

ПЕРМО-ТРИАСОВЫЙ И МЕЛ-ПАЛЕОГЕНОВЫЙ КРИЗИСЫ БИОТЫ: РАЗЛИЧИЕ И СХОДСТВО

Л.А. Невеская

Палеонтологический институт РАН

Сравнение пермо-триасового и мел-палеогенового кризисов показало, что первый был более интенсивным: массовое вымирание преобладало над формообразованием, а процент вымерших на границе высоких таксонов был более 20; на границе мела и палеогена вымирание компенсировалось появлением новых таксонов, а процент вымерших таксонов был 1-2%. В то же время, несмотря на указанные различия, оба кризисных события имели общие черты: они не были одномоментными и общими для всех групп, вымирание их шло постепенно и разными темпами, начинаясь часто значительно раньше основного рубежа. Сходным был и характер послекризисного интервала, так что появление новых таксонов становилось интенсивным не сразу после кризиса, а после длительного промежутка времени. Таким образом, абиотическое событие, вызвавшее кризис, только усиливало и ускоряло уже начавшуюся реорганизацию биоты, обусловленную, скорее всего, внутренними для биоты причинами.

Эволюция земной биоты в течение геологического времени приводила к все большему увеличению разнообразия: морфологического, таксономического, экологического. Но на этом общем фоне имели место критические события, выразившиеся в падении биоразнообразия морской биоты.

В качестве критерия разнообразия предлагалось рассматривать число таксонов разного ранга, чаще всего семейственного и родового, представляющее, по мнению ряда исследователей (Raup, 1976, 1978; Sepkoski, 1978, 1982, 1984; Sepkoski et al., 1981; Raup, Sepkoski, 1982), наиболее информативный показатель.

Однако не только степень уменьшения числа таксонов родового и семейственного ранга определяет глубину того или другого кризиса, но и вымирание таксонов более высокого ранга, на что впервые обратил внимание А. Буко (Boucot, 1990). При этом Буко использовал в своём исследовании только качественные оценки.

Применение количественных данных по изменению числа таксонов высокого ранга от отрядов до подтипов в дополнение к рассмотрению таких данных для семейств и родов позволяет получить более ясную картину развития биоты (Невеская, 1999).

В течение фанерозоя имел место ряд “критических” рубежей, в частности для морских беспозвоночных – это пермо-триасовый и мел-палеогеновый. Представляется интересным провести сравнение этих событий, как качественное, так и количественное.

Позднепермское вымирание было максимальным для фанерозоя. По данным Дж. Сепкоски (Sepkoski, 1982, 1984) для морских беспозвоночных, в конце перми вымерли представители 98 семейств для морских беспозвоночных из 353 (27,5%), 336 родов из 605 (55%) и более 90% видов (Raup, 1978; Sepkoski, 1978, 1982, 1984; Jablonski, 1986; Erwin, 1990).

К концу периода вымерли представители двух классов, двух подклассов, 20 отрядов: классы *Hyolitha* и *Trilobita*, подклассы *Tabulata* и *Tetracorallia* среди кораллов, отряд *Fusulinida* из фораминифер, два отряда табулят (*Favositida*, *Syringoporida*), все четыре отряда тетракораллов (ругоз), два отряда среди головоногих моллюсков, четыре отряда брахиопод (*Orthida*, *Strophomenida*, *Productida*, *Chonetida*), четыре отряда мшанок (*Fenestrata*, *Cryptostomida*, *Rhabdomesida*, *Cystoporida*), три отряда иглокожих (криноидеи – *Flexibilia*, морские ежи – *Palaechinoida* и *Echinocystoida*).

Всего на границе перми и триаса вымерли 29 таксонов ранга выше семейств (22%) (Невесская, 1999) (табл. 1).

Среди фитопланктона, который был одним из основных источников питания для бентоса, также произошли перемены, связанные с уменьшением роли акритарх и зелёных водорослей и появлением динофлагеллат, хотя ещё не приобретших широкого распространения, как позже – начиная с юрского времени (Tappan, 1968, 1970; Lipps, 1970, 1986; Tappan, Loeblich, 1973).

Одновременно с изменением таксономического состава сократилось общее количество фитопланктона (Tappan, 1982).

