

## ПРИЧИНЫ МАССОВОГО ВЫМИРАНИЯ ОРГАНИЗМОВ: СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МНОГОФАКТОРНЫХ СЦЕНАРИЕВ

Н. Маклеод

*Музей естественной истории, Отдел палеонтологии,  
Кромвель Роуд, Лондон, SW7 5BD, Великобритания*

Для обобщенного анализа возможных причин массовой гибели организмов наиболее адекватным представляется статистический подход, который, в отличие от качественного подхода или анализа отдельных эпизодов, основан на представлении, что множественные проявления действующих механизмов ведут к очевидно сходным следствиям. Согласно предыдущим оценкам простых сценариев одной причины по методу Монте-Карло, локальные пики вымирания обнаруживают значимую корреляцию, указывающую на причинную связь только с эпизодами вулканизма в крупнейших магматических провинциях. В данной работе этот подход развивается в применении к сложным сценариям, предполагающим сочетание нескольких причин, и на этой основе анализируются причинные связи временных рядов биотических кризисов с рядами колебаний уровня мирового океана, ударного воздействия космических тел и вулканической активности. Исследования показали, что во всех рассмотренных сценариях, в том числе не учитывающих влияние вулканизма, обнаруживается достаточно большое число совпадений с рядом событий вымирания, свидетельствующее о значимости рассматриваемых причин для общего распределения.

Полученные данные не требуют пересмотра предыдущих результатов для простых сценариев и не противоречат представлению о том, что вулканизм является наиболее вероятной причиной, контролирующей распределение пиков вымирания. Однако они подчеркивают важную роль изученных механизмов в изменениях биосферы, которая может, например, состоять в усилении или ослаблении интенсивности кризисов биоты.

*Причины вымирания организмов, метод Монте-Карло, биотические кризисы, многофакторные сценарии.*

### MASS EXTINCTION CAUSALITY: STATISTICAL ASSESSMENT OF MULTIPLE-CAUSE SCENARIOS

N. MacLeod

Assessments of generalized mass extinction causality scenarios should be made on a statistical — as opposed to an anecdotal or speculative — basis that takes explicit account of the principle that multiple occurrences of valid causal mechanisms should produce demonstrably similar effects. Previous Monte Carlo analyses of single-cause scenarios have suggested that only the time series of subareal LIP volcanic events exhibit sufficient similarity with the time series of local extinction-intensity peaks to support a causal link. Here, this Monte Carlo approach is extended to support consideration of multiple-cause extinction scenarios and applied to the consideration of links between the multiple effects of sea-level regression, bolide impact, and LIP volcanism and the extinction-intensity time series. Results indicate that all multiple-cause scenarios — including those that do not take account of LIP volcanism — exhibit sufficient numbers of positive matches with the extinction-intensity time series to be regarded as potentially valid causes for the overall pattern. Although these results do not alter the previous single-cause results, or the preference for LIP volcanism as the single most likely cause of the extinction-intensity peak distribution, they do underscore the important roles these mechanisms likely played in the formation of these biotic events (e.g., by accentuating or mitigating their magnitudes).

*Mass extinction causality, Monte Carlo analysis, extinction-intensity peaks, multiple-cause scenarios*

### ВВЕДЕНИЕ

Понимание процессов вымирания живых организмов в целом и эпизодов массовой гибели, в частности, появилось гораздо позже, чем часто думают. Проблемы вымирания наряду с проблемой происхождения человека лежали в основе споров между наукой и церковью в начале XIX в. Первыми о массовом вымирании организмов писали Кювье и Броньяр [1], наблюдавшие внезапную смену флор и фаун в палеонтологической летописи Французской низменности. Опираясь также на сравнительно-анатомические исследования, которые позволили ему утверждать, что мамонты являются представителями класса вымерших слонов [2], Кювье назвал эти эпизоды периодически повторяющимися катастрофами („revolutions“) [3], когда внезапные катастрофические события непонятного происхождения периодически уничтожали сложившуюся последовательность прошлых биоценозов. С тех пор представление о массовом вымирании как о следствии какой-то одной причины не только вызвало всеобщий интерес к этим событиям, но и стало неявным допущением во многих научных исследованиях.

