

УДК 56.0.574

## ВЗАИМОСВЯЗЬ АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ И ТЕМПОВ ПОЯВЛЕНИЯ НОВЫХ РОДОВ В ЭВОЛЮЦИИ ФАНЕРОЗОЙСКОЙ МОРСКОЙ БИОТЫ

© 2010 г. А. В. Марков\*, А. А. Бондарев\*\*, М. В. Винарский\*\*

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

e-mail: markov\_a@inbox.ru

\*\*Омский государственный педагогический университет

Поступила в редакцию 01.06.2009

Принята к печати 30.09.2009 г.

Влияние альфа-разнообразия сообществ на темпы появления новых видов может быть как положительным (за счет коэволюции и “создания ниш”), так и отрицательным (за счет насыщения сообществ). Развитие глобальных палеонтологических баз данных позволяет распространить анализ этих эффектов на минувшие геологические эпохи. Влияние альфа-разнообразия на темпы родообразования в эволюции фанерозойской морской биоты оценивалось по соотношению показателей D (среднее родовое богатство палеонтологических коллекций, содержащих представителей данного крупного таксона) и В (удельная скорость появления новых родов в данном таксоне). Для большинства крупных таксонов и для фанерозойской биоты в целом характерно преобладание периодов положительной корреляции (синхронных изменений) В и D, разделенных более краткими периодами отрицательной корреляции (противофазных изменений). Их можно интерпретировать соответственно как периоды преобладания положительного и отрицательного влияния альфа-разнообразия на диверсификацию, хотя положительная корреляция может порождаться также и другими факторами, в том числе тафономическими. По-видимому, в эволюции фанерозойской морской биоты коэволюция и “создание ниш” играли более значимую роль, чем эффект “насыщения” сообществ.

### ВВЕДЕНИЕ

Свойства экосистем и эволюция входящих в их состав видов связаны между собой сложной системой взаимодействий (Thompson, 1998; Schluter, 2000; Fussmann et al., 2007), характер которых, однако, во многом остается неясными. Их изучение ведется обычно либо при помощи математического моделирования, либо на материале по современным экосистемам (Loreau et al., 2001; Grant, Grant, 2008; Seehausen et al., 2008; Harmon et al., 2009; Losos, 2009). Использование палеонтологической информации в таких исследованиях до недавнего времени сдерживалось отсутствием достаточно полных палеонтологических баз данных, позволяющих делать выводы о структуре и историческом развитии палеосообществ. Лишь в последние годы благодаря развитию глобальных баз данных, таких как The Paleobiology Database (ПБД) (<http://paleodb.org/>; Alroy et al., 2001), появилась возможность распространить изучение связей между структурой сообществ и происходящими в них эволюционными процессами на минувшие геологические эпохи. Это позволяет придать фундаментальным эволюционно-экологическим исследованиям столь необходимое им дополнительное измерение — геологическое время.

Простейшей и при этом одной из самых информативных характеристик сообщества является альфа-разнообразие, или видовое (родовое) богатство

(Риклефс, 1979). Комплексы ископаемых (ориктоценозы) в ряде случаев довольно точно отражают ключевые характеристики (в том числе количественные) соответствующих сообществ (Western, Behrensmeyer, 2009). Показано, что данные по числу родов в палеонтологических коллекциях, внесенных в ПБД (где каждая “коллекция” представляет собой комплекс ископаемых, собранных в одном местонахождении и в одном слое), можно использовать для приближенной оценки альфа-разнообразия фанерозойских морских сообществ (Markov, 2009). Ранее одним из авторов данной работы была выявлена положительная корреляция между альфа-разнообразием фанерозойских морских сообществ и продолжительностью существования родов, входящих в эти сообщества. Показано, что роды, приуроченные к “сложным” сообществам (т.е. к сообществам с высоким родовым богатством), существуют в среднем дольше (или, что то же самое, вымирают реже), чем роды, приуроченные к “простым” сообществам. Одной из причин этой корреляции является положительная связь между альфа-разнообразием и устойчивостью сообществ (Markov, 2009).

Есть основания полагать, что альфа-разнообразие влияет не только на вероятность вымирания родов, но и на вероятность появления новых родов в сообществе путем диверсификации или миграции

извне. Это влияние может быть как положительным, так и отрицательным. **Положительное** влияние может иметь место благодаря коэволюционным процессам, ведущим к “согласованной диверсификации” (co-cladogenesis) и “созданию ниш” (niche construction) (Odling-Smee et al., 2003; Emerson, Kolm, 2005; Erwin, 2005), и может проявляться в “цепных реакциях” видообразования. Данное явление недавно было наглядно продемонстрировано на примере североамериканской мухи-пестрокрылки *Rhagoletis pomonella*, личинки которой изначально развивались в плодах боярышника, и паразитирующих на ней наездников *Diachasma alloeum*. Привезенные европейскими поселенцами в Америку в XVII в. яблони стали стимулом для разделения мух на два вида, один из которых остался приуроченным к боярышнику, а другой перешел на новое кормовое растение. Появление нового вида мух, в свою очередь, стимулировало дивергенцию наездников (Forbes et al., 2009). Подобные явления, вероятно, играли важную роль и в прошлом, особенно в периоды ускоренной диверсификации биоты (Emerson, Kolm, 2005; Erwin, 2005; Benton, Emerson, 2007). Возможны и иные механизмы положительной связи между альфа-разнообразием и темпом появления (или вселения в сообщество) новых видов. Например, узкая экологическая специализация хищников, сопровождающаяся, как правило, ростом их разнообразия, может способствовать ослаблению конкуренции между жертвами (если разные виды хищников конкурируют друг с другом не только за пищу, но и за другие ресурсы), что, в свою очередь, создает предпосылки для роста разнообразия жертв (Bastolla et al., 2009). Действительность подобных взаимосвязей косвенно подтверждается данными по распределению биоразнообразия в современных наземных экосистемах: так, минимумы и максимумы пространственного распределения видового разнообразия высших растений (продуцентов) и животных (как консументов первого и последующих порядков) в географическом масштабе в общих чертах совпадают (Shorrocks, 2007).

Возможность существования положительной корреляции между альфа-разнообразием и темпом появления родов также предсказывается гиперболической моделью роста биоразнообразия (Марков, Коротаев, 2007; Марков, Коротаев, 2008). Гиперболический рост предполагает наличие нелинейных положительных обратных связей между биоразнообразием и темпом его роста. Эти связи могут реализовываться, во-первых, через отрицательное влияние альфа-разнообразия на темпы вымирания родов [что подтверждается положительной корреляцией между альфа-разнообразием и продолжительностью существования родов (Марков, 2009)], во-вторых — через положительное влияние альфа-разнообразия на темпы их появления (попытка оценки этого влияния предпринята в настоящей работе).

**Отрицательное** влияние роста альфа-разнообразия на темпы диверсификации может проявиться в результате “насыщения” сообществ видами в результате видообразования и миграции извне. Концепция насыщенности сообществ, получившая математическое обоснование в рамках островной биогеографии Р. Мак-Артура и Э. Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967), разрабатывается в экологии начиная с середины XX в. (Элтон, 1960; Джиллер, 1988; Loreau, 2000). Рост альфа-разнообразия рано или поздно должен приводить к тому, что все потенциально доступные ресурсы будут использоваться с эффективностью, максимальной для данной эволюционно-экологической обстановки (т.е. в данных условиях среды и на данном этапе эволюционного развития биоты), так что дальнейший рост видового богатства сообщества будет вести к снижению эффективности и устойчивости его функционирования (Букварева, Алещенко, 2005). С точки зрения теории экологических сукцессий, состояние насыщенности соответствует климаксовой стадии сукцессии, обладающей максимально устойчивой в данных условиях таксономической и трофической структурой и находящейся в равновесии с физической средой (Риклефс, 1979). Климаксовое сообщество самовозобновляется до тех пор, пока не будет уничтожено каким-либо внешним фактором и на его месте не возникнут новые сообщества, соответствующие начальным стадиям сукцессионной серии (Шилов, 2000).