На границе мела и палеогена вымерли представители 119 семейств (около 15%), 1108 родов (40%) и 60-75% видов (Raup, 1978, Sepkoski, 1978, 1982, 1984); Ager, 1981; Алексеев, 1984).

Однако при массовом вымирании таксонов родового и видового состава и в меньшей степени семейственного, вымирание таксонов более высокого ранга было незначительным. В течение позднего мела вымерли представители 7 отрядов: один (Hippuritida) среди двустворчатых моллюсков, три (Phylloceratida, Lithoceratida,

Belemnitida) среди головоногих и три (Orthopsida, Hemicidarida, Pygasteroidea) среди морских ежей.

На самой же границе мела и палеогена вымерли представители всего двух отрядов (2%) (табл. 1).

Из бентосных организмов наиболее пострадали двустворчатые моллюски (вымерли рудисты и многие семейства других отрядов), брахиоподы, губки, мшанки, строматопороидеи, морские ежи, тогда как другие группы не претерпели особых изменений.

Среди животного планктона массовое вымирание коснулось планктонных фораминифер и радиолярий, а среди фитопланктона – силикофлагеллат, кокколитофорид, динофлагеллат. Диатомовые водоросли перешли этот рубеж без особых изменений. Общее же количество планктона резко сократилось (Bramlette, 1965; Tappan, 1968; Zachos et al., 1988, 1989; Rhodes et Thayer, 1991).

При количественном анализе биоразнообразия подсчитывается не только абсолютное число таксонов, существовавших в изученном интервале времени, но и число вымерших и появившихся, а также отно-

Таблица 1. Показатели изменения числа таксонов высокого ранга в течение перми и триаса и мела и палеогена (Невесская, 1999).

Периоды	Пермь	Триас	Мел	Палеоген
Общее число таксонов	133	116	124	122
Число перешедших из предыдущего периода	128	102	118	117
Число появившихся в начале периода	3	7	4	1
Число появившихся в течение периода	2	7	2	4
Число вымерших в течение периода	2	5	5	0
Числа вымерших в конце периода	29	9	2	1
Скорость формообразования	0,08	0,31	0,09	0,14
Скорость вымирания	0,61	0,31	0,09	0,02
Скорость диверсификации	-0,53	0,0	0,0	+0,12
Скорость изменения общего таксономического состава	0,69	0,62	0,18	0,16

Таблица 2. Процентное отношение вымерших и появившихся семейств и родов к общему числу семейств и родов в перми – раннем триасе (по данным Sepkoski, 1982, 1984).

Периоды	Вымершие		Появившиеся	
	Семейства	Роды	Семейства	Роды
P1 Сакмарский	4,3	18,8	4,3	20,0
P1 Леонардский	11,2	10,8–22,0	4,9	17,0–19,2
P2 Гваделупский	32,6	18,2–26,6	8,3	14,0–24,6
P3 Джульфинский	27,5	33–55,0	3,1	14,8
T1 Индский	5,5	11,5–15,3	3,8	12–15,2
T1 Оленекский	7,4	19,2	15,8	28,5

шения числа вымерших и появившихся к общему числу таксонов более древнего и более молодого хроностратиграфических интервалов соответственно (т. е. скоростей вымирания и появления), скорость диверсификации (разность скоростей формообразования и вымирания) и степень общего изменения таксономического состава (сумма скоростей формообразования и вымирания) (Невеская, 1999).

Так, в пермо-триасовом интервале скорость появления таксонов высокого ранга (от подтипов до отрядов) была невысокой (0,08), скорость вымирания 0,61, соответственно скорость диверсификации была отрицательной (-0,53), а общее изменение таксономического состава 0,69 (табл. 1). На границе мела и палеогена скорости вымирания и появления новых таксонов были равными (0,09), соответственно скорость диверсификации была нулевой, а степень общего изменения таксономического состава 0,18. Т. е. на уровне высоких таксонов количественно пермо-триасовый кризис был значительно более интенсивным, чем мел-палеогеновый: массовое вымирание преобладало над формообразованием, а процент вымерших на границе перми и триаса высоких таксонов был более 20. На границе мела и палеогена вымирание компенсировалось появлением новых таксонов, а процент вымерших таксонов был один два.