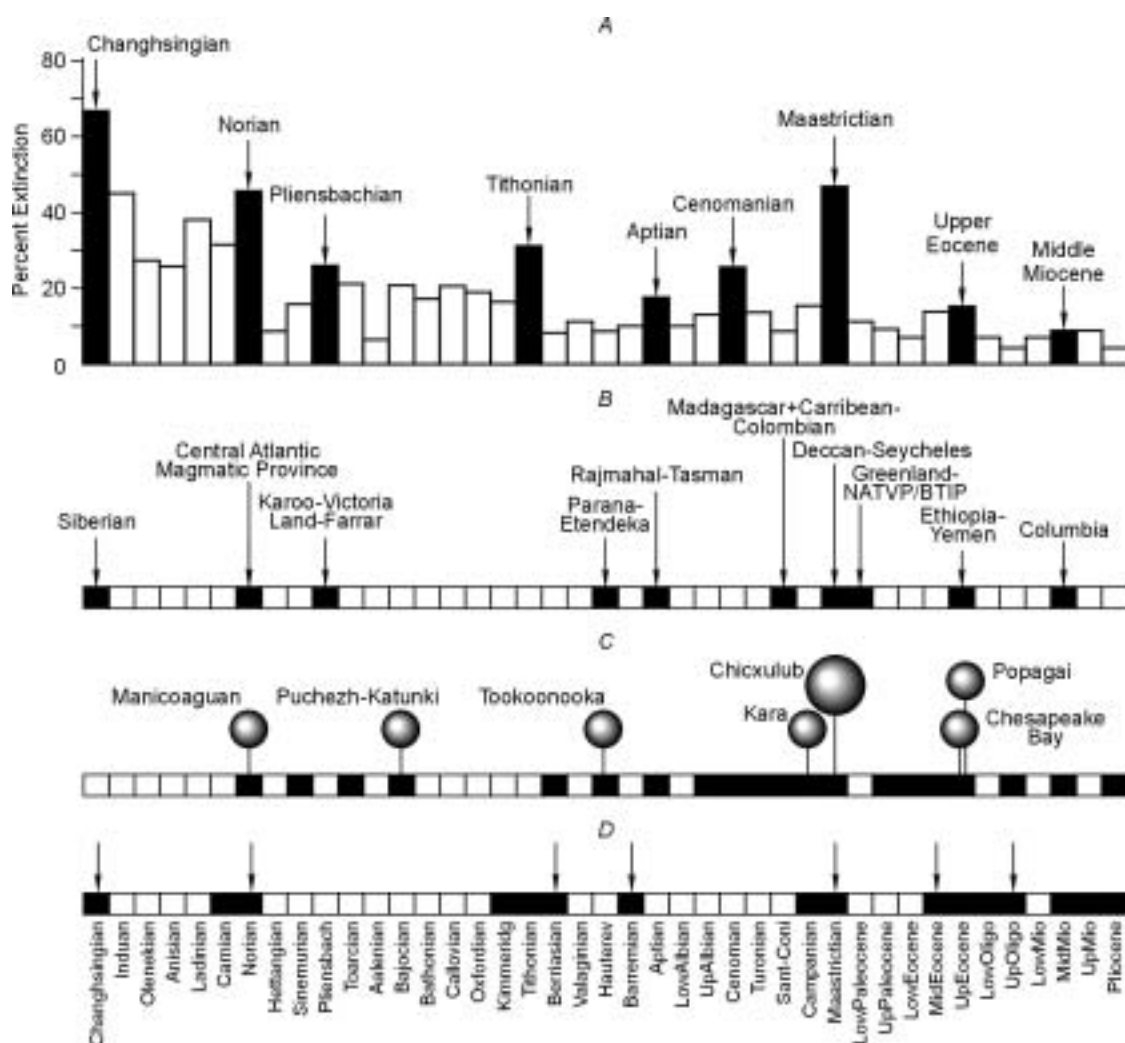
Для объяснения массовой гибели организмов было предложено множество причин. Только о причинах исчезновения динозавров приводится в [4] свыше ста теорий. В большинстве случаев это всего лишь умозрительные построения (среди причин называются болезни кожи, СПИД и т. д.) или попытки установить механистические причинные связи между вымирающими и развивающимися классами животных (например, возросшее разнообразие млекопитающих, питающихся яйцами динозавров). В 1980 г. исследования этой проблемы приняли совсем другое направление под влиянием гипотезы Альвареса, который рассматривал внезапное исчезновение рептилий как следствие падения на Землю крупного метеорита [5].

