

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ ФОРАМИНИФЕР

В.Ю. Дмитриев

Палеонтологический институт РАН

Таксономическая диверсификация фораминифер в фанерозое (появление и вымирание родов, а также родовое разнообразие) изучены в сравнении с диверсификацией всех морских скелетных животных.

Выборочные списки родов ископаемых морских животных часто дают возможность охарактеризовать изменения во времени всего морского биоразнообразия (Lasker, 1978). Условием пригодности выборочных списков является случайность представленных в них данных по отношению ко всей морской фауне. В ряде случаев материалы по отдельным крупным группам морских животных позволяют обнаружить заметное (хотя и неполное) сходство с поведением случайной выборки (Raup, Boyajian, 1988). Так как случайные выборки отражают только поведение генеральной совокупности, можно поставить вопрос об изучении диверсификации отдельных групп животных. Не является ли такое изучение в какой-то степени неявным исследованием не самой группы, а всей фауны? Каковы должны быть методы обработки палеонтологических данных, которые позволят отделить одно от другого?

Эти вопросы обсуждаются ниже на примере развития фораминифер в течение фанерозоя. Исходным материалом послужили сведения о распространении родов ископаемых морских животных, собранные Дж. Сепкоски (Sepkoski, 2002; 35638 родов, из них 2052 рода фораминифер).

Очевидным путем решения сформулированной задачи является сравнение группы и всех морских животных, составляющих генеральную совокупность, выборку из которой образуют данные по группе. Основным методом сравнения явилось изучение графиков нового для палеонтологии типа, отображающих зависимость числа появившихся и вымерших родов фо-

раминифер от появления и вымирания родов всех морских животных. Общее число появлений и вымираний родов фораминифер от момента их первых находок в начале кембрия до нижней границы каждого из последующих веков отображалось как функция числа появлений или, соответственно, вымираний родов всех морских животных до той же границы.

Основные результаты представлены на рис. 1-4. На рис. 1 приведены графики для появления (рис. 1, а) и вымирания (рис. 1, б) родов фораминифер за всю историю группы. Оба графика можно разделить на четыре характерных интервала. В пределах трех из них зависимость близка к линейной: карбон-пермь (рис. 2), анизий – готерив (рис. 3), остальной мел и кайнозой (рис. 4). В ранне-среднепалеозойской части графиков зависимость отличается от линейной.

Отрезки прямых на рис. 2-4 характеризуют математическое ожидание случайной выборки из всей морской фауны. Развитие такого типа означает полную интегрированность группы в целостное развитие биоты. Если изменяются скорости появления и вымирания родов всех морских животных, таким же образом (во столько же раз) меняются эти скорости и в изучаемой группе. Когда появление и вымирание родов в изучаемой группе происходит как в случайной выборке, то изолированное изучение группы не дает никаких сведений о самой группе, а только о всей фауне, но это обстоятельство остается скрытым от исследователя. Оно может быть выявлено только при совместном исследовании и того и другого.

