

МЕЛОВОЙ БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС

В. Д. ИВАНОВ

Санкт-Петербургский государственный университет

CRETACEOUS BIOCEBOTIC CRISIS

V. D. IVANOV

The famous extinction of dinosaurs at the end of the Cretaceous Period marked the closing point of the history of the Mesozoic biocenotic crisis that continued for more than 50 million years.

Знаменитое вымирание динозавров в конце мелового периода поставило точку в истории мезозойского биоценотического кризиса, длившегося более 50 млн лет.

www.issep.rssi.ru

САМЫЙ ЗНАМЕНИТЫЙ ПЕРИОД

Ближайший к нам по времени глобальный экологический кризис был во второй половине мелового периода. Он начался как перестройка континентальных биоценозов и затем перекинулся на пресноводные водоемы суши. Несколько позднее существенные изменения претерпели и морские экосистемы, а в самом конце мелового периода произошел еще один акт вымирания на суше, известный всем как великое вымирание динозавров.

Меловый период (промежуток времени между 135 и 65 млн лет тому назад, рис. 1) занимает особое место в истории Земли [1]. В память от него остались крупнейшие месторождения нефти, газа (более половины мировых запасов) и угля, грандиозные отложения мела и сланцев. Именно в меловом периоде континенты начали принимать современные очертания, возникли такие гигантские планетарные системы, как Тихоокеанский вулканический пояс и система современных океанских хребтов и плато, изменился состав атмосферы. Возникли покрытосеменные (цветковые) растения, настоящие птицы и высшие млекопитающие.

Наблюдатель, попавший в то время, не узнал бы нашей планеты (рис. 2). Континенты были более плоскими, чем ныне, океан — мелким. Поскольку не было ледяных шапок и количество воды оставалось примерно таким же, как и сейчас, обширные участки континентов были затоплены мелководными морями. В глубоких частях более теплого, чем ныне, океана царила бескислородная среда, где не могли жить высшие организмы: именно там формировались многие месторождения полезных ископаемых. Контрастность климатических зон отсутствовала, не было ни тундр, ни перегретых экваториальных поясов; климат почти повсеместно был ровным и теплым. В тех областях Европы, где современная среднегодовая температура равна 12°C, в меловый период она была 18–25°C, а разность температур поверхности океана между полюсом и тропиками была в три раза меньше, чем теперь.