В палеобиологии представления Мак-Артура и Уилсона получили развитие в равновесных моделях динамики биоразнообразия (Sepkoski, 1978; Benton, 1987; Lane, Benton, 2003), рассматривающих биоту Земли как единое сообщество, периодически достигающее стадии насыщения таксонами и заполнения большинства экологических ниш, в результате чего процессы диверсификации затухают. Представления о возможности закономерного чередования “спокойных” периодов, когда сообщества насыщены и диверсификация затруднена, и кризисных периодов, во время которых экологические связи разрушаются и нишевое пространство освобождается, легли в основу концепции когерентной и некогерентной эволюции (Красилов, 1986). В настоящее время концепция насыщенности сообществ подвергается критике в связи с изучением процессов видовых инвазий. Множество случаев успешного вселения чужеродных видов в сложившиеся экосистемы показывает, что как минимум некоторые естественные сообщества далеки от насыщенности видами, предсказываемой теоретическими моделями (Stohlgren et al., 1999, 2008). Впрочем, в ряде случаев вселение может быть обусловлено освоением иммигрантами нарушенных местообитаний.

Концепция насыщенности сообществ работает на уровне видов и межвидовых взаимодействий. Имеющиеся данные позволяют нам оценивать альфа-разнообразие палеосообществ только на родо-

вом уровне, однако видовое альфа-разнообразие палеосообществ обычно прямо пропорционально родовому, что позволяет использовать вторую величину для приближенной оценки первой (Powell, Kowalewski, 2002).

Поскольку темпы диверсификации различных макротаксонов резко различны (Расницын, 2002), можно предполагать, что хотя бы отчасти это обусловлено их экологическими особенностями и спецификой эволюционного ответа на изменения альфа-разнообразия. Можно ожидать, что у разных макротаксонов и в разные периоды соотношение между альфа-разнообразием и темпом родообразования было различным. В случае преобладания положительного влияния альфа-разнообразия на диверсификацию следует ожидать, что корреляция между двумя величинами будет положительной; преобладание отрицательного влияния должно порождать отрицательную корреляцию. Если положительные и отрицательные эффекты примерно равны по силе, следует ожидать, что корреляция не будет прослеживаться вовсе.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

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

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

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

В результате объединения данных из этих двух источников был получен список из 16977 фанерозойских морских родов, данные по которым есть как в СБД, так и в ПБД. Для оценок альфа-разнообразия использовались данные только по тем коллекциям ПБД, которые содержат роды из этого списка (47398 коллекций) (подробнее о комбинированной базе данных см. Markov, 2009).

Использовалась оригинальная методика оценки соотношения альфа-разнообразия и темпов диверсификации, основанная на сопоставлении динамики родового богатства палеонтологических коллекций, содержащих представителей данного таксона,

**Таблица 1.** Характеристика использованного материала из ПБД и СБД

Таксон (тип, класс)	Число родов, представленных в обеих БД (СБД и ПБД)	Число коллекций, в которых представлен таксон	Число родовых находений таксона
Anthozoa	1192	6108	20985
Archaeocyatha + Porifera	661	2410	6326
Bivalvia	1676	16666	80815
Brachiopoda	2452	14989	67032
Bryozoa	624	2462	7854
Cephalopoda	1865	8211	20451
Chordata	821	2169	6010
Conodonta	196	1424	4137
Crustacea	883	2449	7281
Echinodermata	1212	3620	10651
Gastropoda	2192	9830	47194
Graptolita	143	1146	3125
Radiolaria	254	775	8529
Rhizopoda	699	2597	13278
Trilobita	1484	5926	19484
Вся биота	16977	47398	330820

с динамикой удельной скорости появления новых родов. Анализ проводился как по морской биоте в целом, так и по 15 крупным таксонам, выбранным на основании их наибольшей представленности в БД (табл. 1).

Использовались абсолютные датировки стратиграфических границ (Gradstein et al., 2004). Расчеты проводились на основе стратиграфической шкалы, используемой в СБД. Эта шкала делит фанерозой на 167 интервалов средней продолжительностью 3.25 млн. лет, большинство из которых соответствует подъярусам. Для сравнения использовалась более грубая шкала, применяемая рядом авторов для анализа данных из ПБД, которая делит фанерозой на 49 практически одинаковых по длительности интервалов (около 11 млн. лет) (Alroy et al., 2001). Результаты, полученные на основе двух шкал, оказались сходными, что свидетельствует о независимости результатов от временного масштабирования.

Использовались следующие количественные показатели:

1)  $D$  – средневзвешенный объем коллекций, в которых встречены представители данного крупного таксона в пределах данного стратиграфического интервала. Вычислялся отдельно для каждого таксона в каждом стратиграфическом интервале. Для каждого нахождения каждого рода, относящегося к данному таксону, определялось число родов ( $m$ ) в коллекции, в которую входит данное нахождение. Искомая величина  $D$  вычислялась путем деления суммы значений  $m$  для всех находений данного таксона на общее число находений таксона в данном стратиграфическом интервале. Величину  $D$

можно интерпретировать как показатель числа (или разнообразия) экологических связей, в которых участвуют представители таксона. Правомерность использования размера коллекций из ПБД в качестве грубой меры альфа-разнообразия 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.

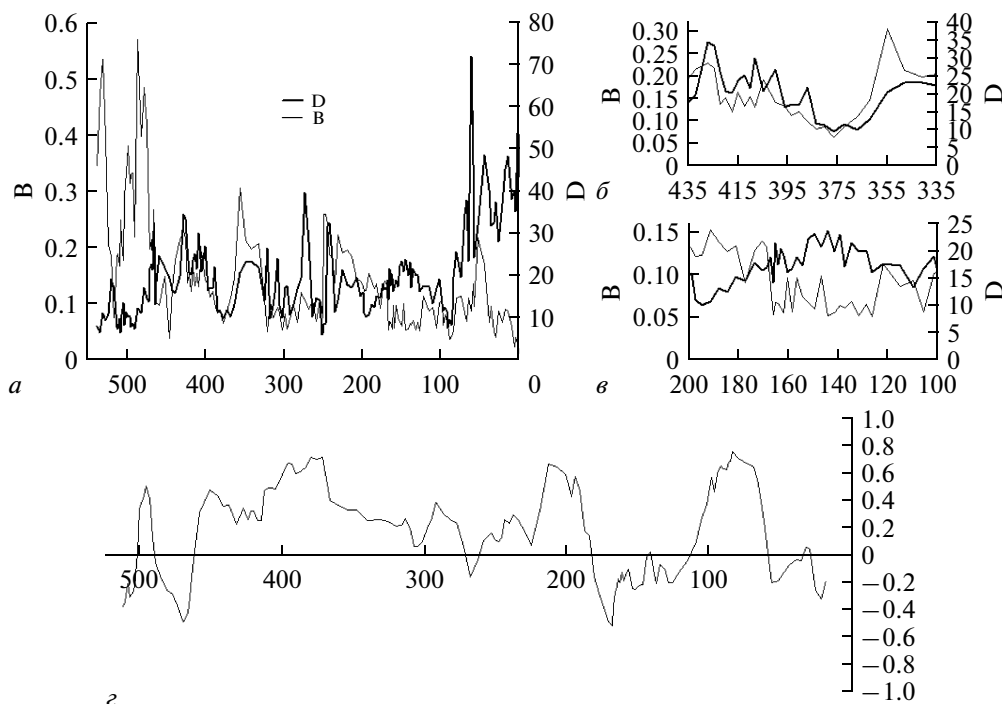
2)  $V$  – удельная скорость появления новых родов. Вычислялась отдельно для каждого таксона в каждом стратиграфическом интервале. Рассчитывалась путем деления числа появившихся в данном интервале новых родов на общее число родов, известных из данного интервала (по данным СБД). Различия в длительности интервалов игнорировались, потому что, во-первых, надежные абсолютные датировки границ многих интервалов используемой шкалы отсутствуют, во-вторых, результаты, полученные на основе шкалы из ПБД, где используются равные по длительности интервалы, оказались сходными с теми, что были получены на основе шкалы из СБД.