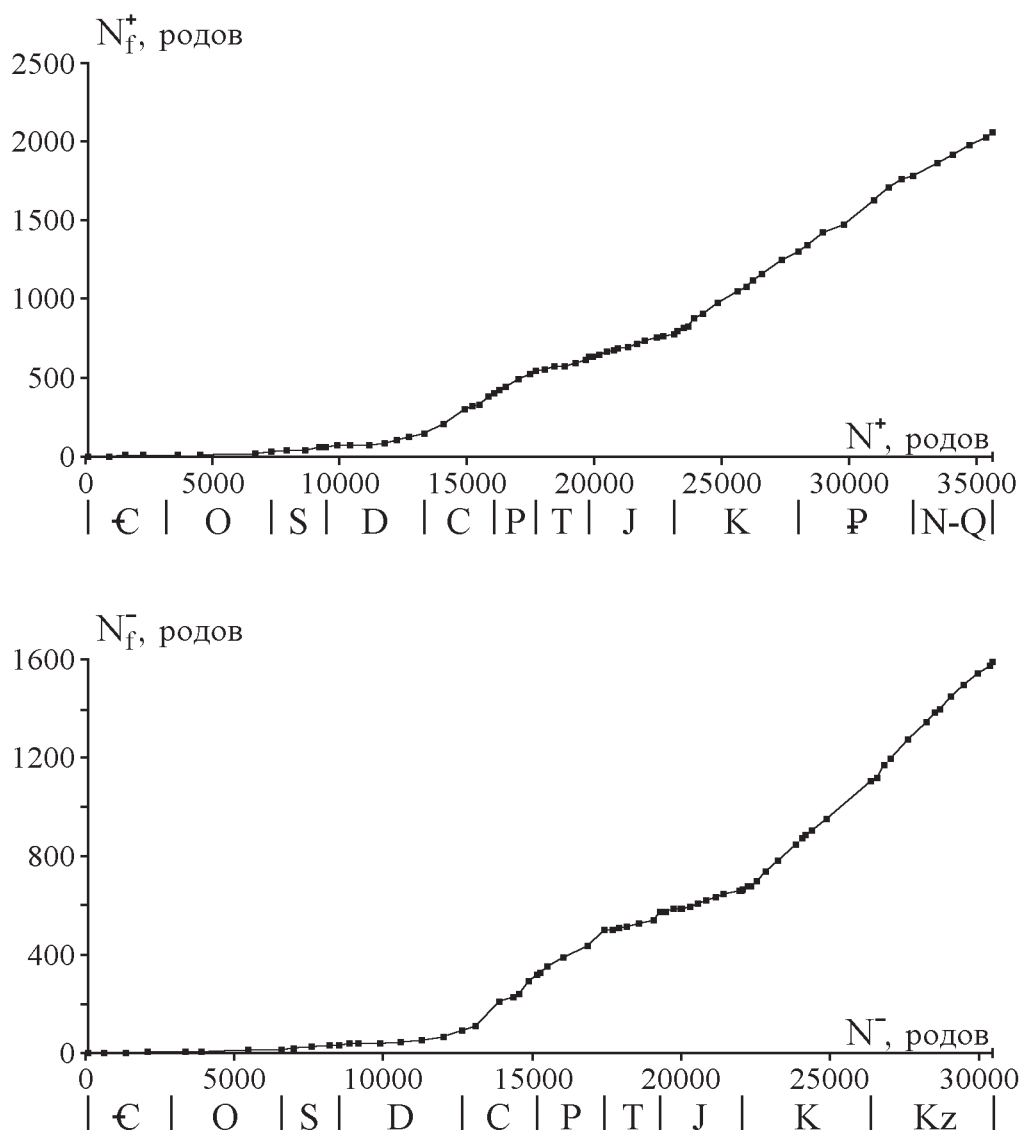


Рис. 1. Появление и вымирание родов фораминифер. Обозначения к рис. 1-4: N_f^+ , N_f^- – число родов фораминифер, появившихся (+) и вымерших (-) от начала кембрия, N^+ , N^- – то же для всех морских животных.

Биологическое истолкование линейности может быть дано в самом общем виде из соображений об основных факторах появления и вымирания. Фоновые появления и вымирания родов могут сильно зависеть от биотических отношений между представителями разных таксонов. Биотические отношения связывают животных из далеких в таксономическом отношении групп и не зависят или мало зависят от таксономической принадлежности (кроме конкуренции представителей близкородственных таксонов, которая составляет небольшую часть всей совокупности биотических отношений). Поэтому данные по одному крупному таксону в своей существенной части могут быть случайны по отношению к изменениям таксономического разно-

образия всей биоты. Тогда математические ожидания числа появлений и вымираний родов изучаемой группы животных будут пропорциональны числу появлений и вымираний родов во всей фауне.

Единственная особенность, характеризующая изучаемую группу в случае линейного развития, это возможное изменение доли принадлежащих ей родов во всей фауне. Доля зависит от скоростей появления и вымирания родов в группе и фауне: если отношение скоростей диверсификации группы и всей фауны длительно сохраняется, доля асимптотически приближается к этому отношению. После того, как достигается такое состояние, изменения разнообразия группы и фауны полностью совпадают.

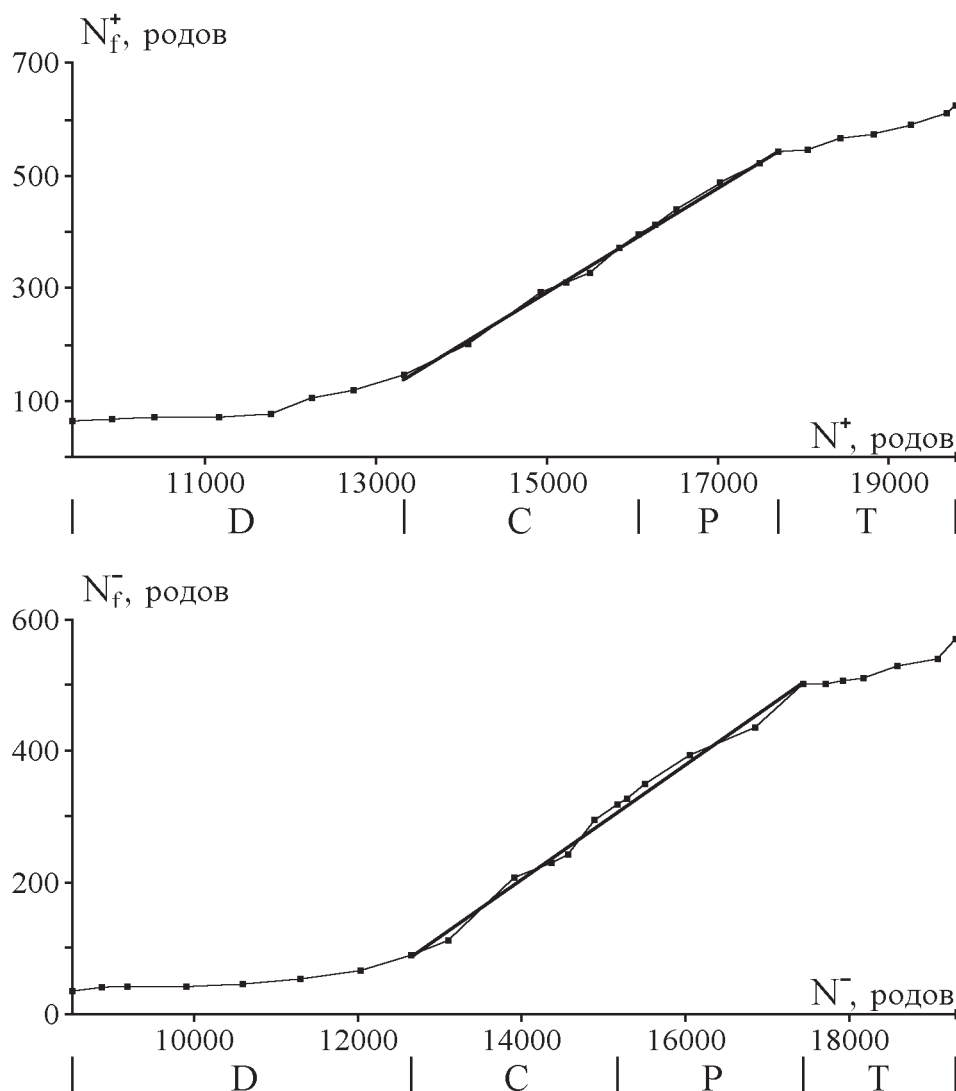


Рис. 2. Появление и вымирание родов фораминифер в девоне – триасе.