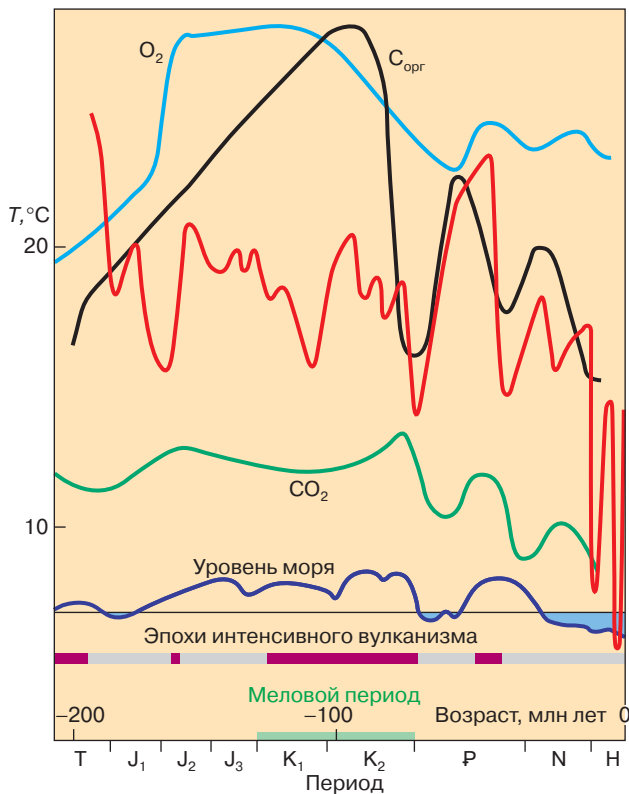


Рис. 1. Состояние среды обитания на Земле в мезозойскую и кайнозойскую эры. Красная линия – средняя температура ($T, ^\circ\text{C}$) на поверхности планеты, голубая – количество кислорода в атмосфере, зеленая – количество углекислого газа [2], черная – количество захороненного органического углерода, синяя – трансгрессии и регрессии океана (заливкой показаны регрессии) [6]. Эпохи усиленного вулканизма совпадают с морскими трансгрессиями и повышенным содержанием углекислоты в атмосфере, а также с высокими температурами из-за парникового эффекта. Периоды: Т – триас, J – юра, K – мел, P – палеоген, N – неоген, H – голоцен (современность). Цифровыми индексами обозначены подразделения периодов: нижняя (1), средняя (2) и верхняя (3) юра, нижний (1) и верхний (2) мел

В конце периода произошли морская регрессия (отступление моря и осушение материков) и похолодание с минимумом температур на границе с кайнозойской эрой, в период великого вымирания. Причинами похолодания могли служить уменьшение количества углекислоты в атмосфере и как следствие – ослабление парникового эффекта [2], постепенное приближение полюсов к материкам и изменение морских течений в ходе дрейфа континентов, падение уровня моря и изменение альбедо (отражающей способности) планеты.

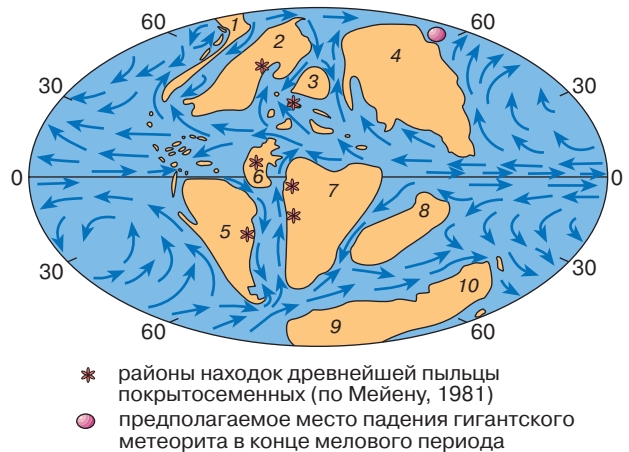


Рис. 2. Палеогеография середины мела (по: Gordon, 1973): 1 – запад Северной Америки, 2 – восток Северной Америки, 3 – Европейский архипелаг, 4 – Азия, 5 – Южная Америка, 6 – Западная Африка, 7 – Восточная Африка, 8 – Индостан, 9 – Антарктида, 10 – Австралия. Стрелками указаны морские течения, переносившие тепло от экватора к полюсам

ПОБЕДИТЕЛИ В БОРЬБЕ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

История перестройки сухопутных экологических систем в меловом периоде была прослежена В.В. Жерихиным [3] и А.П. Расницыным [4]. Биоценотический кризис начался с растительного покрова суши. Растения относятся к основным организмам-продуцентам, создающим органические вещества из неорганических за счет солнечной энергии, и составляют основу экологических систем. Далее вещество и энергия передаются по пищевым (трофическим) цепям; организмы-консументы (потребители готовой органики) приспособлены к питанию определенной пищей, и изменения в начальных звеньях трофических цепей неизбежно приводят к перестройке всего биоценоза.

Изменение растительного покрова в ходе замещения сообществ голосеменных растений (мезофита) сообществами покрытосеменных (кайнофитом) привело к полной перестройке сухопутных экосистем. Далее процесс реорганизации проходил по трофическим цепям и вызвал изменения фауны, а также принципиальные изменения характера и ускорение темпов эволюции.