3)  $S$  – корреляция временной динамики величин  $D$  и  $V$ , которая рассчитывалась для каждых 15 смежных интервалов геохронологической шкалы. Вычисленное значение  $S$  на графиках условно “приписывалось” к середине среднего (т.е. восьмого) из этих 15 интервалов. Каждая точка на графиках  $S$  отражает величину корреляции  $D$  и  $V$  не только в тот момент геологического времени, который отмечен на оси абсцисс, а на протяжении длительного отрезка времени (средней продолжительностью около 49 млн. лет), включающего 15 смежных стратиграфических интервалов. Использовался непараметрический коэффициент Спирмена, который менее чувствителен к числу наблюдений и не требует допущения о нормальном распределении генеральной совокупности. Аналогичные расчеты, выполненные при помощи более широко применяемого коэффициента Пирсона, дали весьма сходные результаты.

Суть проведенного анализа состоит в сопоставлении характерных для данного крупного таксона в данное время темпов появления новых родов со средним альфа-разнообразием сообществ, в которых жили в это время представители таксона. Подход основан на представлении об относительном эволюционно-экологическом единстве старших таксонов, которое определяется сходством спектра потенциально возможных адаптаций и образов жизни, достижимых на основе данного плана строения (единство адаптивной зоны). Правомерность такого подхода подтверждается, в частности, эмпирически установленной экологической консервативностью видообразования: в большинстве случаев виды-потомки приурочены к тому же типу местообитаний, что и виды-предки (Crisp et al., 2009).

Необходимо помнить, что появление нового рода в данном стратиграфическом интервале может объясняться не родообразованием, а миграцией из районов, не представленных в геологической летописи. Эволюционные факторы действуют параллельно с биогеографическими, однако имеющиеся данные не позволяют установить в данном случае вклад миграционных процессов в фауногенез [хотя это в принципе возможно на ископаемом материале (Vermeij, 1991)].

Сопоставление динамики альфа-разнообразия и темпов появления родов проводилось путем анализа перекрывающихся временных рядов, каждый из которых включает 15 смежных стратиграфических интервалов (см. выше). При этом мы исходили из следующих соображений. Изменения условий (абиотических и биотических) в течение фанерозоя приводили к колебаниям альфа-разнообразия сообществ, к которым были приурочены рассматриваемые таксоны. Эти колебания имели во многом хаотический характер: в них не прослеживается значимых крупномасштабных трендов, если не считать двух периодов быстрого роста среднего альфа-разнообразия на рубежах кембрия/ордовика и мела/палеогена (Bambach, 1977; Sepkoski, 1988; Markov, 2009). Преобладание хаотических колебаний величины  $D$  для каждого таксона и биоты в целом позволяет предполагать, что в основном эти колебания были обусловлены относительно кратковременными, ненаправленными изменениями условий среды (уровня моря, океанической циркуляции, климата и т.д.). Общее “улучшение” (в чем бы оно ни заключалось) или рост стабильности условий существования для данного типа сообществ, вероятно, способствовали росту альфа-разнообразия; “ухудшение” или нестабильность условий вели к его снижению. На основе этих соображений можно интерпретировать выявленные корреляции между  $D$  и  $V$  следующим образом. **Положительная корреляция** между  $D$  и  $V$  означает, что кратковременные увеличения альфа-разнообразия сообществ в течение данного длительного интервала времени, как правило, сопровождалось ростом темпов родообразования (предположительно за счет “создания ниш”, “цепных реакций видообразования” и, возможно, миграции таксонов из других регионов), тогда как периоды обеднения сообществ сопровождалось замедлением диверсификации. Эту ситуацию можно метафорически обозначить фразой “*чем лучше для сообщества, тем лучше для таксона*”. По-видимому, это свидетельствует о преобладании положительного влияния альфа-разнообразия на диверсификацию над отрицательным. **Отрицательная корреляция**, напротив, означает, что рост альфа-разнообразия вел к замедлению родообразования за счет “насыщения сообществ” и обострения конкуренции. Кроме того, “насыщенное” сообщество успешнее сопротивляется вселению новых видов (родов) извне, поэтому рост альфа-разнообразия препятствовал и мигра-



**Рис. 1.** Динамика показателей D, V и S в эволюции морской биоты (по горизонтальной оси — время в млн. лет назад): а — динамика D и V; б, в — увеличенные фрагменты фиг. а с выраженной положительной (б) и отрицательной (в) корреляцией показателей D и V; з — динамика показателя S (коэффициент корреляции Спирмена, отражающий величину корреляции V и D для 15 смежных стратиграфических интервалов; см. Материалы и методы).

ционным процессам. Кратковременный рост темпов родообразования наблюдался в периоды обеднения сообществ, вероятно, благодаря эффекту освобождения экологического пространства и ослабления конкуренции (*«чем хуже для сообщества, тем лучше для таксона»*).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**1. Вся биота.** Динамика показателей D, V и S для всей фанерозойской морской биоты показана на рис. 1. Как видно из рисунка, соотношение динамики альфа-разнообразия (D) и темпов родообразования (V) в течение фанерозоя не было постоянным. Периоды положительной корреляции между этими показателями (рис. 1, б) перемежались периодами отрицательной корреляции (рис. 1, в). Положительная корреляция в целом наблюдалась чаще, чем отрицательная (большая часть кривой на рис. 1, з находится выше оси абсцисс). Усредненный показатель S для всех интервалов, на которых он был вычислен, равен  $+0.15 \pm 0.053$  (95% доверительный интервал). Значимость преобладания положительной корреляции над отрицательной дополнительно подчеркивается тем обстоятельством, что оно реализуется вопреки глобальному тренду изменения V и D. Первый из этих показателей в целом, как известно, снижается со временем (Sepkoski, 1978, 1991; Марков, 2001), а второй — растет (рис. 1, а; Vambach, 1977; Sepkoski, 1988; Bush, Vambach, 2004; Марков, 2009), что должно усиливать отрицательную

корреляцию. Тем не менее положительная корреляция преобладает над отрицательной благодаря значительной степени синхронности краткосрочных колебаний обоих показателей. Возможно, это свидетельствует о том, что в эволюции морской биоты *«создание ниш»* в целом было более значимым фактором, чем *«насыщение сообществ»*. Однако этот вывод нуждается в дополнительной проверке, поскольку положительная корреляция может порождаться альтернативными причинами (см. ниже).