Фактическая картина появления и вымирания родов фораминифер (рис. 1-4) не соответствует линейной зависимости для всего изученного времени. Главные отличия в последоновской части графиков, характеризующие развитие собственно фораминифер, сосредоточены в двух небольших интервалах – в окрестности границы перми и триаса и в середине раннего мела, которые соответствуют переходам от одного участка, близкого к линейному, к другому. В это время происходят основные изменения в положении группы в системе биотических отношений морских животных, когда диверсификация фораминифер демонстрирует кратковременные нарушения выраженной зависимости от биоты.

Три основных этапа последоновской диверсификации фораминифер можно количественно охарактеризовать угловыми коэффициентами аппроксимирующих

отрезков на рис. 2-4. Коэффициенты равны доле появлений или вымираний родов фораминифер среди таких же событий у всех скелетных животных (ниже дано в процентах):

	Появление	Вымирание
Карбон – пермь	9,3	8,7
Анизий – готерив	4,9	3,8
Баррем – ныне	10,3	11,4

В позднем палеозое из числа появившихся родов всех скелетных животных каждый 11-й род относится к фораминиферам, в анизии – готериве это всего лишь 20-й род, после готерива соотношение вновь сближается с позднепалеозойским – появление одного рода фораминифер приходится на 9,7 родов всех известных в палеонтологической летописи животных. Относительное снижение интенсивности

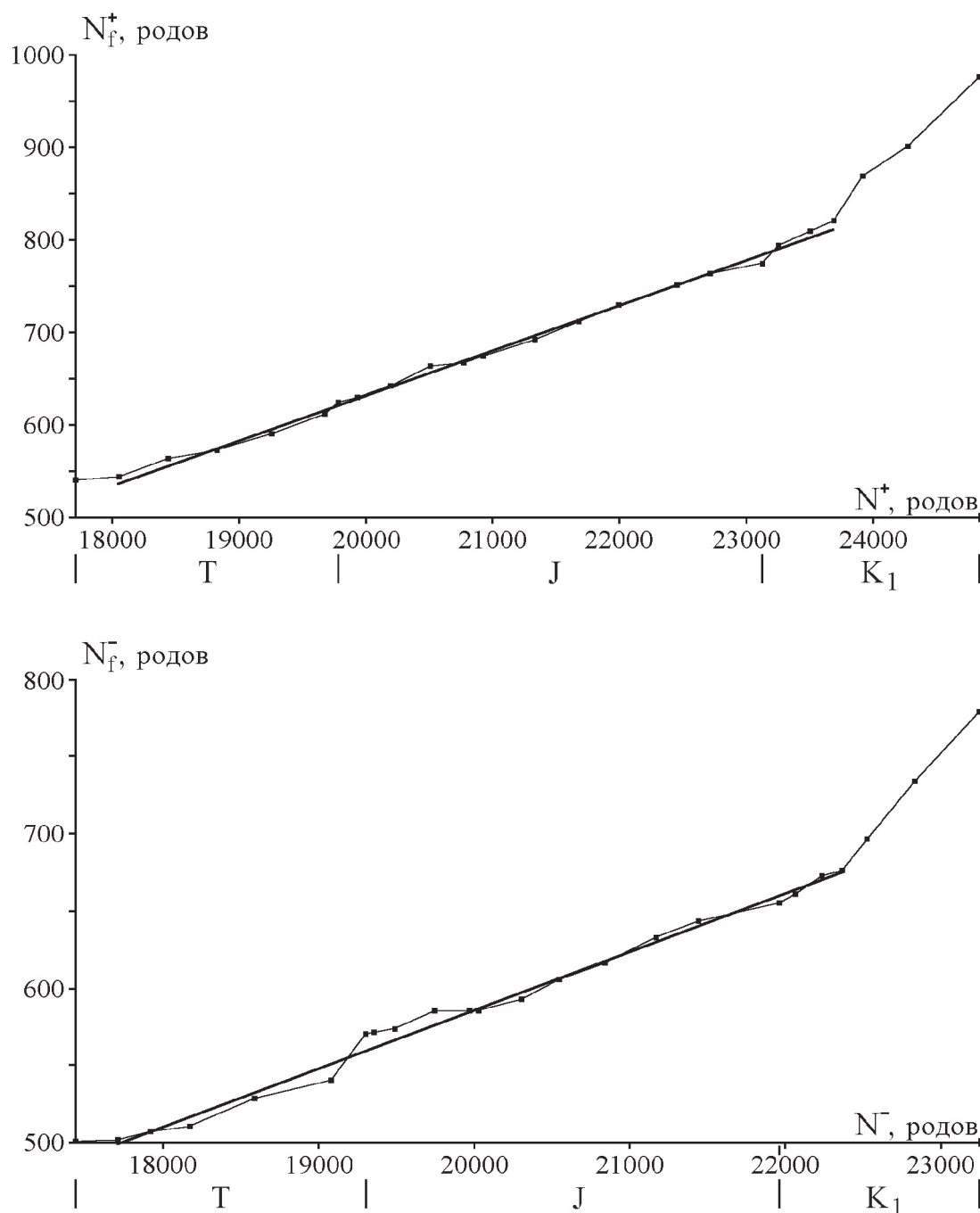


Рис. 3. Появление и вымирание родов в триасе – раннем мелу.

появления и вымирания фораминифер в мезозое – интересный факт, нуждающийся в отдельном объяснении.