Почему же в середине и конце мелового периода наблюдается значительный всплеск темпов эволюции? В норме эволюционный процесс сильно заторможен. Каждый из видов живых организмов занимает свою экологическую нишу (определенный объем в многомерном пространстве факторов и ресурсов среды обитания) и на ее краях конкурирует с другими видами. Образование новых видов возможно за счет разделения

уже существующих ниш или вытеснения других видов, поскольку свободных экологических ниш в биоценозе, как правило, нет. Для такого процесса постепенной эволюции нередко используют термин “когерентная эволюция”. Однако в некоторых условиях биоценозы разрушаются и целые группы организмов перестают существовать, освобождая свои экологические ниши. Происходит катастрофическая перестройка биоценозов — экологический кризис. В ходе разрешения этого кризиса пустующие экологические ниши быстро заполняются видоизмененными потомками уцелевших организмов. В отличие от нормальных условий с сохранением или медленным нарастанием разнообразия организмов экологические кризисы характеризуются мощным вымиранием, не скомпенсированным видообразовательными процессами, вслед за которым следует взрывная или некогерентная эволюция в ходе заполнения пустующих экологических ниш (рис. 3).

Вероятно, покрытосеменные растения сложились в ходе конкуренции в равнинных сообществах энтомофильных (насекомоопыляемых) голосеменных. Начиная с середины мезозоя голосеменные растения вступают в тесные взаимоотношения с насекомыми, появляются подобия цветков и соцветий (рис. 4, 1).

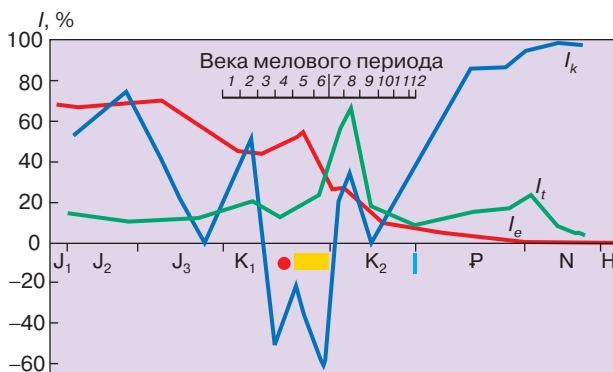


Рис. 3. Изменение темпов эволюции насекомых за последние 200 млн лет [4]. I_e — доля вымерших семейств насекомых (в %); I_k — индекс когерентности (соотношение чистого прироста количества семейств и количества эволюционирующих, то есть появляющихся или исчезающих семейств, %); I_t — индекс оборота фауны (оценка масштаба фаунистических изменений во времени). Красным кружком отмечено первое появление пыльцы покрытосеменных, желтым прямоугольником — время перестройки флоры, голубым — время великого вымирания конца мела. Обозначения периодов такие же, как на рис. 1; века мелового периода: 1 — берриас, 2 — валланжин, 3 — готтерив, 4 — баррем, 5 — апт, 6 — альб, 7 — сеноман, 8 — турон, 9 — коньяк, 10 — сантон, 11 — кампан, 12 — маастрихт. Колебания индекса когерентности и повышение индекса оборота фауны свидетельствуют о резких перестройках фауны

Эти голосеменные (беннетиты и кейтониевые) образовывали пышные цветущие заросли. Предполагается, что исходно покрытосеменные разделяли экологические ниши с голосеменными “сорняками” на участках нарушенного растительного покрова, например оползни и наносы по берегам рек. Далее биоценоз восстанавливался, и место этой пионерной растительности занимали другие виды голосеменных. Происходила экологическая сукцессия, то есть закономерная однонаправленная смена сообществ в биоценозе в направлении стабильного (климаксного) сообщества.