Это предположение носило больше теоретический характер, чем основывалось на фактах. Идея, предложенная в статье Альвареса с соавторами, о том, что гибель динозавров была вызвана метеоритным ударом, в сущности не была совершенно новым объяснением — до них Лаубнефельс [6] и МакЛеран [7] рассматривали в качестве возможного механизма воздействия комет. Не было в их статье и четкого последовательного описания проявлений отклика организмов на это конкретное событие. Там содержалось очень мало палеонтологических данных, и отчасти поэтому статья была холодно встречена палеонтологами [8]. Сославшись на свидетельства метеоритного удара (главным образом аномально высокие концентрации иридия), наблюдавшиеся вблизи границы мелового и третичного периодов (К—Т) в единственном разрезе в Италии, Альварес и др. связали их с проблемой массового вымирания, приведя очень общие косвенные доводы, представленные, однако, почти как доказательства, а затем уверенно предсказали, что подобные свидетельства должны быть найдены и в других разрезах на рубеже К—Т и на других горизонтах массового захоронения организмов. И тогда, исходя из этого предсказания, физики всех специальностей от астрофизиков до океанографов принялись, как это всегда и бывает в исследованиях, основанных на прогнозах, отыскивать признаки предсказанных явлений, пытаясь либо найти их, либо доказать, что их не существует и тем самым опровергнуть гипотезу. Незамедлительно последовали находки различных аномалий в скрупулезно изученных разрезах вблизи границы К—Т и во множестве других предполагаемых горизонтах, отмеченных массовой гибелью видов: повышенные концентрации иридия, сдвиги в отношениях устойчивых изотопов, кварц с ударными трещинами, скопления углеродных частиц, тектиты и алмазы ударного происхождения. В результате были получены убедительные доказательства падения на Землю крупного метеорита на рубеже мелового и третичного периодов и сделан общий вывод о важной роли ударного воздействия космических тел в фанерозойской истории. При этом связь между падением метеорита и исчезновением видов на границе К—Т оставалась (и остается по сей день) неясной и спорной, так же как и более общая связь между внеземными воздействиями и эпизодами массовой гибели.

Таблица 1. Возможное воздействие различных механизмов на динамику вымирания (ссылки см. в [24])

Следствие	Причина		
	Ударное воздействие космических тел	Понижение уровня моря	Вулканическая деятельность в КМП
Пониженное проникновение солнечных лучей	+	—	+
Повышенное содержание твердых частиц в атмосфере	+	?	+
Повышенное альbedo	+	+	+
Повышенная облачность	+	?	+
Повышенное содержание водяного пара и CO <sub>2</sub>	+	—	+
Пониженное содержание CO <sub>2</sub>	—	+	—
Истощение озонового слоя	+	—	+
Повышенное содержание тяжелых металлов	+	+	+
Кислотные дожди	+	—	+
Глобальные стихийные лесные пожары	+	—	—
Разогрев от ударного воздействия	+	—	—
Сокращение площади шельфовых территорий	—	+	—