Возможна ли содержательная биологическая интерпретация динамики показателя S (рис. 1, з)? По-видимому, да. Данные по раннекембрийской радиации в ПБД весьма неполны, поэтому мы начнем рассмотрение со среднего кембрия. Для этой эпохи характерны отрицательные значения S. Это можно истолковать как свидетельство относительно *«насыщенности»* сообществ и слабой эффективности процесса *«создания ниш»* в сложившейся кембрийской биоте. Ситуация радикально меняется в конце кембрия — начале ордовика, т.е. на ранних этапах великой ордовикской радиации. В это время наблюдается резкий рост S, отражающий синхронное увеличение показателей V и D. Это соответствует представлениям о важнейшей роли эффекта *«создания ниш»* в ходе ордовикской радиации (Rozhnov, 2002; Erwin, 2005). В дальнейшем D продолжает расти, а V снижается, что ведет к снижению S и может быть интерпретировано как следствие насыщения сообществ (или исчерпа-

ния эволюционно-экологического потенциала раннепалеозойской биоты) в ходе взрывной диверсификации в ордовике. Новое возрастание  $S$  в конце ордовика можно предположительно связать с оледенением и массовым вымиранием на рубеже ордовика и силура, когда в силу резкого “ухудшения” условий вымирание видов не могло сразу же компенсироваться ускоренным видообразованием, и поэтому обеднение сообществ сопровождалось снижением темпов диверсификации. Восстановление биоразнообразия в силуре, видимо, шло в значительной степени под воздействием положительных обратных связей (рост альфа-разнообразия способствовал диверсификации биоты), как и в начале ордовикской радиации. В силуре-девоне, как и в конце ордовика,  $S$  остается на высоком уровне. Это согласуется с данными, согласно которым морские сообщества в начальной части “палеозойского плато” не были насыщенными (Patzkowsky, Holland, 2003, 2007). Величина  $S$  достигает максимума к концу девона, когда новая серия кризисных событий, как и в конце ордовика, приводит к синхронному снижению  $B$  и  $D$ . Затем  $S$  снижается вплоть до поздней перми, что может быть связано с растущим насыщением палеозойских сообществ.

Новый подъем  $S$  связан с вымиранием на рубеже перми и триаса и последующим восстановлением биоты в триасе (это можно объяснить по той же схеме, что и высокие значения  $S$  в конце ордовика — силуре). После максимума в конце триаса, связанного с массовым вымиранием на рубеже триаса и юры, начинается снижение  $S$  вплоть до минимума, приходящегося на среднюю юру. Возможно, это связано с “насыщением” юрских сообществ: в это время  $D$  растет, а  $B$  снижается. По-видимому, возможности для сопряженной эволюции и “создания ниш” в морской биоте в это время были незначительны. Наземная биота в это время переживает “среднеюрский кризис” (Каландадзе, Раутиан, 1993).

Новый период быстрого роста  $S$  начинается в конце раннего мела; к концу позднего мела  $S$  достигает максимума. Это связано с быстрым синхронным ростом альфа-разнообразия и скорости появления родов в позднем мелу — палеоцене. В отличие от предыдущих великих вымираний, вымирание на рубеже мела и палеогена не привело к существенно долговременному обеднению сообществ, сопряженному со снижением темпов диверсификации. Показатели  $B$  и  $D$ , начав расти в мелу, практически без перерыва продолжили свой рост и после кризисного рубежа. Столь быстрый синхронный рост двух показателей может свидетельствовать о резко возросшей роли коэволюции, “создания ниш” и “цепных реакций видообразования” в морской биоте позднего мела — палеоцена. В наземной биоте в это время происходили аналогичные процессы, связанные с сопряженной диверсификацией цветковых растений, насекомых (в том числе опылителей) и млекопитающих (в том числе распространи-

телей семян). В наземной биоте эффект “создания ниш” в этот период, несомненно, играл огромную роль. По-видимому, в морской биоте дело обстояло аналогичным образом, хотя конкретные механизмы коэволюции здесь менее ясны. Важную роль могла сыграть быстрая сопряженная эволюция морских двусторчатых и брюхоногих моллюсков, с одной стороны, и хищников, способных разгрызать или разламывать их раковины (в основном костистых рыб и ракообразных) — с другой (Oji et al., 2003). Распространение в кайнозойских морях растительноядных рыб также могло привести к изменению структуры экологических связей и открыть новые возможности для диверсификации различных групп организмов (Bellwood, 2003). Не исключено, что какую-то роль играло также изменение режима поступления биогенных элементов с суши в океан, опосредованное глобальными изменениями наземных экосистем.

Начиная с эоцена морские сообщества, вероятно, стали приближаться к состоянию “насыщения”, что проявилось в резком снижении темпов родообразования ( $B$ ) на фоне продолжающегося медленного роста  $D$ . Это, в свою очередь, привело к снижению величины  $S$ .

Приведенная интерпретация динамики  $B$ ,  $D$  и  $S$  является гипотетической, однако она в общих чертах согласуется с объективно установленной периодичностью эпох “взрывной радиации” и глобальных экологических кризисов в истории биосферы. Возможность построения такой в целом непротиворечивой интерпретации может быть расценена как косвенное подтверждение правомерности применяемых в данной статье подходов.

**2. Раздельный анализ по таксонам: средние значения  $D$  и  $B$  по эрам.** Сопоставление средних значений  $D$  по эрам для основных крупных таксонов фанерозойской морской биоты (рис. 2, а) позволяет заметить ряд закономерностей:

1) Таксоны значительно различаются между собой по средней величине  $D$ , что может объясняться как экологической, так и тафономической спецификой.

2) Диапазон этих различий (разброс значений) был минимален в палеозое, немного увеличился в мезозое и резко вырос в кайнозое. Это согласуется с ростом экологического разнообразия морской фауны в кайнозое (Novack—Gottshall, 2007) и косвенно свидетельствует о том, что наблюдаемые различия по величине  $D$  между таксонами в большей степени связаны с экологией таксонов, чем с их тафономией.

3) Для многих таксонов характерен резкий рост  $D$  в кайнозое по сравнению с палеозоем и мезозоем (чего и следовало ожидать, учитывая, что в целом альфа-разнообразие морских сообществ в кайнозое резко выросло).

4) Этот рост, однако, почти или вовсе не затронул ряд крупных таксонов (иглокожие, кораллы, бра-

хиоподы, губки). Те таксоны, которые в кайнозое стали обитать в намного более разнообразных сообществах по сравнению с мезозоем, в большинстве своем относятся к “современной эволюционной фауне”, для которой был характерен быстрый рост родового разнообразия в мезокайнозое (Sepkoski, 1978). Таксоны, которые в кайнозое продолжали жить примерно в таких же по уровню сложности сообществах, что и в мезозое, в основном относятся к “палеозойской эволюционной фауне”, и мезокайнозойский рост родового разнообразия у них выражен слабо или отсутствует (Sepkoski, 1978). Вероятно, между переходом ряда таксонов в кайнозое к жизни в более разнообразных сообществах и ускоренной диверсификацией именно этих таксонов существует связь; данный вопрос заслуживает специального исследования.

Между таксонами и эрами существуют также значимые различия по удельной скорости родообразования,  $V$  (рис. 2, б). Можно заметить, что у тех таксонов, у которых величина  $D$  в кайнозое не увеличилась или увеличилась слабо, величина  $V$  в кайнозое сильно снизилась по сравнению с мезозоем; напротив, у тех таксонов, для которых характерен значительный рост  $D$  в кайнозое, величина  $V$  снизилась слабо или даже немного выросла по сравнению с мезозоем.