Два главных события в последевонской диверсификации фораминифер могут быть обусловлены новыми адаптациями или такими изменениями в структуре биотических отношений морских организмов, которые способствуют экспансии группы в результате ее преадаптированности к новым условиям. Изменение роли фораминифер в развитии биоты произошло в конце перми – начале триаса одновременно с крупнейшей структурной перестройкой биотических

отношений в окрестностях пермо-триасового минимума биоразнообразия, значение новых адаптаций здесь может быть второстепенным. Меловое событие в эволюционной истории фораминифер не совпадает с какими-либо крупными изменениями таксономического разнообразия остальной биоты. Здесь роль внутригрупповых факторов может преобладать.

Две перестройки в развитии фораминифер, когда существенно менялись их отношения с биотическим окружением, – наиболее очевидные события в диверсификации группы. Сложнее поддаются

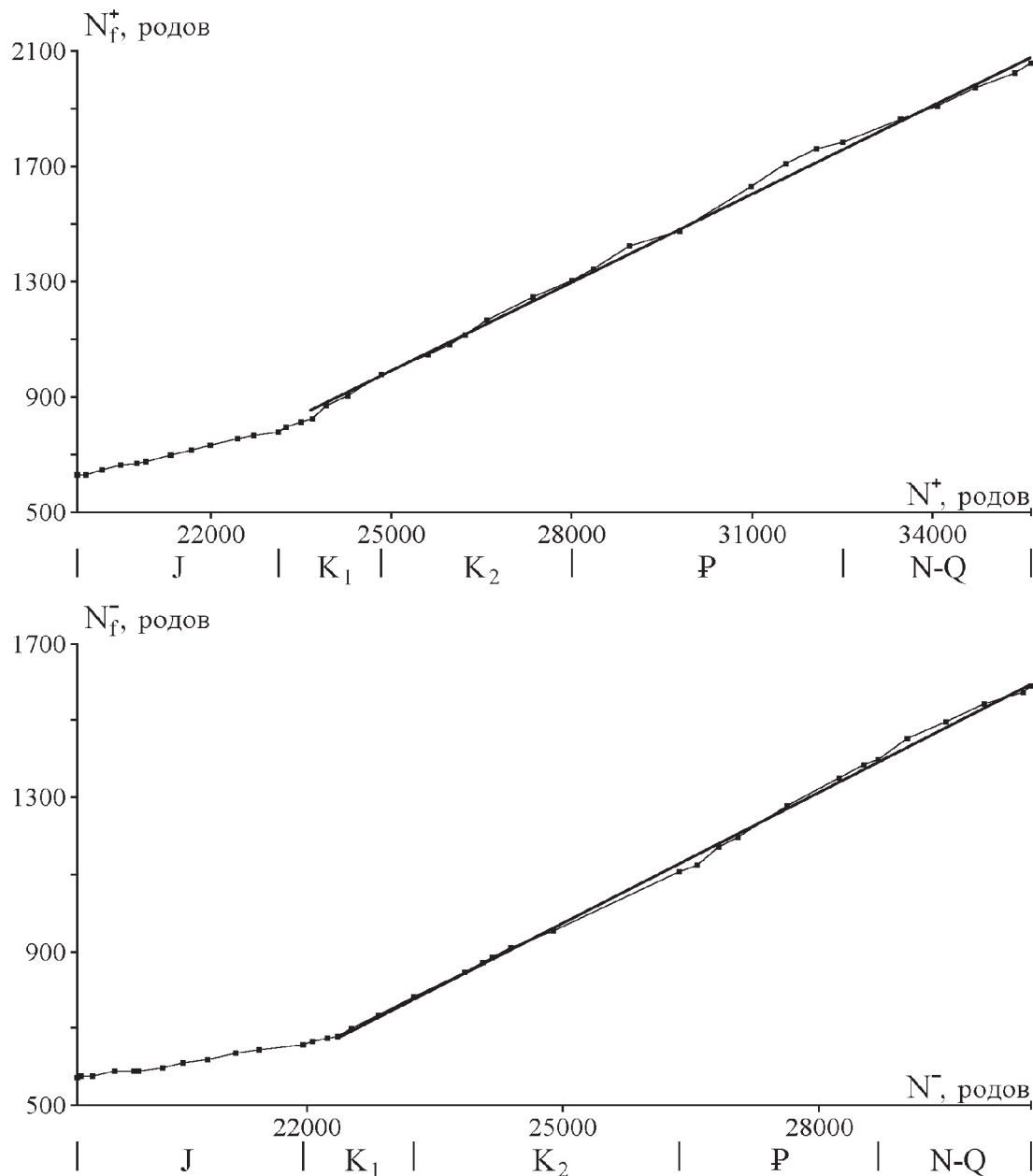


Рис. 4. Диверсификация фораминифер в юре – кайнозое.

анализу специфические особенности развития фораминифер между этими событиями. Диагностика таких особенностей может быть основана только на анализе отклонений от линейности на интервалах аппроксимации. Вся совокупность отклонений может быть количественно оценена с помощью стандартного статистического критерия (Урбах, 1964)

$$\chi^2 = \sum (n_i - n_i^*)^2 / n_i^*$$

где n_i – фактическое число событий (появлений или вымираний), n_i^* – математическое ожидание числа событий, получаемое по результатам линейной аппроксимации. Для оценки взяты данные, обобщенные по эпохам, так как данные по векам более

подвержены влиянию погрешностей, обусловленных неравномерной изученностью ископаемого материала. Ниже приведена величина χ^2 на интервалах линейной аппроксимации и всего времени от начала карбона до современности. В скобках указано число эпох, а правее собок критическая величина χ^2 , при превышении которой совокупность отклонений считается выходящей за пределы случайной.