Покрытосеменные исходно вытеснялись начальными сукцессионными сообществами голосеменных. Однако они обладали преимуществами в ходе борьбы за существование. Прежде всего они имели цветки и плоды: оба этих приспособления изначально были предназначены для защиты органов размножения от насекомых. Хорошо известно о давнем симбиозе насекомых-опылителей и растений, тем не менее опылители — далеко не мирные посетители цветов: они и поныне собирают дань с растений в виде пыльцы и нектара как плату за перекрестное опыление. На начальных этапах эволюции процесс опыления сопровождался существенным повреждением органов размножения растений. Не исключено, что первые цветки покрытосеменных лучше привлекали опылителей и тем самым отвлекали их от опыления голосеменных растений. Покрытосеменные приобрели способность прерывать сукцессионные ряды: на участках, занятых ими, уже не могла восстанавливаться нормальная мезозойская флора.

Сперва цветковые победили в околородных биоценозах, но уже в середине мела (альбский век) наблюдается мозаика из старых, мезофитных и новых, кайнофитных растительных сообществ вдали от воды. Среди покрытосеменных получили распространение травянистые формы, которые сильно затеняли грунт и препятствовали развитию проростков голосеменных. Голосеменные в то же время испытывали процесс ангиоспермизации, то есть уподобления цветковым растениям, возможно, под влиянием одинаковых тенденций естественного отбора. Когда в середине мелового периода на суше начался биоценотический кризис, старые биогеоценозы на основе древней мезозойской флоры стали распадаться. На смену им приходили новые кайнофитные климаксные сообщества покрытосеменных растений. Процесс смены сообществ шел постепенно и мозаично.

До конца раннего мела (до апта-альба) фауны насекомых плавно эволюционировали и постепенно приспосабливались к меняющимся условиям. Далее быстрое вымирание сопровождается не менее быстрой прогрессивной эволюцией насекомых на уровне семейств,