Рис. 2, в показывает, что соотношение средних величин  $V$  и  $D$  в рассматриваемой выборке крупных таксонов было разным в разные эры. В палеозое и мезозое между этими величинами наблюдается обратная зависимость (те крупные таксоны, которые были приурочены к более разнообразным сообществам, имели в среднем более низкую удельную скорость родообразования). В кайнозое эта зависимость не выявляется, т.е. таксоны, приуроченные к разнообразным сообществам, имели в среднем примерно такую же удельную скорость родообразования, что и таксоны, приуроченные к простым сообществам. Различия между таксонами по величинам  $D$  и  $V$  отчасти могут объясняться тафономическими причинами (в частности, различной вероятностью сохранения в ископаемом состоянии). Поэтому наличие реального “биологического сигнала” в каждом из трех показанных на рис. 2, в линейных трендов, рассматриваемых по отдельности, не совсем очевидно и требует специального обоснования. Однако представляется маловероятным, что характер избирательной неполноты летописи в отношении рассматриваемых таксонов радикально изменился в кайнозое по сравнению с мезозоем и палеозоем. Поэтому изменение тренда с убывающего (в палеозое и мезозое) на неубывающий, горизонтальный (в кайнозое) может нести биологический сигнал, отражающий качественные изменения структуры биоты в кайнозое по сравнению с мезозоем. Как видно из вышесказанного, изменение характера взаимосвязи показателей  $V$  и  $D$  может быть связано с тем, что в кайнозое многие крупные таксоны (гастроподы, двустворки, мшан-

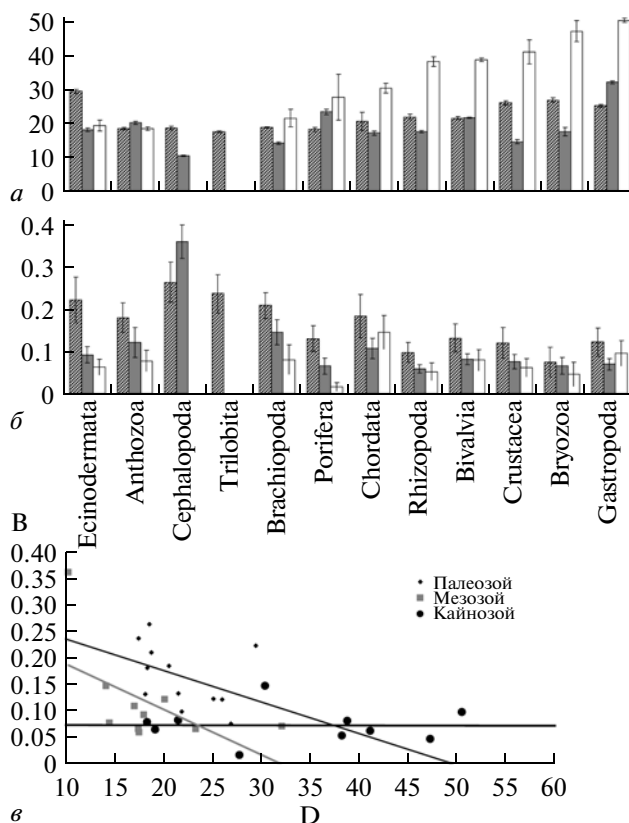


Рис. 2. Средние значения  $D$  и  $V$  для основных крупных таксонов фанерозойской морской биоты по эрам: в каждой тройке столбиков левый (с косой штриховкой) соответствует палеозою, средний (серый) – мезозою, правый (белый) – кайнозое; показаны 95% доверительные интервалы: а – средние значения  $D$ , б – средние значения  $V$ , в – соотношение средних значений  $D$  и  $V$ . Каждый маркер соответствует средним значениям  $D$  и  $V$  для одного крупного таксона в течение одной эры; три типа маркеров соответствуют трем эрам. Для наглядности показаны линейные тренды для каждой эры: черная тонкая линия – палеозой, серая линия – мезозой, черная толстая линия – кайнозой.

ки, фораминиферы, ракообразные, хордовые) перешли к жизни в гораздо более разнообразных (по сравнению с мезозоем) сообществах, причем переход сопровождался ускоренной диверсификацией этих таксонов. Те крупные таксоны, которые в кайнозое продолжали жить в сообществах, примерно таких же по уровню разнообразия, как те, в которых они жили в мезозое (иглокожие, кораллы, брахиоподы, губки), не демонстрируют ускоренной диверсификации в кайнозое.

Данная закономерность может быть связана с усилением широтного климатического градиента в кайнозое (Clarke, Stame, 2003). Можно заметить, что перечисленные группы, перешедшие в кайнозое к жизни в разнообразных сообществах, имеют в наши дни весьма высокое разнообразие в морских сообществах умеренных широт, а не только в тропиках: это те таксоны, которые сумели хорошо при-

способиться к жизни вне тропической зоны. Остальные группы хотя и могут достигать высокого разнообразия в тропиках, в умеренных широтах имеют сравнительно низкий уровень разнообразия. Вероятно, резкий рост общего родового разнообразия в кайнозое, как и рост среднего альфа-разнообразия, отчасти связан с эффективным освоением многими (но не всеми) крупными таксонами именно умеренных широт.

**3. Раздельный анализ по таксонам: динамика показателя S (изменения корреляции В и D во времени).** Изменения характера корреляции показателей В и D в фанерозое имеют как общие, так и различающиеся черты у разных таксонов (рис. 3). Признаков, общих для всех без исключения таксонов, немного: без оговорок к ним можно отнести только снижение S примерно 160–190 млн. лет назад (середина юры). Остальные признаки встречаются только у части таксонов. Например, в период 300–400 млн. лет назад (девон — карбон) высокие значения S (т.е. выраженная положительная корреляция между альфа-разнообразием и темпом родообразования) характерны для многих таксонов (*Bivalvia*, *Chordata*, *Bryozoa*, *Gastropoda*, *Crustacea*), однако есть и такие таксоны, у которых в это время наблюдаются низкие значения S (*Cephalopoda*, *Conodonta*, *Trilobita*, *Anthozoa*). Можно заметить, что в первую группу попали таксоны, которые позже, в мезокайнозое, претерпевали быстрый рост глобального разнообразия и стали доминирующими, а во вторую — группы, полностью вымершие или пришедшие в упадок (палеонтологические данные по цефалоподам относятся прежде всего к наружнораковинным формам, а кораллы на границе палеозоя и мезозоя претерпели радикальную смену состава на высших таксономических уровнях и палеозойские таксоны кораллов, таким образом, также можно рассматривать как претерпевшие упадок; кроме того, общее разнообразие кораллов в кайнозое не выросло по сравнению с палеозоем).

В перми (около 250–300 млн. лет назад) в одних группах наблюдается снижение S (*Bivalvia*, *Gastropoda*, *Crustacea*), в других — рост (*Anthozoa*, *Bryozoa*, *Echinodermata*, *Conodonta*). Можно заметить, что таксоны первой группы меньше пострадали от глобального “ухудшения” условий в конце перми и легче перенесли великое вымирание на рубеже перми и триаса. По-видимому, таксоны второй группы (“неудачники”) реагировали на кризисные условия, которые вели к обеднению сообществ, снижением темпов диверсификации, что могло быть связано с пониженной способностью к освоению освобождающихся ниш (это объясняет и медленные темпы восстановления после кризиса). Таксоны первой группы (“победители”) обладали большей способностью к освоению освободившегося экологического пространства в обедневших сообществах, что способствовало их более быстрому восстановлению.

Складывается впечатление, что залогом успеха в макроэволюционном “соревновании”, по крайней

мере в позднем палеозое, была способность представителей таксона в “благоприятных” условиях (например, в девоне-карбоне) осваивать ниши, создаваемые другими членами сообщества (отсюда высокие значения S в благоприятные периоды), а в “неблагоприятных” условиях (например, в окрестностях рубежа перми и триаса) — осваивать ниши, освобождающиеся в результате вымирания других членов сообщества (отсюда снижение S в неблагоприятные периоды).