В качестве причин кризисов биоты предлагаются многие факторы, как абиотические, так и биотические. Так для конца перми предполагается: похолодание, регрессия, уменьшение продуктивности

фитопланктона из-за падения количества питательных веществ и качественные изменения фитопланктона, а также изменение химизма вод и опреснения (смотри подробнее Невеская, 1998).

В последней своей работе Н.М. Чумаков и М.А. Жарков (2003) основным фактором кризиса считают смену ледникового глобального климата Земли в позднем палеозое безледниковым климатом мезозоя вследствие тектогенеза и вспышки мантийного вулканизма.

Основной причиной, вызвавшей интенсивное вымирание и изменение биоты от мела к палеогену, по-видимому, было падение первичной продукции, т. е. резкое сокращение питательных веществ (Bramlette, 1965; Rhodes, Thayer, 1991 и др.). Но что обусловило уменьшение первичной продуктивности, - не имеет общепринятого объяснения. Выдвигаются разные гипотезы, в том числе импактная, а также воздействие нарушения океанической циркуляции, глобальной регрессии, усиление вулканизма, изменение климата и пр. (подробнее см. Невеская, 1999).

Скорее всего, в обоих случаях действовал комплекс причин, обусловивший возникновение стрессовых условий для большинства бентосных групп, что и вызвало интенсивное вымирание и замедление возникновения новых таксонов, приведшее к падению разнообразия.

Интересно рассмотреть характер изменения в докризисный и послекризисный интервалы времени. При сравнении процента вымерших семейств и родов (табл. 2 и 3) видно, что позднепермское вымирание на-

Таблица 3. Процентное отношение вымерших и появившихся семейств и родов к общему числу семейств и родов в позднем мелу – раннем палеогене (по данным Sepkoski, 1982, 1984).

Периоды	Вымершие		Появившиеся	
	Семейства	Роды	Семейства	Роды
Сантонский (K2)	2,4	8,6	4,0	14,6
Кампанский (K2)	3,3	9,0–9,8	5,8	14,2–14,8
Маастрихтский (K2)	14,9	13,0 (ранний) 40,5 (поздний)	6,0	12,8 (ранний) 10,6 (поздний)
Датский	1,7	10,5	2,7	17,8
Монский (зеландий+танет)	2,3	10,7	6,6	24,5
Ипрский	1,2	7,5	11,2	28,0

чалось значительно раньше границы перми и триаса, что особенно хорошо демонстрируется на примере семейств (табл. 2).

В позднем мелу интенсивное вымирание родов отмечалось уже в кампане и раннем маастрихте (табл. 3).

Что касается послекризисных интервалов, то вымирание в течение них резко падало и оставалось приблизительно на одном уровне в течение последующих периодов (табл. 2 и 3).

Последствия кризисов для рассматриваемых интервалов были очень разными на уровне таксонов высокого ранга. Так, в раннем триасе после позднепермского вымирания появились один подкласс (Alcionaria среди кораллов) и шесть отрядов (Spongimorphida и Sphaeractinida в классе гидроидных полипов, Venerida среди двустворчатых моллюсков, Soropoda и Isopoda среди членистоногих и Articulata среди криноидей), т. е. 6% к общему числу высоких таксонов (Невеская, 1999).

В раннем палеогене после позднемелового (маастрихтского) вымирания возникли представители только одного-двух отрядов (Verticicortiiida из двустворчатых моллюсков и, возможно, Echinoida среди морских ежей), т. е. менее 1% от общего числа высоких таксонов.

Появление новых семейств и родов сразу после пермско-триасового и мел-палеогенового кризисов было примерно на том же уровне, что и во время кризиса и в особых случаях заметно усиливалось по прошествию определенного промежутка вре-

мени: в триасе во второй половине раннего, а в палеогене – во второй половине раннего палеогена – начале эоцена (табл. 2, 3).

Кроме падения биоразнообразия и изменения таксономического состава биоты, кризисы сказывались и на её эволюционно-трофическом составе бентосных сообществ. Это проявлялось двояким образом: за счёт изменения таксономического состава основных эволюционно-трофических группировок и за счёт временного исчезновения наиболее стенобионтных бентосных сообществ.