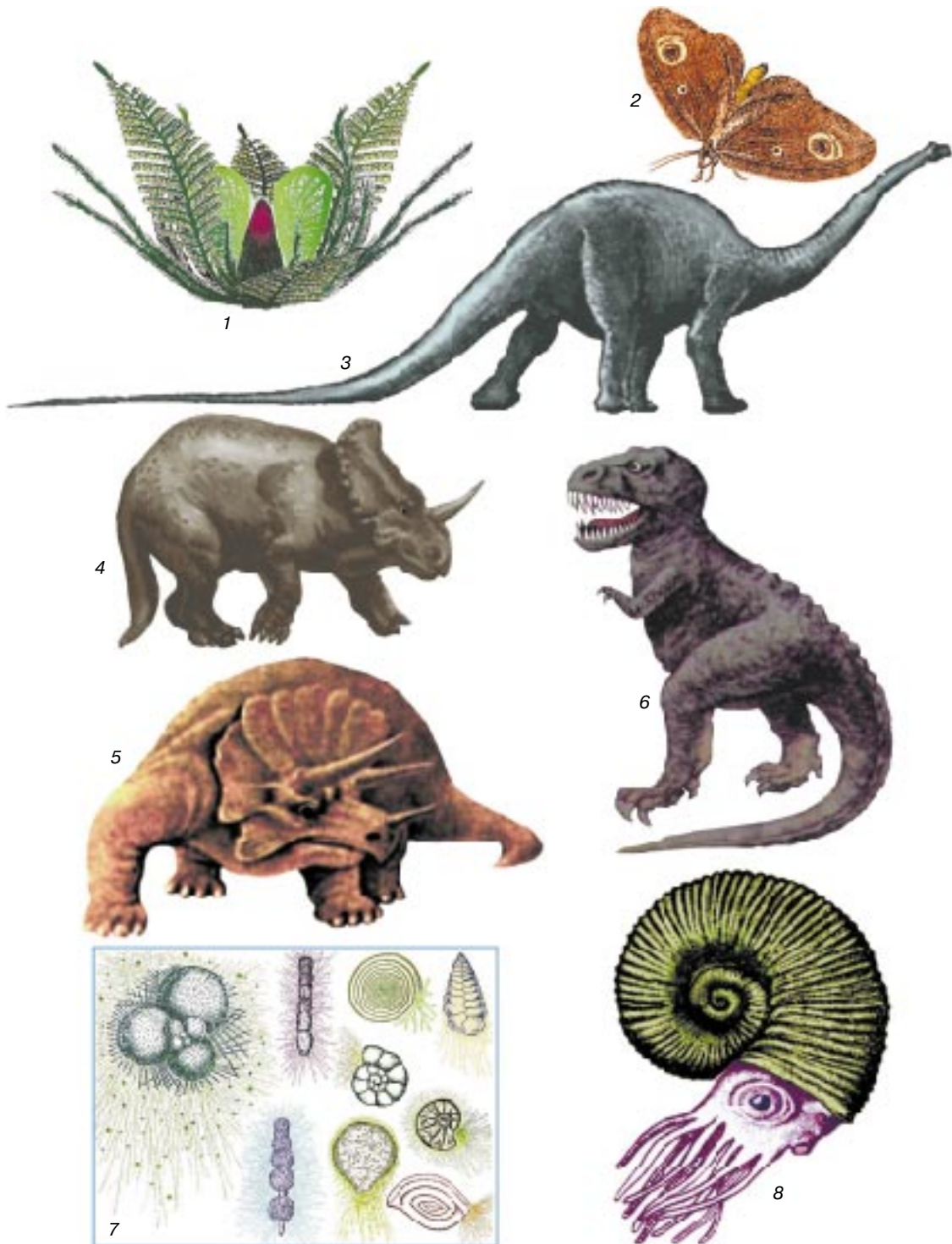


Рис. 4. Реконструкция некоторых организмов конца мезозойской эры: 1 – обоеполюый “цветок” беннетита (в центре – шишковидный женский макроспорангий, на побегах вокруг – мужские микроспорангии); 2 – сетчатокрылое насекомое каллиграмматиды (мезозойский аналог дневных бабочек); 3–6 – динозавры: 3 – бронтозавр, 4 – моноклониус, 5 – трицератопс, 6 – тиранозавр; 7 – форамениферы и нанопланктон (в виде зеленых точек на псевдоподиях у крайнего левого экземпляра); 8 – аммонит

причем вымирание всегда предшествовало новообразованию. В фаунах конца раннего мела, в самый разгар экологического кризиса, наблюдается преобладание реликтовых, в основном юрских, групп насекомых. Вскоре после этого на границе раннего и позднего мела среди них началось значительное вымирание.

Эволюция насекомых резко ускорилась: сперва происходило вымирание и освобождались ранее занятые экологические ниши. Чуть позже происходило скачкообразное ускорение эволюции насекомых, и пустующие ниши быстро заполнялись новыми группами. Между этими последовательными событиями фауна насекомых представляла собой обедненную, но уже прогрессивную и близкую к современной фауну с примесью вымерших впоследствии эндемичных семейств.

Далее, в поздне меловое время, разнообразие на уровне семейств возрастает за счет новообразования. Многочисленными становятся муравьи, термиты, бабочки. Заметную роль начинают играть также паразиты бабочек — наездники. Доминируют только дожившие доныне семейства, хотя иные из них, например комарики-сциароцериды, сейчас относятся к реликтам. По облику эти фауны уже кайнозойские, но обедненные. Насекомые самого конца мела и начала палеогена не демонстрируют каких-либо признаков сильного вымирания. Конечно, продолжается постепенное исчезновение мезозойских реликтов, например очень крупных сетчатокрылых каллиграмматид (см. рис. 4, 2), внешне похожих на дневных бабочек, но никаких катастрофических изменений в фауне насекомых не отмечено.

ТРАГЕДИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

В водоемах суши ситуация вплоть до второй половины мела принципиально отличалась от современной, особенно в озерных биоценозах. В озерах обитали группы животных, позднее приуроченные к текучим водам. Это заметно на примере насекомых из отрядов веснянок (ныне почти исключительно обитателей ручьев и рек), стрекоз из группы Anisozygoptera и поденок. В воде было много ракообразных — конхострак и остракод. В водоемах обитало мало фильтраторов, питающихся взвешенными в воде органическими частицами, и было много потребителей водорослей. Озера имели необычный вид: они были очень теплыми, мелководными, с чистой прозрачной, насыщенной кислородом водой. Вся продукция быстро потреблялась, корма было мало (такие водоемы называются олиготрофными), и вода даже в самые жаркие дни не зацветала. Не было зарастания озер водными растениями, что наблюдается повсеместно в наши дни, да и донная растительность была во многом иной. В воде преобладали папоротники, мхи, хвощи, харовые водоросли, а вот современные

рдесты, кувшинки, ряски и другие водные покрытосеменные отсутствовали. Водные растения имели небольшой объем мягких тканей, в воду попадало мало биогенов, и в водоемах не происходило массового распада органических остатков и закисления, что в современных условиях приводит к исчезновению кислорода и заморам. Некоторые растения могли образовывать сплавины на водной поверхности.

Ситуация резко изменилась с возникновением кайнофитных сообществ на суше. Листва и другие формы опада покрытосеменных гораздо обильнее, чем у голосеменных, и быстрее разлагаются. Поступление в водоемы второй половины мелового периода большого количества органических остатков покрытосеменных и вместе с ними биогенных химических элементов привело к массовой эвтрофикации (обогащению органикой) пресных вод суши. Вода в озерах и реках стала цвести, на дне скапливались гниющие остатки, количество кислорода катастрофически снизилось вследствие развития бактерий и водорослей. Древние биоценозы пресных вод были уничтожены. Верхнемеловые озерные фауны практически неизвестны, хотя озерные отложения обнаруживаются достаточно часто. Как правило, они содержат много органики и лишены остатков пресноводных животных.

В водоемах второй половины мелового периода возник экологический кризис, произошла мощная перестройка пресноводных биоценозов, в результате чего исчезли все раннемеловые группы пресноводных насекомых. Им на смену стали приходить новые, уже кайнозойские доминанты, многие из которых получают кислород из воздуха или устойчивы к аноксии (удушью) в воде: жуки-плавунцы, разнообразные водные клопы, комары, разнокрылые стрекозы. Многие пресноводные водоемы конца мела напоминали зловонные ямы, забитые гниющей листвой покрытосеменных. Современный облик озер и рек складывался постепенно и приобрел современные черты через много миллионов лет после окончания мелового кризиса. Лишь в олигоцене (середина кайнозойской эры) сложились близкие к современным пресноводные сообщества рыб, моллюсков, водных покрытосеменных и диатомовых водорослей.

ВЕЛИКАЯ МОРСКАЯ КАТАСТРОФА

В начале мелового периода восстанавливается разнообразие семейств морских животных после предыдущего великого вымирания на границе палеозоя и мезозоя. Развиваются богатые фауны кораллов и моллюсков, растет разнообразие рыб. Появление мелководных морей на затопленных частях континентов способствовало процветанию морской флоры и фауны. Кстати,

крупнейшие динозавры (см. рис. 4, 3) были обитателями мелководий, на сушу они выбраться не могли, поскольку кости не выдержали бы веса тела.

В середине мела во время небольшого похолодания меняются фауны брюхоногих моллюсков и кораллов. Начинается бурное, но исторически кратковременное развитие фораменифер и микропланктона (кокколитофорид) (см. рис. 4, 7). Высокая продуктивность планктона способствовала накоплению сланцев, образованию месторождений нефти и газа. Мельчайшие известковые скелеты планктонных организмов образовали многометровые пласты писчего мела. Следует подчеркнуть, что накопление этих слоев и само существование известнякового планктона были возможны лишь в очень теплой насыщенной углекислотой воде: при понижении температуры карбонат кальция растворяется с образованием гидрокарбоната.