Выявление причинной связи между ударным воздействием космического тела (или любого другого природного катаклизма) и биотическим кризисом на границе К—Т (или на любом другом стратиграфическом горизонте) — это проблема поиска свидетельств не физических, а биологических событий и природы экологических изменений. Хотя не существует общепризнанного определения массового вымирания [9, 10], широко распространено представление, что оно затрагивает не одну эколого-таксономическую группу организмов. Важнейшей проблемой установления связи между конкретным физическим механизмом и биологическим событием является их соотнесение во времени. Такие физические явления, как иридиевые аномалии, концентрации изотопов или кварц, испытавший ударное воздействие, можно привязать к конкретным стратиграфическим горизонтам, которые соответствуют мгновениям в масштабе геологического времени. Но биологические изменения гораздо труднее поддаются точной датировке. В большинстве случаев стратиграфы могут соотнести такие изменения только с ближайшим ярусом (средней продолжительностью 5,83 млн лет). В принципе, подробное исследование маркерных ископаемых организмов (таких, как планктонные фораминиферы, известковый нанопланктон и т. п.) может обеспечить точность датирования, близкую к точности для физических данных, но это, скорее, исключение. А правило состоит в том, что в биостратиграфических базах данных возраст таксономических групп оценивается с точностью до яруса или подъяруса, и то только для семейств (см., например, [11]) или родов [12]. Это означает, что если исследователь хочет избежать непроверяемых допущений (например, установить вымирание организмов на неких стратиграфических горизонтах), он может изучить связь между физическими и биологическими изменениями только в более грубом масштабе времени в соответствии с возможностями разрешения для событий в биосфере.



**Рис. 1. Распределение событий, использованное в данном исследовании (хроностратиграфическое деление на уровне яруса).**

*A* — пики интенсивности вымирания; *B* — эпизоды вулканической активности в крупнейших магматических провинциях; *C* — ударное воздействие космических тел (приведены названия эпизодов, которые привели к образованию астроблем диаметром свыше 50 км); *D* — регрессии уровня мирового океана (указаны локальные эпизоды низкого стояния).

Исследователь, пытающийся соотнести физические механизмы с биотическими кризисами, сталкивается с еще одной проблемой — установленные причины массовой гибели видов не всегда находятся в однозначном соответствии с определенными следствиями, и отклик многих организмов в экосистеме на изменения в среде их обитания также не однозначен. Три механизма, наиболее часто привлекаемые в исследованиях массового вымирания, — колебания уровня Мирового океана, вулканическая активность в крупнейших магматических провинциях и ударное воздействие космических тел — оказывают удивительно схожее воздействие на окружающую среду и имеют перекрывающиеся последствия (табл. 1). Поэтому ни один из них нельзя однозначно связать с каким-либо конкретным проявлением экологических изменений, которое можно было бы использовать в тесте связанности признаков на основе предсказанного отклика видов, уязвимых или устойчивых к воздействию того или иного механизма. Кроме того, каждый из этих механизмов в пределах рассматриваемого интервала геологического времени находится в сложной связи с другими явлениями (рис. 1), так что трудность ситуации для анализа очевидна.

К счастью, эта задача все же разрешима. Говоря о причинах гибели организмов, Дэвид Рауп напоминал, что „причинно-следственные связи (в исторических исследованиях) можно понять только в том случае, если будут выявлены закономерные совпадения, а для этого нужно подробно изучить каждую причинно-следственную пару. Если окажется, что все эпизоды вымирания различны, то их практически невозможно будет расшифровать“ [13, с. 151]. Хотя такая формулировка часто используется в статистике, как это ни странно, немногие (в том числе сам Рауп) применяли ее к проблеме причинности массовой гибели организмов в количественном смысле. Иными словами, если мы хотим оценить истинность утверждения, что механизм  $x$  ведет к массовому вымиранию организмов, нам нужно проверить сколько раз его проявления совпадали с биотическими кризисами и сравнить результат с вероятностью случайных совпадений при отсутствии связи этого механизма с вымиранием.