Наибольшие изменения в таксономическом составе выявляются на границе перми и триаса для эпифаунных прикреплявшихся сестонофагов: вымерли представители табулят, ругоз и палеоаплезин (группа неясного положения), а также четырёх отрядов брахиопод из шести и четырёх отрядов мшанок из семи. В триасе в эту группировку вошли вновь возникшие склерактинии и представители двух отрядов мшанок. Среди эпифаунных свободно живших сестонофагов основное изменение свелось к резкому падению значения брахиопод и замещению их в большинстве биотопов двустворчатыми моллюсками.

Группировка инфаунных сестонофагов осталась без особых изменений. Среди сортирующих эпифаунных и инфаунных детритофагов исчезли трилобиты и хиолиты, но основное ядро слагалось теми же таксонами (гастроподы, остракоды в обеих группировках и двустворчки – среди инфаунных).

В группировке инфаунных хищников основную роль начали играть гастроподы.

В конце перми вымерли многие группы, входившие в рифовые сообщества: фузулиниды из фораминифер, ругозы, многие мшанки. Рифовые постройки поздней перми, в основном формировавшиеся губками (кальциспонгиями, известковыми водорослями и неизвестного положения Tubiphites (Flügel, Stanley, 1984; Rowland, Gangloff, 1988; Copper, 1988) исчезли в период кризиса, и формирование их возобновилось только с середины триаса за счёт склерактиний и кальциспонгий (Rowland, Gangloff, 1988; Copper, 1988).

На границе мела и палеогена изменения в составе этолого-трофических группировок были менее значительными. Среди эпифаунных прикрепленных сестонофагов исчезли хететиды, практически прекратили своё существование рудисты из двустворчатых моллюсков, а губки, склерактинии и гидрозои стали менее распространенными, хотя с середины триаса эти группы вновь стали массовыми.

Среди инфаунных сестонофагов резко возросло значение гастропод. Остальные этолого-трофические группировки не претерпели заметных изменений.

Так же, как на границе перми и триаса, исчезли наиболее стенобионтные – рифовые сообщества, строителями которых были склерактинии и рудисты. Формирование рифовых построек склерактиниями возобновилось в среднем палеогене (Copper, 1988).

Подводя итоги, можно сказать, что, несмотря на более значительные изменения таксонов высокого ранга во время пермо-триасового кризиса, превышение скорости вымирания над скоростью появления новых таксонов и более чётко выраженное изменение таксономического состава этолого-трофических группировок, оба кризисных события имели общие черты.

Они оба не были одномоментными и общими для всех групп. Вымирание представителей разных групп шло постепенно и разными темпами, начинаясь в ряде случаев значительно раньше основного рубежа.

Особенно интенсивному вымиранию в обоих случаях подверглись планктонные организмы, а вслед за ними - зависевшие от них как источника пищи бентосные сестонофаги и хищники, жившие в толще воды.

Сходным является и характер послекризисного интервала времени. Так, интенсивность вымирания после высоких значений во время кризиса резко падает и остаётся приблизительно на одном уровне в течение последующего периода, а появление новых семейств и родов становится интенсивным не сразу после кризиса, а после довольно длительного промежутка времени (не менее одного века).

Так как вымирание ряда групп началось в докризисное время, можно предположить, что “пусковой механизм” (катастрофическое абиотическое событие, вызванное земными или неземными факторами) только усиливал и ускорял уже начавшуюся реорганизацию биоты, обусловленную, скорее всего, внутренними для биоты причинами.

Ещё один вывод, вытекающий из рассмотренного материала, заключается в том, что, несмотря на падение разнообразия в течение кризисов, оно восстанавливалось в послекризисное время, и восстанавливалась прежняя этолого-трофическая структура бентосных сообществ, хотя их таксономический состав в той или другой степени изменялся.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Коэволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого»

ЛИТЕРАТУРА

- Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 503 с. (Тр. ПИН РАН, т. 270).
- Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Кайнозой. М.: Наука, 1999. 503 с. (Тр. ПИН РАН, т. 274).
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Общие вопросы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2003. Т. 11, № 4. С. 55-50.
- Ager D.V. Major marine cycles in the Mesozoic // J. Geol. Soc. London. 1981. V. 138, pt. 2. P. 159-166.
- Boucot A.J. Paleoeecology: Evolution of communities // Paleobiology: A synthesis. N. Y.: Blackwell, 1990. P. 391-394.
- Bramlette M.N. Massive extinctions in biota at the end of Mesozoic time // Science, 1965. V. 148, № 3678. P. 1698-1699.