Падение температуры в конце мелового периода могло нарушить хрупкое химическое равновесие в океанах и повлиять на обитателей известковых скелетов и другие организмы. Аналогичные проблемы, видимо, испытывали брюхоногие моллюски и кораллы во время небольшого среднемезозойского похолодания, сопровождавшегося их частичным вымиранием. Трудности с построением скелетов могли испытывать и другие организмы, в том числе и обитатели суши, поскольку гигантские количества кальция и углекислоты были выведены из биологического круговорота и захоронены на морском дне. Еще один удар по экосистемам моря нанесли кайнофитные биоценозы суши, которые удерживали биогенные элементы и быстро включали их во внутренний оборот в пределах биоценоза: это лишало моря подпитки биогенами, смываемыми с материков.

На границе мела и палеогена наблюдается массовое вымирание планктонных водорослей (фитопланктона). Мощное вымирание затронуло все организмы, связанные с ними пищевыми отношениями. Планктонные форамениферы, простейшие, питавшиеся фитопланктоном, также испытывают вымирание на протяжении менее 1 млн лет. Морские головоногие моллюски — аммониты (рис. 4, 8) вымирают за 2 млн лет. Их судьбу разделили морские рептилии. Меньше пострадали животные, питавшиеся не планктоном, а оседающими на дно взвесями, например кораллы и брюхоногие моллюски. Еще менее заметно вымирание в рядах хищников и детритофагов, таких, как ракообразные и рыбы.

В конце мелового периода вымерли также многие семейства морских брахиопод, простейших, морских лилий и других иглокожих, кишечнополостных, губок, мшанок и двустворчатых моллюсков. Исчезли и крупные морские рептилии, составлявшие высшие звенья трофических цепей. Эти группы были связаны пище-

выми цепями с планктонными организмами и вымерли вместе с массовой гибелью планктона. Морская регрессия и сокращение площади мелководных морей могли способствовать вымиранию в морских биоценозах.

СУДЬБА ВЛАСТЕЛИНОВ СУШИ

Самым ярким событием трагической летописи мезозоя было вымирание динозавров (рис. 4, 3–6). Всего описано около 800 видов динозавров, половина из них представлена единственным найденным экземпляром. Эти рептилии были очень разнообразны. Иные были величиной с курицу, но некоторые достигали длины 36 м при весе до 150 т. Разнообразие динозавров и других рептилий нарастало вплоть до кампана (верхний мел), но в самом конце мелового периода (в маастрихте) уже наблюдались признаки упадка и сокращения разнообразия. Далее последовало быстрое вымирание на границе мезозоя и кайнозоя.

Другие позвоночные не испытали столь трагического упадка в конце мелового периода. Фауна ящеров сменилась параллельно с насекомыми еще в середине мела и слабо пострадала от великого вымирания. Птицы появились в юрском периоде и исходно были представлены некрупными лесными видами. Наряду с ними на протяжении значительной части мелового периода продолжали существовать летающие рептилии — птерозавры, однако они предпочитали открытые пространства и занимали экологическую нишу гигантских парителей после эпохи вымирания доставшуюся птицам. Птицы в конце мелового периода утратили зубы; некоторые гигантские нелетающие птицы кайнозоя впоследствии занимали динозавровые экологические ниши. В меловом периоде уже были плацентарные и сумчатые млекопитающие. Сумчатые незначительно пострадали от вымирания, а фауна плацентарных почти не испытала изменений в конце мела.

