.
- Fischer A. G.*, 1984. The two Phanerozoic supercycles // Catastrophes and Earth history – The new uniformitarianism / Eds Berggren W.A., Couvring J.A. Princeton : Princeton Univ. Press. P. 129–150.
- Gaston K. J., Blackburn T.M.*, 2000. Pattern and Process in Macroecology. Oxford: Blackwell Science. 377 p.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al.*, 2004. A Geological Time Scale. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 610 p.
- Gray J.S.*, 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf // J. Experimental Marine Biology and Ecology. V. 250. P. 23–49.

- Hillebrand H., 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient // *Amer. Naturalist*. V. 163. P. 192–211.
- Jablonski D., Roy K., Valentine J. W., 2006. Out of tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient // *Science*. V. 314. P. 102–106.
- Lieberman B.S., 2000. Paleobiogeography: Using Fossils to Study Global Change, Plate Tectonics, and Evolution. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. 208 p.
- Markov A.V., 2009. Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // *Paleobiology*. V. 35. № 2. P. 231–250.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W., 2003. Niche construction: The neglected process in evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. 468 p.
- Peters S.E., 2008. Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record // *Nature*. V. 454. P. 626–629.
- Pianka E. R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts // *Amer. Naturalist*. V. 100. P. 33–46.
- Powel M.G., 2007. Latitudinal diversity gradients for brachiopod genera during late Palaeozoic time: links between climate, biogeography and evolutionary rates // *Global Ecology and Biogeography*. V. 16. P. 519–528.
- Powell M.G., 2009. The Latitudinal Diversity Gradient of Brachiopods over the Past 530 Million Years // *J. Geol.* V. 117. № 6. P. 585–594.
- Raup D.M., Jablonski D., 1993. Geography of end-Cretaceous marine bivalve extinctions // *Science*. V. 260. P. 971–973.
- Rozhnov S.V., 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. J.* V. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Scotese C.R., 2002. <http://www.scotese.com>, (PALEOMAP website).
- Sohl N.F., 1987. Cretaceous gastropods: contrasts between Tethys and the temperate provinces // *J. Paleontology*. V. 61. P. 1085–1111.
- Valentine J.W., Jablonski D., Krug A. Z., Roy K., 2008. Incumbency, diversity, and latitudinal gradients // *Paleobiology*. V. 34. P. 169–178.
- Veizer J., Ala D., Azmy K. et al., 1999. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ evolution of Phanerozoic seawater // *Chemical Geol.* V. 161. P. 59–88.
- Waggoner B.M., 1999. Biogeographic analyses of the Ediacara biota: a conflict with paleotectonic reconstructions // *Paleobiology*. V. 25. P. 440–458.
- Willig M.R., Kaufman D.M., Stevens R.D., 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis // *Ann. Review of Ecology and Evolution*. V. 34. P. 273–309.
- Wright D.H., Currie D.J., Maurier B.A., 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales // *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* / Eds Ricklefs R.E., Schluter D. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 66–74.
- Ziegler A.M., Parrish J.M., Yao J.P., Gyllenhaal E.D., Rowley D.B., Parrish J.T., Nie S.Y., Bekker A., Hulver M.L., 1993. Early Mesozoic phytogeography and climate // *Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London. Ser. B*. V. 341. P. 297–305.

Northward shift in faunal diversity is a general pattern of evolution of the Phanerozoic marine biota

E.B. Naimark, A.V. Markov

*Paleontological institute, RAS 117997 Moscow, Profsoyuznaya ul., 123
e-mail: naimark@paleo.ru*

The analysis of two global databases on spatio-temporal distribution of fossil marine animal genera (Sepkoski's compendium and The Paleobiology Database) has revealed the presence of the latitudinal diversity gradient (LDG) in the marine realm throughout the Phanerozoic. Within each time interval, LDG is characterized by two parameters: the latitudinal position of peak diversity and the steepness of monotonous decline of diversity with increasing distance from the zone of the highest diversity. During the Phanerozoic, peak diversity has drifted gradually from the tropics and subtropics of the Southern hemisphere into northern midlatitudes. The shift in peak diversity is not likely to be an artifact of incompleteness of the fossil record or uneven sampling of different regions. The shift proceeded in a stepwise manner, with periods of relatively fast changes separated by longer periods of little or no change. The latitudinal shift in peak diversity was probably due to a combination of several causes: tectonic (northward shift in the latitudinal distribution of continental shelf area), climatic (as demonstrated by the fact that peak diversity tended to occur near equator during the cold epochs and in midlatitudes during the warm epochs), and historical ("evolutionary inertia" of local faunas).