	Появления Вымирания		
Карбон – пермь (5)	11	3	9
Средний триас – готерив (6)		21	17
Баррем – ныне (12)	23	65	29
Все (23)	39	89	55

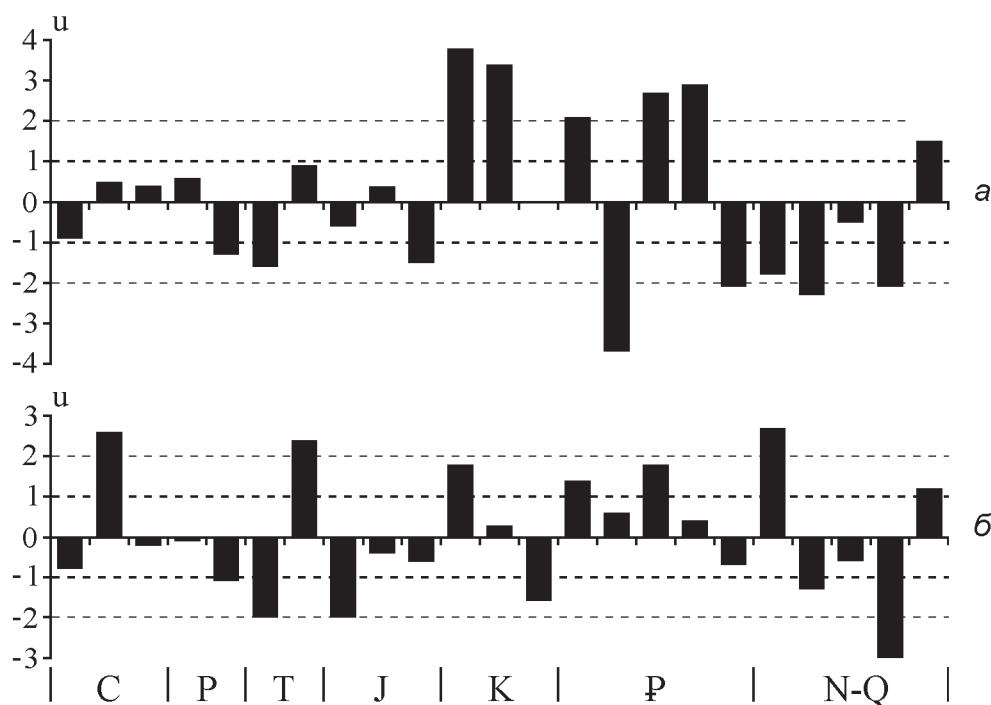


Рис. 5. Нормированные отклонения числа наблюдаемых появлений и вымираний родов фораминифер: а – появление, б – вымирание.

Только появление новых родов фораминифер в карбоне и перми характеризуется величиной, допустимой для случайных колебаний числа событий. На остальных рассмотренных интервалах и по всей их совокупности в целом критерий χ^2 свидетельствует о значимой сумме отклонений, далеко выходящей за пределы дисперсии случайной выборки. Линейная аппроксимация не достаточна для удовлетворительного описания процесса на рассмотренных временных интервалах, и требуется дополнительное исследование отклонений.

Наблюдаемые отклонения возникают за счет совместного действия трех факторов. Один из них, как указано выше, случайная дисперсия. Второй фактор – погрешности палеонтолого-стратиграфических данных, когда установленное число появлений и вымираний больше или меньше действительного. Только после оценки отклонений первого и второго типа можно выявить роль реальных изменений в появлении и вымирании родов, которые могут представлять интерес с точки зрения особенностей развития фораминифер. Если они существенны, то линейная модель процесса должна быть дополнена описанием таких отклонений.

Для выяснения этого вопроса необходимо отделить влияние случайности и погрешностей данных для каждой эпохи

отдельно. Критерий χ^2 дает только общее представление о соответствии фактических данных и результатов аппроксимации на всем ее интервале. Для оценки вклада отдельных локальных отклонений можно использовать распределение Пуассона или отклонение доли событий.

Для случайной выборки из всей фауны число событий в каждую эпоху подчиняется распределению Пуассона с математическим ожиданием и дисперсией равными n_i^* . Если ожидаемое число событий больше 20, это распределение близко к распределению Гаусса. Для фораминифер ожидаемое число событий по эпохам меняется от 10 (вымирания в плейстоцене) до 355 (вымирания в позднем мелу). Для оценки вклада данных по отдельным эпохам в общую картину отклонений от линейного развития здесь можно использовать нормированные отклонения распределения Гаусса (с параметром n_i^*). В тех случаях, когда ожидаемое число событий меньше 20 (вымирание в среднем триасе и берриасе-готериве, появления и вымирания в плейстоцене) применение распределения Гаусса приводит к некоторым небольшим искажениям. Этим можно пренебречь, так как все приводимые ниже численные оценки являются грубыми.