Ранее для количественной оценки ожидаемых недетерминированных совпадений между одномерными временными рядами явлений (колебание уровня океана, извержения вулканов в крупнейших магматических провинциях и ударное воздействие космических тел) и эпизодов массовой гибели организмов была разработана методика статистического анализа на основе метода Монте-Карло [9, 10]. Сопоставление временных рядов событий вулканизма, падения метеоритов и регрессии с пиками вымирания организмов за последние 250 млн лет с помощью этого метода показало, что значимая корреляция, указывающая на причинную связь, наблюдается только для эпизодов вулканизма. В данной статье представлена усовершенствованная модель, позволяющая исследовать сложные сценарии сочетания нескольких причин массовой гибели организмов. Новая модель используется для оценки динамики массового вымирания за период с перми до плиоцена.

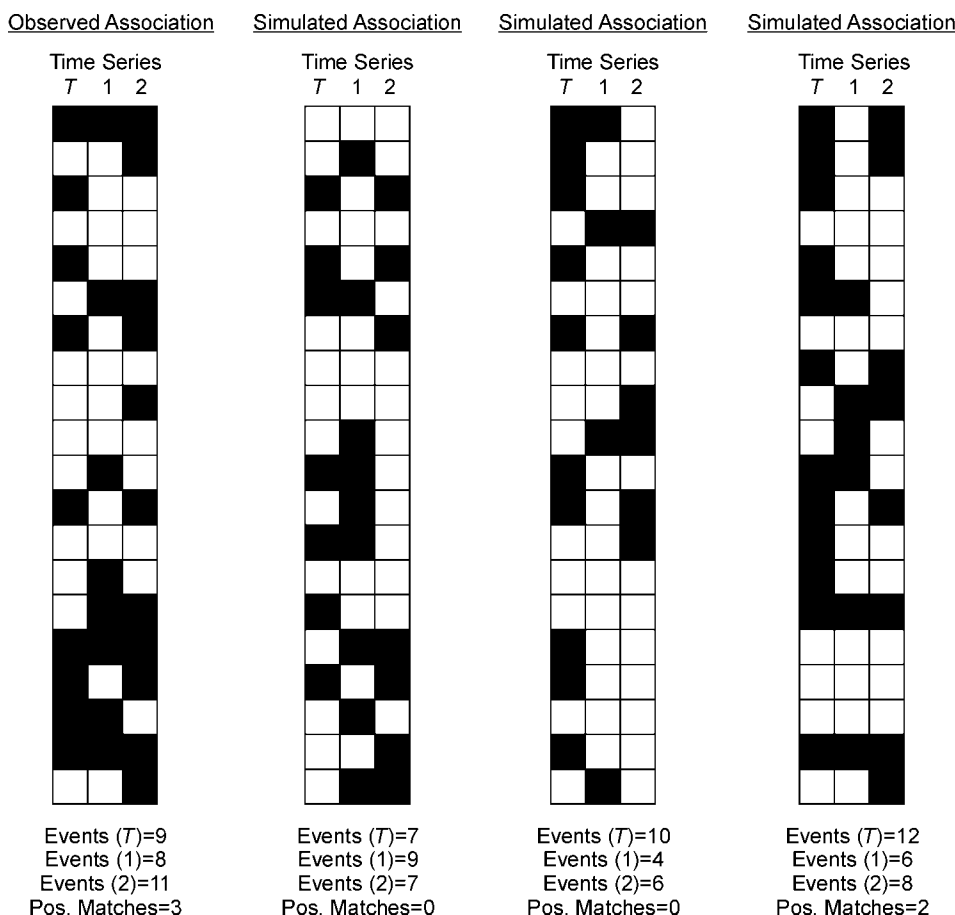
#### ДАННЫЕ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Как и в предыдущих работах [9, 10], временная зависимость интенсивности вымирания организмов была построена на основе полной базы данных по родам фанерозойских морских животных Дж. Сепкоски [12]. Эта база стала источником новейших справочных данных по динамике биоразнообразия фанерозоя, и ее использование сыграло важную роль во многих исследованиях проблемы вымирания организмов [4, 15—18]. В соответствии с принципами анализа у Сепкоски и Раупа [15] в ряду динамики вымирания (см. рис. 1, *A*) выделялись события массового и фонового характера, и в качестве целевых событий использовались локальные пики интенсивности. Число событий, которые можно охватить при таком подходе, больше, чем традиционно выделяемое число биотических кризисов за период от перми до плиоцена, но для целей статистического анализа предпочтительна большая выборка, и это преимущество „перевешивает“ недостаток, связанный со смешением относительно мелких и крупных биособытий; кроме того, для выделения общепринятых пяти крупных эпизодов вымирания в отдельную группу событий в динамике биоразнообразия имеется мало объективных оснований [9, 10, 13].