Контрастные различия между таксонами наблюдаются также в мелу (145.5–65.5 млн. лет назад). На этот период приходится ярко выраженный пик значений S у большинства таксонов. Наивысших значений показатель S достигает у двустворок, хордовых и ракообразных. Однако у некоторых групп (кораллов, губок, мшанок, радиолярий) данный пик отсутствует. По-видимому, таксоны первой группы были в большей степени вовлечены в коэволюционные процессы, которые предположительно ускоряли диверсификацию благодаря эффекту “создания ниш”, подобно тому, как это происходило в это же время на суше в ходе коэволюции цветковых, насекомых и млекопитающих. Один из таких процессов мог быть связан с сопряженной эволюцией моллюсков, в том числе двустворчатых, и хищников, разгрызавших или разламывавших их раковины (Oji et al., 2003).

**4. Асинхронность изменения изучаемых показателей.** Простое визуальное сопоставление рядов В и D показывает, что в ряде случаев при сходстве последовательности однонаправленных изменений параметров имеет место некоторая асинхронность, сдвиг во времени (рис. 4, а). В тех случаях, где рассогласование имеет место, его величина не превышает одного, реже двух, временных интервалов шкалы SDB, т.е. 3–6 млн. лет. При этом изменения В чаще опережают изменения D, но есть и обратные примеры. Различная направленность смещений усложняет учет асинхронности — графики ведут себя как слабоэластичные пружины, на одних участках сжатые, на других — растянутые. По причине небольшой величины смещений долговременные тренды в общих чертах можно анализировать и без учета асинхронности, хотя в ряде случаев это создает проблемы в расчетах и интерпретации. Эта асинхронность является своеобразным свидетельством в пользу “естественности” и реальности полученных корреляций. Имеющиеся в БД параметры для каждого временного интервала независимы от соседних интервалов и нет причин, обуславливающих повторение какой-либо сложной последовательности изменений одного ряда данных в другом ряду то без сдвига, то с нестабильным по направлению и величине сдвигом. Вероятно, асинхронность этого рода обусловлена в одних случаях запаздыванием экологического ответа сообществ на эволюционные события, а в других — запаздыванием эволюционного ответа на перестройки экосистем.

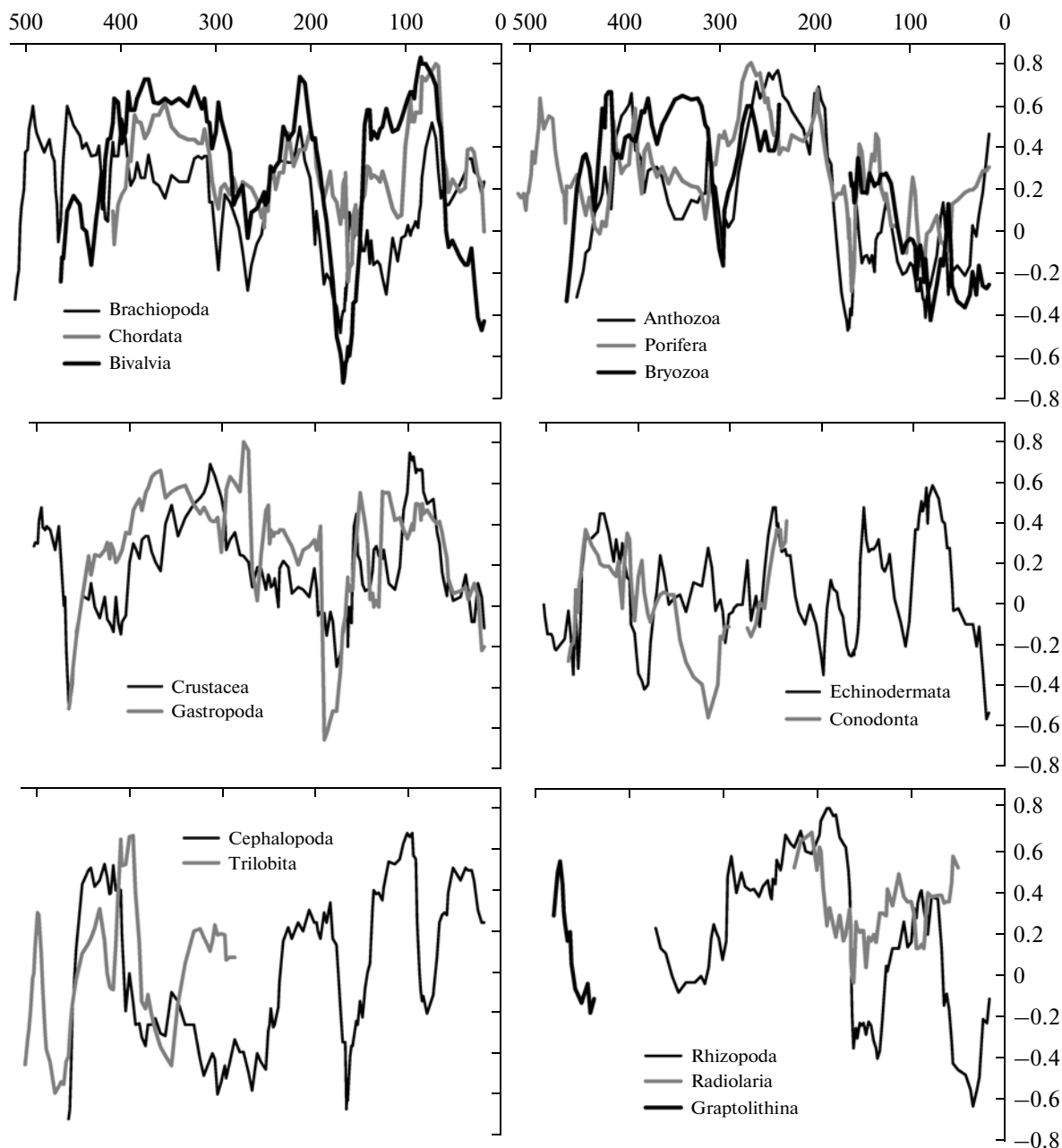
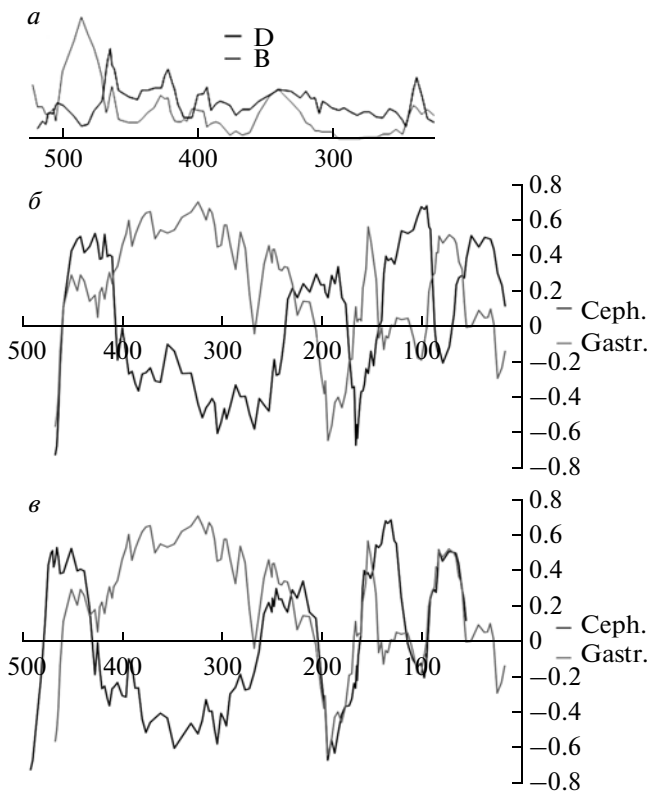


Рис. 3. Динамика показателя S в различных таксонах. По горизонтальной оси – время в млн. лет назад.