Другой способ исследования локальных отклонений использует обычную оценку

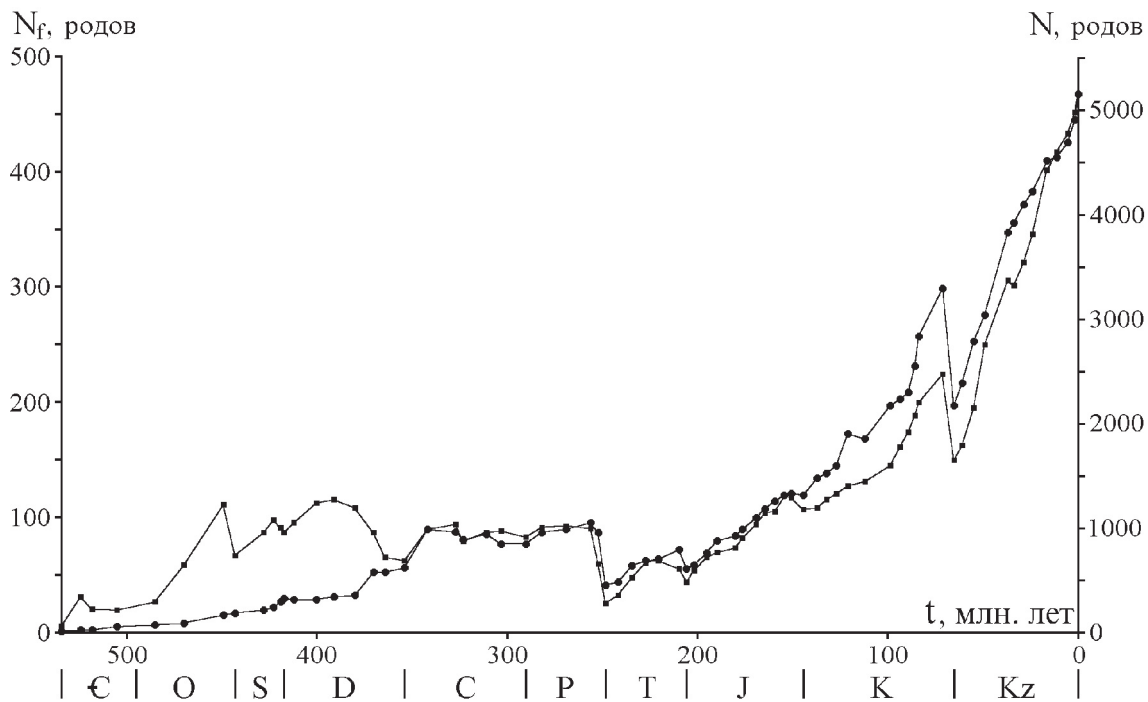


Рис. 6. Число родов фораминифер и морских скелетных животных на границах веков: N_f – фораминиферы (кружки), N – все ископаемые морские животные (квадратики). Временная шкала по Ф. Градштейну и Дж. Оггу (Gradstein, Ogg, 1996), то же на рис. 7.

для ошибки доли событий за эпоху среди всех событий на интервале линейной аппроксимации. Математическое ожидание доли для гастропод принимается равным доле среди всех животных. Оба способа выводятся из биномиального распределения и приводят к очень близким численным результатам. Ниже применяется нормальное приближение для распределения Пуассона.

На рис. 5 показаны нормированные отклонения для появления и вымирания родов по эпохам. Только ранний мел разделен на две части. На каждой диаграмме указано по 23 отклонения. В целом они далеко выходят за пределы чисто случайных, как и должно быть по критерию χ^2 . Так, слишком много отклонений больше 2σ : 13 на обеих диаграммах, тогда как для соответствия нормальному распределению их должно быть не более одного-двух. Большинство отклонений, превышающих 2σ , не могут быть обусловлены только случайной дисперсией, поэтому для дальнейшего анализа необходим учет погрешностей данных о распространении родов. Эта задача в настоящее время не решена (Дмитриев, 2001). Тем не менее некоторую ориентировку можно получить следующим образом. Из всех 46 нормированных отклонений 19 не больше 1σ , тогда как таких отклонений в случае нормального

распределения должно быть около 30. Отклонений, находящихся в пределах от 1σ до 2σ , 14, что соответствует ожидаемому числу. Таким образом, критическому изучению подлежат в основном отклонения, превышающие 2σ .

Чтобы хотя бы предварительно оценить, насколько эти отклонения могут быть связаны с погрешностями данных, можно определить число родов, которое нужно прибавить к известному числу появившихся либо вымерших родов или отнять от него, чтобы нормированное отклонение стало равно 1σ . Для более корректного анализа следует отыскивать такие наименьшие в своей совокупности поправки, которые сблизили бы распределение отклонений с нормальным, но для общего представления о ситуации достаточно примененного здесь огрубленного подхода.

Результаты показаны в таблицах 1 и 2, в которых использованы следующие обозначения: n – наблюдаемое число событий (появлений или вымираний), n^* – ожидаемое число событий, $\sigma = (n^*)^{1/2}$ – среднее квадратичное отклонение, $u = (n - n^*)/\sigma$ – нормированное отклонение, $\Delta = \sigma(|u| - 1)$ – число событий, которое нужно добавить (+) или отнять (-) от установленного, чтобы нормированное отклонение стало равно 1, Δ/n , – то же в процентах от уста-