- Cooper P. Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystems: Is it real // *Palaios*. 1988. V. 3, № 2. P. 136-151.
- Ervin D. H. Mass extinction: Events: End-Permian // *Palaebiology: A synthesis*. Oxford etc.: Blackwell. 1990. P. 187-194.
- Flügel E., Stanley G.D. Reorganization, development, and evolution of post-Permian reefs and reef organisms // *Palaontographic, buildup: Evolution during the Ladinian and Carnian* // *Riv. Ital. Paleontol.* 1890. V. 86, № 3. P. 469-542.
- Jablonski D. Causes and consequences of mass extinctions: A comparative approach // *Dynamics of extinction*. N. Y.: Wiley, 1986. P. 183-229.
- Lipps J.H. Plancton evolution // *Evolution*. 1970. V. 24, № 1. P. 1-22.
- Lipps J.H. Extinction dynamics in pelagic ecosystems // *Dynamics of extinction*. N. Y.: Wiley. 1986. P. 87-104.
- Raup D.M. Species diversity in the Phanerozoic: A tabulation // *Paleobiology*. 1976. V. 2, № 4. P. 279-288.
- Raup D.M. Species diversity in the Phanerozoic: An interpretation // *Paleobiology*. 1976. V. 2, № 4. P. 289-297.
- Raup D.M. Cohort analysis of generic survivorship // *Paleobiology*. Q978. V. 4, № 1. P. 1-15.
- Raup D.M., Sepkoski J.J. Mass extinctions in the marine fossil record // *Science*. 1982. V. 215, № 4539. P. 1501-1503.
- Rhodes M.C., Thayer Ch.W. Effects of turbidity on suspension feeding: are brachiopods better than bivalves? Brachiopods through time // *Proc. II Intern. Brachiopod Congr. Rotterdam*, 1991. P. 191-196.
- Rowland S.N., Gangloff R.A. Structure and paleoecology of Lower Cambrian reefs // *Palaios*. 1988. V. 3, № 2. P. 111-135.
- Sepkoski J.J. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // *Paleobiology*. 1978. V. 4, № 3. P. 223-252.
- Sepkoski J.J. A compilation of fossil marine families // *Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol., Geol.* 1982. V. 51. P. 1-125.
- 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.
- Sepkoski J.J., Bambach R.K., Raou D.M., Valentine J.W. Phanerozoic marine diversity and the fossil record // *Nature*. 1981. V. 293, № 5832. P. 435-437.
- Tappan H. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1968. V. 4, № 3. P. 187-210.
- Tappan H. Phytoplankton abundance and Late Paleozoic extinction: A reply // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1970. V. 8, № 1. P. 56-66.
- Tappan H. Extinction or survival: Selectivity and causes of Phanerozoic crises // *Geol. Soc. Amer. Spec Pap.* 1982. № 190. P. 265-275.
- Tappan H., Loeblich J. Evolution of the oceanic plankton // *Earth-Sci. Rev.* 1973. Vol. 9, № 3. P. 207-240.
- Zachos J.C., Arthur M.A., Dean W.E. The Cretaceous-Tertiary boundary marine extinction and global primary productivity collapse // *Lunar Planet. Inst. Contrib.* 1988. № 673. P. 221-222.
- Zachos J.C., Arthur M.A., Dean W.E. Geochemical evidence for suppression of pelagic marine productivity at the Cretaceous/Tertiary boundary // *Nature*. 1989. V. 337, № 6202. P. 61-64.

Permian-Triassic and Cretaceous-Tertiary crises: Differences and Similarities

L.A. Nevesskaya

The comparison of Permian-Triassic and Cretaceous-Paleogene crises demonstrated what the former was more considerable: the extinction predominated over the appearance of new taxa of high rank (orders, superfamilies, families). The Cretaceous-Paleogene extinction was balanced with the appearance of new taxa. However, these crises had the resemblance: the extinction of different groups took place in diverse time and often before the main boundary. The post-crisis events were similar too: the intensive appearance of new taxa began after long interval of time. Thus the abiotic event which took place at the Permian-Triassic and Cretaceous-Paleogene boundaries only intensified and accelerated the reorganization of biota. The reorganization itself was caused by internal reasons.