Асинхронность другого рода проявляется при сравнении графиков корреляций, построенных для различных таксонов (рис. 4, б). Видимая отрицательная связь (противофазность) изменений S для двух классов моллюсков на протяжении мезозоя и кайнозоя в действительности может отражать сильную скрытую положительную связь, поскольку изменения S головоногих с большой точностью повторяют предшествовавшие аналогичные изменения этого показателя брюхоногих (рис. 4, в). В других группах также есть примеры подобного сопряжения. Возможно, некоторые разрозненные пики положительной и отрицательной корреляции

в разных группах могут оказаться связанными друг с другом посредством каких-то очень медленно разворачивающихся эволюционно-экологических эффектов.

**5. Возможные альтернативные объяснения наблюдаемых корреляций между В и D.** Положительная корреляция между В и D теоретически может породиться не только эффектом “создания ниш” и способностью таксонов осваивать новые ниши, создаваемые другими членами сообщества, но и другими факторами. Усилить эту корреляцию в принципе может любой фактор, который: 1) менялся в течение фанерозоя, 2) оказывал сходное (одна-



**Рис. 4.** Асинхронность изменения параметров: *a* – асинхронность однотипных изменений показателей В и D одного таксона (на примере палеозойского этапа развития Echinodermata); *б* – асинхронность однотипных изменений показателя S разных таксонов (на примере мезокайнозойского этапа развития Cephalopoda и Gastropoda, для палеозойского этапа заметна стабильная противоположная направленность изменений S); *в* – результат смещения ряда данных для Cephalopoda “в прошлое” на 9 стадий шкалы SDB (около 30 млн. лет).

правленное) влияние, прямое или опосредованное, на величины В и D. Эти факторы могут быть как эволюционно-экологическими, так и геологическими (тафономическими), биогеографическими (миграция) или связанными с разной степенью изученности и представленности в ПДБ ископаемых разного возраста и разной таксономической принадлежности. Возможно, положительная корреляция отчасти объясняется тем, что общая “благоприятность” условий для той или иной группы может одновременно способствовать и росту вероятности появления новых родов, и росту альфа-разнообразия сообществ, к которым приурочена эта группа (что ведет к синхронному росту В и D), причем между этими показателями может и не быть непосредственной причинно-следственной связи. В “неблагоприятных” условиях можно ожидать синхронного снижения В и D, опять-таки без прямого влияния одного показателя на другой. По-видимому, такое действительно наблюдается в некоторых случаях, особенно во время кризисных периодов (см. выше).

Тафономические особенности и неравномерность степени изученности отложений разного возраста может вести к тому, что в тафономических “окнах”, т.е. в периоды с повышенной сохраняемостью ископаемых и (или) с повышенной степенью изученности будут наблюдаться одновременно высокие значения и D (потому что палеонтологические коллекции, относящиеся к данному возрасту, особенно богаты), и В (потому что в эти периоды с большей вероятностью будут обнаруживаться редкие формы, в том числе ранние представители таксонов, которые достигли расцвета позже). Влияние этих факторов, вероятно, можно отчасти уменьшить путем введения специальных поправок (Alroy et al., 2001, 2008), и эта работа, несомненно, в будущем должна быть проделана. Пока же следует иметь в виду, что вычисленные нами значения S могут быть в той или иной мере завышены (если за “истинные” принимать такие значения S, которые адекватно отражают реальное соотношение положительных и отрицательных эффектов, оказываемых альфа-разнообразием на диверсификацию).

Однако есть основания полагать, что влияние указанных “посторонних” факторов на вычисленные значения S, скорее всего, невелико. В пользу этого свидетельствуют следующие факты. Во-первых, величина S для каждого таксона и для всей биоты в целом далеко не всегда является положительной. Выявлен ряд периодов отрицательной корреляции между В и D, что трудно объяснить артефактами или влиянием сторонних факторов. Во-вторых, если бы ключевую роль играли тафономические факторы и степень изученности, следовало бы ожидать, что величина S в целом должна снижаться со временем (поскольку степень сохранности и изученности ископаемых в целом растет по мере приближения к современности). У некоторых таксонов такое общее снижение действительно наблюдается, но далеко не у всех. Например, у ракообразных, хордовых и иглокожих в течение фанерозоя наблюдалось не снижение, а рост показателя S. Более того, следовало бы ожидать, что периоды положительной корреляции будут приурочены к эпохам, наименее изученным или недостаточно полно представленным в базах данных, а периоды отрицательной корреляции – к эпохам с наивысшей степенью изученности. Однако сопоставление показателя S и объема данных по разным временным интервалам в БД (оцениваемого по числу коллекций) не выявило значимой корреляции между этими величинами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной вывод, который можно сделать из проделанной работы, по-видимому, состоит в том, что сравнительный анализ динамики альфа-разнообразия морских сообществ и макроэволюционных процессов, происходивших в фанерозойской морской биоте, во-первых, технически возможен на основе имеющихся баз данных, во-вторых, может да-

вать интересные результаты. В фанерозойской истории основных крупных таксонов морской биоты были периоды положительной корреляции альфа-разнообразия и темпов родообразования, которые чередовались с относительно более краткими периодами отрицательной корреляции. Периоды положительной корреляции, вероятно, соответствуют тем этапам развития таксонов, когда преобладало положительное влияние альфа-разнообразия на диверсификацию, опосредованное коэволюцией и “созданием ниш”. Периоды отрицательной корреляции соответствуют преобладанию отрицательного влияния, опосредованного эффектом “насыщения сообществ”. “Положительные” периоды в целом длительнее “отрицательных”. Возможно, это означает, что в эволюции морской биоты сопряженная диверсификация и “создание ниш” играли более важную роль, чем насыщение сообществ. В ряде случаев, возможно, имели место долговременные эволюционно-экологические эффекты, которые могли приводить к тому, что сходные изменения количественных показателей в эволюции разных таксонов происходили со значительным сдвигом во времени. Преобладание положительной связи между альфа-разнообразием и темпами диверсификации согласуется с данными исследований рецентных сообществ, по крайней мере часть которых далека от насыщения, что облегчает проникновение в них чужеродных видов (Stohlgren et al., 1999, 2008). Вероятно ненасыщенность была характерна и для многих палеосообществ, что способствовало как родообразованию, так и вселению новых родов. Данный вывод хорошо согласуется с предсказанием гиперболической модели роста биоразнообразия (Markov, Korotayev, 2007). Согласно этой модели, ускорение роста разнообразия обеспечивается нелинейными положительными обратными связями между разнообразием и скоростью его роста, которые реализуются через эффекты, оказываемые ростом альфа-разнообразия на темпы появления и вымирания родов. Снижение темпов вымирания родов в сообществах с высоким альфа-разнообразием подтверждает положительную корреляцию между альфа-разнообразием и продолжительностью существования родов (Markov, 2009). Рост темпов появления родов по мере усложнения сообществ, порождающий положительную корреляцию между В и D, подтверждается результатами настоящей работы.

Работа выполнена при поддержке Программ Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” и “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем, Подпрограмма II” и РФФИ (проект 09-05-01009).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем // Успехи совр. биол. 2005. Т. 125. № 4. С. 337–348.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 60–95.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.

Марков А.В. Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биол. 2001. № 6. С. 460–471.

Марков А.В., Коротаев А.В. Гиперболический рост разнообразия морской и континентальной биот фанерозоя и эволюция сообществ // Журн. общ. биол. 2008. № 3. С. 175–194.

Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русс. энтомол. об-ва. 2002. Т. 73. С. 1–108.