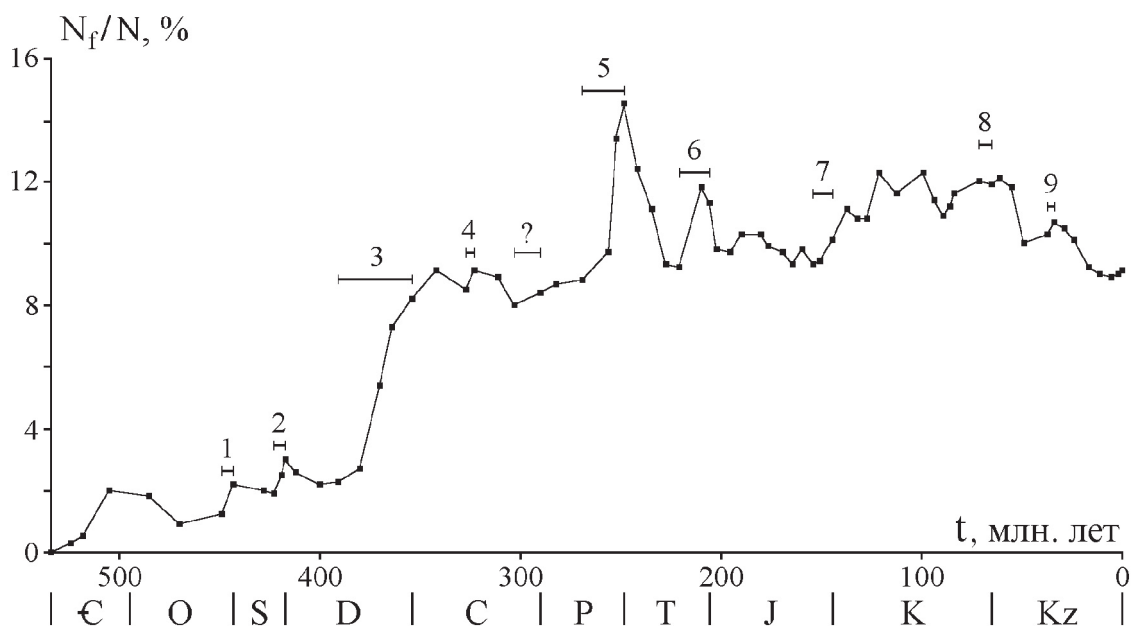


Рис. 7. Доля фораминифер среди морских скелетных животных на границах веков. Над графиком показаны интервалы, когда наблюдаемое разнообразие фораминифер и всех морских животных уменьшалось: 1 – ашгилл, 2 – поздний силур, 3 – средний - поздний девон, 4 – серпуховский век, 5 – поздний пермь, 6 – поздняя пермь, 7 – поздний триас, 8 – титон, 9 – маастрихт, 10 – поздний эоцен.

новленного числа событий. Величины Δ и Δ/n приведены только в тех строках обеих таблиц, где нормированные отклонения $u > 2$.

В таблицах 1 и 2 из 46 строк до конца заполнены 13. Из них 6 оставлены обычным шрифтом. Это строки, в которых поправка Δ составляет от 9 родов при 59 установленных вымерших родах в позднем триасе (15%) до 19 при 152 установленных появившихся родах в среднем эоцене (13%). Число первых находок родов в определенном возрастном интервале может относительно уменьшиться при дальнейших исследованиях, если некоторые роды будут обнаружены в более древних отложениях, а последних – при находках в более молодых отложениях. Увеличение числа появлений и вымираний возможно при новых соответственно первых и последних находках. Изменения происходят также при таксономических ревизиях (объединение или дробление родов, пересмотр систематического положения видов). Такие корректировки знаний о распространении родов происходят постоянно, а величина поправок при отклонениях до 3σ в большинстве случаев не производит впечатления чрезмерно большой. Повидимому, отклонениям до 3σ можно не придавать особого значения, кроме может быть выделенных жирным шрифтом четырех отклонений в кайнозое, так как из-

ученность кайнозойских фораминифер в целом более высокая. Кроме того, жирным шрифтом отмечено очень сильно выделяющееся появление новых родов в раннем эоцене.

Жирным курсивом отмечены существенные отклонения в появлении родов фораминифер в раннем мелу, но их интерпретация еще более затруднена, так как берриас-готеривский и баррем-альбский интервалы находятся на концах мезозойского и мел-кайнозойского участков линейной аппроксимации. Здесь могут сильно сказываться неточности в определении границ этих участков.

Таким образом, в палеонтологической летописи фораминифер, наряду с крупными изменениями вблизи пермо-триасовой границы и в раннем мелу, основное внимание привлекают избыток появления новых родов в раннем эоцене, среднем миоцене и плиоцене, дефицит вымирания родов в раннем миоцене и избыток в плиоцене. В эти эпохи могли происходить существенные события в истории фораминифер, требующие специального палеобиологического анализа, но не исключено очень большое влияние дефектов изученности. Внимательного отношения заслуживают также остальные отклонения, превышающие 2σ .

Как указывалось выше, если появление и вымирание родов в изучаемой группе

Таблица 1. Появление родов фораминифер

	n	n*	σ	u	Δ	$\Delta/n, \%$
Н. карбон	163	175	13,2	-0,9		
Ср. карбон	62	58	7,6	0,5		
В. карбон	23	21	4,6	0,4		
Н. пермь	94	88	9,4	0,6		
В. пермь	53	63	7,9	-1,3		
Ср. триас	28	38	6,2	-1,6		
В. триас	52	46	6,8	0,9		
Н. юра	44	48	6,9	-0,6		
Ср. юра	62	59	7,7	0,4		
В. юра	44	55	7,4	-1,5		
Берриас-готерив	48	28	5,3	3,8	-15	31
Баррем-альб	155	118	10,9	3,4	-26	17
В. мел	325	325	18,0	0,0		
Палеоцен	120	99	9,9	2,1	-11	9
Н. эоцен	51	85	9,2	-3,7	+25	49
Ср. эоцен	152	122	11,0	2,7	-19	13
В. эоцен	81	59	7,7	2,9	-14	17
Олигоцен	76	97	9,8	-2,1	+11	14
Н. миоцен	81	99	9,9	-1,8		
Ср. миоцен	45	63	7,9	-2,3	+10	22
В. миоцен	61	65	8,1	-0,5		
Плиоцен	51	68	8,2	-2,1	+9	18
Плейстоцен	35	27	5,2	1,5		

происходит примерно как во всей фауне, то с некоторого момента кривые разнообразия группы и всех морских животных более или менее совпадают. Соответствие кривых нарушается тогда только в связи с отклонениями данных по группе от случайной выборки. В случае фораминифер, действительно, коэффициент корреляции числа родов (рис. 6) составляет 0,96 для