Датировка основных эпизодов вулканизма в крупнейших магматических провинциях (см. рис. 1, *B*) дается по работе Куртийо [19], которая представляет собой обновленную версию предыдущей работы Куртийо и др. [20]. Оценки времени и величины ударного воздействия космических тел (см. рис. 1, *C*) основаны на базе данных Грива [21] с добавлениями из Earth Impact Database (<http://www.unb.ca/passc/ImpactDatabase/CINameSort.html>, последнее обновление 2 ноября 2004). Периоды регрессии и низкого стояния уровня Мирового океана за изучаемый интервал времени (см. рис. 1, *D*) указаны на основе глобальных кривых Халлама [22] и Хака и др. [23] и использованы также в [10, 24].

Основы методики статистического анализа описаны в работах [9, 10]. Подход базируется на методе Монте-Карло, предполагающем проведение повторных выборок исходных данных и выборок с возвращением с целью построения гипотетических рядов целевых событий (эпизодов вымирания) и их причин, в которых между биособытиями и причинами обеспечивается недетерминированная связь.

Функция плотности вероятности для случайных недетерминированных связей между двумя рядами параметров (событий и причин) строится на основе большого числа ( $n > 1000$ ) испытаний и сведения в таблицы совпадений. Здесь используется одно неявное допущение — что исходные ряды построены с



**Рис. 2. Идея определения связанности признаков методом Монте-Карло.**

Модельные или гипотетические ряды (слева) получены путем случайной повторной выборки и выборки с возвращением из эмпирических рядов наблюдаемых целевых событий ( $T$ ) и многомерных рядов причин (1, 2). Затем число совпадений во всех трех рядах сводится в таблицы и определяется частота их случайного совмещения. При наличии достаточного числа испытаний ( $n > 1000$ ) на основе полученного распределения случайных совмещений можно судить, насколько уникальны наблюдаемые совмещения, чтобы оправдать детерминированную интерпретацию.

точностью до относительной частоты целевых и причинных событий. Это допущение можно оспаривать, учитывая, что мы используем грубую шкалу времени. Однако, как говорилось выше, имеющаяся последовательность событий вымирания настолько детальна, насколько это вообще позволяет природа биостратиграфической записи. Она используется у многих авторов, в том числе в работах, основанных на том же подходе [15, 25 и др.]. Развитие этого подхода в применении к сложным сценариям предполагает изменение режима проведения выборки: ряд целевых событий соотносится с совокупностью совпадений между двумерными или трехмерными рядами причин (рис. 2). Таким образом становится возможным сравнивать действие изучаемых механизмов в разных сочетаниях: понижение уровня океана—ударное воздействие космических тел, вулканическая активность—ударное воздействие космических тел, понижение уровня океана—вулканическая активность и понижение уровня океана—ударное воздействие космических тел—вулканическая активность.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Как отмечалось, корреляция распределения событий вымирания с распределением причинных событий оценивалась на основе метода Монте-Карло для одной причины [9, 10]. Тогда автор пришел к выводу, что детерминированная интерпретация справедлива только для эпизодов вулканизма в крупнейших магматических провинциях, распределение которых удовлетворительным образом коррелирует с пиками интенсивности вымирания на временном интервале от перми до плейстоцена. Аналогичное исследование было также проведено для одного сложного сценария, включающего сочетание двух причин (вулканизм—регрессия) [10], и была установлена корреляция с пиками интенсивности вымирания на уровне яруса, причем число значимых связей в модельном распределении меньше, чем в полевых данных.