Риклефс П. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2000. 512 с.

Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М.: Изд-во иностр. литер., 1960. 230 с.

Alroy J., Marshall C.R., Bambach R.K. et al. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification // Proc. Nation. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 6261–6266.

Alroy J., Aberhan M., Bottjer D.J. et al. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates // Science. 2008. V. 321. № 5885. P. 97–100.

Bambach R.K. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic // Paleobiology. 1977. V. 3. P. 152–167.

Bastolla U., Fortuna M.A., Pascual-García A. et al. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity // Nature. 2009. V. 458. № 7241. P. 1018–1020.

Bellwood D.R. Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective // Paleobiology. 2003. V. 29. № 1. P. 71–83.

Benton M. The history of the biosphere: equilibrium and non-equilibrium models of global diversity // Trends Ecol. Evol. 1987. V. 2. № 6. P. 153–156.

Benton M.J., Emerson B.C. How did life become so diverse? The dynamics of diversification according to the fossil record and molecular phylogenetics // Palaeontology. 2007. V. 50. P. 23–40.

Bush A.M., Bambach R.K. Did alpha diversity increase during the Phanerozoic? Lifting the veils of taphonomic, latitudinal, and environmental biases // J. Geol. 2004. V. 112. P. 625–642.

Clarke A., Crame J.A. The importance of historical processes in global patterns of diversity // Macroecology: concepts and consequences / Eds. T.M. Blackburn, K.J. Gaston. Oxford: Blackwell, 2003. P. 130–151.

Crisp M.D., Arroyo M.T.K., Cook L.G. et al. Phylogenetic biome conservatism on a global scale // Nature. 2009. V. 458. № 7239. P. 754–756.

Emerson B.C., Kolm N. Species diversity can drive speciation // Nature. 2005. V. 434. № 7036. P. 1015–1017.

Erwin D.H. Macroevolution: seeds of diversity // Science. 2005. V. 308. № 5729. P. 1752–1753.

Forbes A.A., Powell T.H.Q., Stelinski L.L. et al. Sequential sympatric speciation across trophic levels // Science. 2009. V. 323. № 5915. P. 776–779.

- Fussmann G.F., Loreau M., Abrams P.A.* Eco-evolutionary dynamics of communities and ecosystems // *Funct. Ecol.* 2007. V. 21. № 3. P. 465–477.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al.* A geologic time scale 2004. Cambridge: Univ. Press, 2004. 610 p.
- Grant P.R., Grant B.R.* How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches. Princeton: Univ. Press, 2008. 218 p.
- Harmon L.J., Matthews B., Des Roches S. et al.* Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning // *Nature*. 2009. V. 458. № 7242. P. 1167–1170.
- Lane A., Benton M.J.* Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve // *Amer. Natur.* 2003. V. 162. № 3. P. 265–276.
- Loreau M.* Are communities saturated? On the relationship between  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity // *Ecology Letters*. 2000. V. 3. P. 73–76.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P. et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // *Science*. 2001. V. 294. № 5543. P. 804–808.
- Losos J.B.* Lizards in an evolutionary tree. Ecology and adaptive radiation of Anoles. Berkeley: Univ. California Press, 2009. 512 p.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203 p.
- Markov A.V.* Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // *Paleobiology*. 2009. V. 35. № 2. P. 231–250.
- Markov A.V., Korotayev A.V.* Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend // *Palaeoworld*. 2007. V. 16. P. 311–318.
- Novack-Gottshall P.M.* Using a theoretical ecospace to quantify the ecological diversity of Paleozoic and modern marine biotas // *Paleobiology*. 2007. V. 33. № 2. P. 273–294.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W.* Niche construction: the neglected process in evolution. Princeton: Univ. Press, 2003. 468 p.
- Oji T., Ogaya C., Sato T.* Increase of shell-crushing predation recorded in fossil shell fragmentation // *Paleobiology*. 2003. V. 29. № 4. P. 520–526.
- Patzkowsky M.E., Holland S.M.* Lack of community saturation at the beginning of the Paleozoic plateau: the dominance of regional over local processes // *Paleobiology*. 2003. V. 29. № 4. P. 545–560.
- Patzkowsky M.E., Holland S.M.* Diversity partitioning of a Late Ordovician marine biotic invasion: controls on diversity in regional ecosystems // *Paleobiology*. 2007. V. 33. № 2. P. 295–309.
- Powell M.G., Kowalewski M.* Increase in evenness and sampled alpha diversity through the Phanerozoic: comparison of early Paleozoic and Cenozoic marine fossil assemblages // *Geology*. 2002. V. 30. № 4. P. 331–334.
- Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontol. J.* 2002. V. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Schluter D.* The ecology of adaptive radiation. Oxford: Univ. Press, 2000. 302 p.
- Seehausen O., Terai Y., Magalhaes I.S. et al.* Speciation through sensory drive in cichlid fish // *Nature*. 2008. V. 455. № 7213. P. 620–626.
- Sepkoski J.J.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // *Paleobiology*. 1978. V. 4. № 3. P. 223–251.
- Sepkoski J.J.* Alpha, beta or gamma: where does all the diversity go? // *Paleobiology*. 1988. V. 14. № 3. P. 221–234.
- Sepkoski J.J.* Population biology models in macroevolution // *Analytical paleobiology. Short courses in paleontology. № 4* / Eds. N.L. Gilinsky, P.W. Signor. Knoxville: the Paleontol. Soc., 1991. P. 136–156.
- Shorrocks B.* The biology of African savannahs. Oxford: Univ. Press, 2007. 268 p.
- Stohlgren Th.J., Binkley D., Chong G.W. et al.* Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity // *Ecol. monog.* 1999. V. 69. № 1. P. 25–46.
- Stohlgren Th.J., Barnett D.T., Jarnevich C.S. et al.* The myth of plant species saturation // *Ecology Letters*. 2008. V. 11. P. 313–326.
- Thompson J.N.* Rapid evolution as an ecological process // *Trends Ecol. Evol.* 1998. V. 13. P. 329–332.
- Vermeij G.* Anatomy of an invasion: the trans-Arctic interchange // *Paleobiology*. 1991. V. 17. № 3. P. 281–307.
- Western D., Behrensmeyer A.K.* Bone assemblages track animal community structure over 40 years in an African savanna ecosystem // *Science*. 2009. V. 324. № 5930. P. 1061–1064.

## Relationship between the Alpha Diversity of Communities and the Appearance Rates of New Genera in the Evolution of Phanerozoic Marine Biota

A. V. Markov, A. A. Bondarev, M. V. Vinarsky

The influence of the alpha diversity of communities on the appearance rates of new species may be either positive (due to coevolution and niche construction) or negative (due to community saturation). The development of global paleontological databases allows the extrapolation of the analysis of these effects to past geological epochs. To assess the effect of alpha diversity on the rates of generic formation in the evolution of the Phanerozoic marine biota, the correlation of the parameters D (mean generic diversity of paleontological collections containing representatives of a large taxon) and B (relative rate of the appearance of new genera in the given large taxon) was analyzed. The majority of large taxa, and the Phanerozoic biota in general, characteristically show predominance of periods of positive correlation (synchronous changes) of B and D, separated by shorter periods of negative correlation (opposite phase changes). These can be interpreted as periods of positive and negative influence of alpha diversity on diversification, although positive correlation can be generated by other factors, including taphonomic ones. Apparently, in the evolution of the Phanerozoic marine biota, the coevolution and “niche construction” played a more significant role than the effect of “saturation” of communities.

*Key words:* Alpha Diversity, marine biota, communities, rates of appearance, paleontological databases, Phanerozoic.