всего фанерозоя и 0,98 для интервала от начала карбона до современности. Еще более информативно непосредственное сравнение графиков. На рис. 6 видно хорошее совпадение изменений разнообразия фораминифер и всех морских животных, начиная с карбона. До этого разнообразие фораминифер низкое, медленно увеличивающееся, их доля в составе всей морской

Таблица 2. Вымирание родов фораминифер

	n	n*	σ	u	Δ	$\Delta/n, \%$
Н. карбон	140	150	12,2	-0,8		
Ср. карбон	64	46	6,8	2,6	-10	16
В. карбон	23	24	4,9	-0,2		
Н. пермь	75	76	8,7	-0,1		
В. пермь	109	121	11,0	-1,1		
Ср. триас	9	17	4,1	-2,0		
В. триас	59	43	6,6	2,4	-9	15
Н. юра	15	25	5,0	-2,0		
Ср. юра	31	33	5,7	-0,4		
В. юра	38	42	6,5	-0,6		
Берриас-готерив	22	15	3,9	1,8		
Баррем-альб	103	100	10,0	0,3		
В. мел	324	355	18,8	-1,6		
Палеоцен	63	53	7,3	1,4		
Н. эоцен	28	25	5,0	0,6		
Ср. эоцен	80	65	8,1	1,8		
В. эоцен	73	70	8,4	0,4		
Олигоцен	48	53	7,3	-0,7		
Н. миоцен	55	38	6,2	2,7	-11	20
Ср. миоцен	42	51	7,1	-1,3		
В. миоцен	48	52	7,2	-0,6		
Плиоцен	30	52	7,2	-3,0	+14	47
Плейстоцен	14	10	3,2	1,2		

фауны постепенно возрастает до живета и затем очень быстро до конца турне.

Изменения доли фораминифер удобнее рассмотреть отдельно (рис. 7). Они в целом соответствуют ожидаемой картине, причем выявляются заслуживающие внимания детали. До конца эйфеля фораминифер относительно мало, не более 3%. В живете и позднем девоне доля форамини-

фер быстро увеличивается втрое, до 8%. Затем до позднего мела она колеблется, постепенно возрастая, после чего снижается к современности. Обращает на себя внимание очень высокая доля группы на рубеже перми и триаса, когда она наивысшая за всю историю (14,5%), и снижение доли к началу мела до 9-10%. Пермо-триасовый максимум вероятно связан с преимуще-

ственным переживанием примитивных агглютинирующих форм.

Над графиком рис. 7 показаны 10 перенумерованных временных интервалов, на которых снижается разнообразие как фораминифер, так и всей фауны. В девяти случаях доля фораминифер возрастает, возможно, как у границы перми и триаса, вследствие высокого выживания примитивных групп. Она снижается только в маастрихте, когда происходило особенно интенсивное вымирание планктонных семейств.

Для причинного анализа процессов в окрестностях минимумов разнообразия, обычно отождествляемых с массовыми вымираниями, часто исследуют так называемую селективность, то есть различия в долях вымерших таксонов и другие количественные характеристики в разных группах организмов (Алексеев, 1998). График на рис. 7 иллюстрирует простой и наглядный метод для изучения селективности. Применительно ко всем фораминиферам вместе увеличение их доли почти во всех минимумах разнообразия оказывается мало информативным, так как может иметь указанное выше простое неспецифическое объяснение. Более содержательное исследование селективности вымирания фораминифер требует в данном случае более детального внутригруппового анализа, как это сделано в ряде работ (Banerjee, Boyajian, 1996, 1997; Brasier, 1988; Kaiho, 1994; Norris, 1992).

Исследование развития фораминифер до карбона затруднено недостаточной представительностью фактического материала – небольшим числом родов и малой долей группы в составе морской фауны. Можно только констатировать увеличение как числа родов, так и доли группы (рис. 6, 7).

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Козволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого» и программы «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

Литература

- Алексеев А.С. Массовые вымирания в фанерозое. Автореф. дисс. докт. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 1998. 76 с.
- Дмитриев В.Ю. Кривые разнообразия // Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. Москва: ГЕОС, 2001. С. 19-67.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
- Banerjee A., Boyajian G.E. Changing biologic selectivity of extinction in the foraminifera over past 150 m. y. // *Geology*, 1996. V. 24. P. 607-610.
- Banerjee A., Boyajian G.E. Selectivity of Foraminiferal Extinction in the Late Eocene // *Paleobiology*, 1997. V. 23, № 3. P. 347-357.
- Brasier M.D. Foraminiferal extinction and ecological collaps during global biological events // Larwood G.P. (ed.). *Extinction and survival in the fossil record*. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 37-64.
- Gradstein F.M., Ogg J. A Phanerozoic time scale // *Episodes*. 1996. V. 19, № 1-2. P. 3-5.
- Kaiho K. Planctonic and benthic foraminiferal extinction events during the last 100 m. y. // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1994. V. 111. P. 45-77.
- Lasker H.R. The measurement of taxonomic evolution: preservational consequences // *Paleobiology*, 1978. V. 4, № 2. P. 135-149.
- Norris R.D. Extinction selectivity and ecology in planctonic foraminifera // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1992. V. 95. P. 1-17.
- Sepkoski J. J., Jr. A Compendium of Fossil Marine Animal Genera // *Bull. Amer. Paleontol.* 2002. № 363. 560 p.

Quantitative analysis of taxonomic diversification of Foraminifera

V.Yu. Dmitriev

Taxonomic diversification of Foraminifera, i.e. generic diversity, origin and extinction of genera during Phanerozoic compared with diversification of all marine skeletal animals.