Таблица 2. Результаты статистического анализа методом Монте-Карло девяти сложных сценариев

Сценарий	Ожидаемая частота (1000 испытаний)									Наблюдаемая частота	Средняя вероятность
	0	1	2	3	4	5	6	7	8		
Ударное воздействие (кратер >10 км) + вулканизм	279	376	206	99	32	7	1	0	0	7	0,00
То же (кр. >10 км) + регрессия	107	261	247	212	112	46	10	4	1	6	0,01
» (кр. >50 км) + вулканизм	730	227	34	8	1	0	0	0	0	3	0,00
» (кр. > 50 км) + низкий уровень моря	803	174	23	0	0	0	0	0	0	2	0,01
Низкий уровень моря + вулканизм	794	180	23	2	1	0	0	0	0	3	0,00
Регрессия + вулканизм	443	352	142	52	9	2	0	0	0	5	0,00
Ударное воздействие (кр. >10 км) + регрессия + вулканизм	84	234	238	224	139	53	22	6	0	5	0,05
То же (кр. >50 км) + регрессия + вулканизм	568	327	84	18	2	1	0	0	0	3	0,00
» (кр. >50 км) + низкий уровень моря + вулканизм	748	219	27	6	0	0	0	0	0	2	0,02

Такая разница между числом недетерминированных или случайных совпадений для модели и для палеонтологической записи на уровне яруса свидетельствует о том, что этот сценарий пригоден для объяснения распределения во времени пиков вымирания. Тот же подход использовался в расширенном исследовании для других сложных сценариев, предполагающих сочетание нескольких причин. Полученные результаты для девяти различных сценариев приводятся в табл. 2.

Интересно отметить, что для всех недетерминированных сценариев в модельном распределении прогнозируется меньшее число связей, часто гораздо меньшее. Исходя из предыдущих результатов, в [10] было сделано предположение, что связь распределения биотических кризисов с распределением эпизодов вулканизма достаточно сильна, чтобы компенсировать любые наложенные эффекты, связанные с объединением рядов событий вулканизма с любым другим рядом событий. Это предположение, однако, опровергают новые результаты моделирования, поскольку два рассмотренных сценария не включали параметр вулканической активности. Следовательно, существует, по крайней мере, потенциальная возможность объяснить распределение пиков интенсивности вымирания морских организмов за последние 250 млн лет с помощью сценариев, объединяющих и синергически усиливающих следствия независимо происходящих явлений: падение уровня Мирового океана и ударное воздействие космических тел. При этом очевидно, что ни одна из моделей рассмотренных сложных сценариев не выявила больших аномалий, чем прямая корреляция распределений эпизодов вулканизма крупнейших магматических провинций и пиков вымирания. Следуя принципу Бритвы Оккама для отбора решений в подобных случаях, приходится признать, что наилучшим объяснением динамики массовой гибели организмов будет, скорее всего, самая простая корреляция с распределением эпизодов вулканической активности.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вероятность совпадений между физическими процессами, связанными с ударным воздействием крупных метеоритов, и вулканизмом в крупнейших магматических провинциях была также оценена [26] независимым статистическим методом. Применяв этот метод, авторы установили три случая недетерминированной связи между этими процессами за последние 250 млн лет. При этом они ошибочно отметили, что с вероятностью 95 % ожидаются именно три таких случая, хотя в их оценке очевидным образом суммируются частоты для случаев однократного, двукратного и трехкратного совпадения. На этом основании авторы утверждают, что три традиционно выделяемых эпизода массовой гибели организмов за период с пермского по настоящее время (чансынский, норийский и маастрихтский) можно объяснить наличием недетерминированной связи между рядами событий вулканизма в крупнейших магматических провинциях и ударного воздействия космических тел.