Для объяснения массового вымирания позвоночных в конце мелового периода было выдвинуто множество гипотез [5]. В последнее время широкую известность приобрели “ударные” гипотезы вымирания, связывающие исчезновение мезозойских позвоночных с падением крупного метеорита [2]. Вслед за таким катастрофическим событием, по мнению авторов этой импакт-гипотезы, последовали выброс огромного количества пылевых частиц в атмосферу и резкое снижение притока солнечной энергии к поверхности планеты. Температуры резко понизились, наступила метеоритная зима (аналог ядерной зимы после атомной войны), и крупные позвоночные либо вымерзли, либо погибли от голода. Падение освещенности на несколько лет привело и к гибели морского фотосинтезирующего планктона. В подтверждение этой гипотезы приводят находки

тонких прослоек, богатых внеземным иридием, в позднемеловых отложениях. Однако подобные гипотезы не могут объяснить избирательности вымирания организмов. От сильного кратковременного похолодания должны были пострадать практически все организмы мелового периода: у их подавляющего большинства не было способности к перенесению низких температур. Тем не менее на насекомых и растениях, морских членистоногих, птицах и рыбах, плацентарных млекопитающих и многих амфибиях и рептилиях вымирание в конце мела не отразилось. Динозавры достигли максимального разнообразия и специализации в кампане, предпоследнем веке мела. Их вымирание началось до иридиевой аномалии (которая имеет возраст 67 млн лет), еще в начале маастрихта, а вымирание морских организмов продолжалось сотни тысяч лет после падения метеорита. Таким образом, причину вымираний конца мелового периода следует искать в первую очередь в биоценологических процессах, стимулированных постепенным понижением температуры [2]. Падение метеорита или извержения вулканов могли повлиять на темпы вымирания в том случае, если исчезающие группы организмов уже находились под угрозой.

После вымирания многих групп организмов остались пустые экологические ниши, которые и были быстро заполнены за счет некогерентной эволюции. Динозавры и другие вымершие мезозойские рептилии освободили место для кайнозойских млекопитающих и птиц. Определенную роль в вымирании позвоночных конца мелового периода могли сыграть похолодание и связанный с этим кальциевый дефицит, падение продуктивности биоценозов в связи с изменением состава атмосферы. Основную роль, видимо, сыграла диффузная конкуренция, когда вид вытесняется из своей экологической ниши совокупностью многочисленных конкурентов и давлением факторов среды. Ни один из конкурентов не может в одиночку справиться с вытесняемым видом, однако их совокупность полностью поглощает экологическую нишу вымирающего вида. Анализ событий показывает, что именно кризис наземных (в том числе и пресноводных) биоценозов в середине и конце мелового периода оказал решающее влияние на дальнейшую судьбу жизни на суше. Таким образом, мезозойский биоценологический кризис начался за 50 млн лет до великого вымирания в конце мелового периода.

Изучение развития мезозойского экологического кризиса весьма полезно для анализа современных тенденций развития биосферы. Сейчас в антропогенных сообществах много реликтов, таких, как чешуйницы, тараканы, сеноеды, двукрылые бабочницы, велика роль сорных растений. Все свидетельствует о несбалансированности биоценозов под влиянием человека. Чем-то это напоминает ситуацию в середине мелового периода, когда происходила позднемезозойская биоценологическая революция. В ходе хозяйственной деятельности человека страдают в первую очередь климаксные сообщества, уменьшается стабильность биосферы в целом. Исторический опыт учит, что итогом такой нестабильности может оказаться резкое ускорение биологической эволюции и как следствие — изменение облика планеты в результате появления новых организмов. Найдется ли человеку место в новых биоценозах? Ответ на этот вопрос неизвестен.

ЛИТЕРАТУРА

1. Красилов В.А. Меловой период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
2. Будыко М.И. Изменения окружающей среды и смены последовательных фаун. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 77 с.
3. Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов: (Трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с.
4. Расницын А.П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой экологический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 191–207.
5. Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1980. 440 с.
6. Монин А.С. Популярная история Земли. М.: Наука, 1980. 224 с.

Рецензент статьи В.В. Малахов

* * *

Владимир Дмитриевич Иванов, кандидат биологических наук, доцент кафедры энтомологии биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета и кафедры зоологии Лесотехнической академии. Основные области исследований — эволюция и систематика насекомых из отряда ручейников, а также эволюция полета и коммуникации насекомых. Автор более 60 публикаций, в том числе соавтор двух монографий.