В работах Маклеода [9, 10] также прогнозируется с 95-процентной вероятностью до трех случаев связи между этими процессами за последние 250 млн лет. Однако и подход, и результаты описываемых

здесь исследований отличаются от методики и оценок в [26] практически во всех других отношениях. Подход авторов [26] основывается на значениях потока, размера и географического распространения болида, полученных моделированием, в то время как в [9, 10] используются только полевые наблюдения и проверяемые данные. В [26] исследуются только ряды физических процессов, а анализ Монте-Карло в работах Маклеода включает и палеонтологические данные. Кроме того, авторы [26] никак не объясняют, почему у них ряд целевых событий за последние 250 млн лет ограничивается тремя из девяти пиков вымирания и почему не рассматриваются свидетельства совокупного воздействия на эти три события вулканической активности и космических тел. В действительности неоспоримых свидетельств столкновения с Землей крупного космического тела, совпадающего по времени с чансыньским и норийским пиками вымирания, нет; при этом позднеэоценовый биотический кризис, не вошедший в анализ [26], совпадает с крупным ударным воздействием (астроблема Монтане, диаметр свыше 50 км) и с извержениями вулканов на территории Эфиопии и Йемена. Чтобы подход [26] можно было применить к анализу сложных сценариев, необходимы непростые вычисления, которые неизбежно потребуют большего числа допущений, что сузит область применимости метода, подобно тому, как в анализе нескольких рядов событий ограничена вероятность биномиального распределения. С другой стороны, подход Монте-Карло легко адаптировать к анализу многомерных рядов и использовать для анализа данных с разным временным разрешением. И последнее, но не менее важное: подход, используемый в настоящем исследовании, идет дальше проверки существования недетерминированных связей между рядами двух физических процессов и позволяет выявить наличие таких связей между рядами, включающими  $n$  физических процессов, и распределением биотических кризисов. Предлагаемый подход имеет много преимуществ, если конечная цель анализа состоит в объяснении особенностей динамики вымирания организмов.

Оставляя в стороне методологические рассуждения, интересно сравнить изложенные здесь результаты с недавно опубликованным независимым исследованием распределения эпизодов массовой гибели организмов [27]. Исключив из рассмотрения период с кембрия по средний ордовик и аномальные колебания биоразнообразия, авторы на основе данных о возникновении организмов и динамике таксономического разнообразия показывают, что интенсивность только трех из традиционно выделяемых пяти эпизодов вымирания сильно отличается от фоновых значений. Это Ашгильское событие в конце ордовика, Гваделупско-Джувльфанское (или Вучайпин-Чансыньское) в конце перми и Маастрихтское в конце мелового периода. Кроме того, авторы анализируют ранее выявленные свидетельства и приводят новые о том, что эти три аномально высоких пика различаются между собой соотношением вымирания и возникновения организмов, и экологической избирательностью. Таким образом, высота пиков является на данный момент единственным свидетельством, позволяющим объективно выделить одно общее следствие, которое предполагало бы общую причину этих трех событий (только после отбраковки данных). Разумеется, когда в анализ включаются и локальные пики, эта однозначность в пределах совокупности событий вымирания только усиливается [28, 29].

Между результатами [27] и результатами Маклеода (см. [10] и эту работу) наблюдаются интересные параллели: и в [10], и в [27] делается вывод о том, что ранний палеозой резко отличается от других периодов по динамике биоразнообразия, хотя временные рамки этого интервала определяются по-разному. В обоих исследованиях выделяются два крупных эколого-эволюционных подразделения в интервале от среднего палеозоя до настоящего времени, но используются различные оптимальные схемы анализа данных (эта разница, вероятно, отчасти происходит оттого, что авторы основываются на разных версиях базы данных Сепкоски). В [10] основное внимание уделяется распределению локальных пиков вымирания, а в [27] — числу объективно идентифицируемых эпизодов и роли возникновения видов как регулятора динамики вымирания (см. также [30] как еще один пример парного анализа вымирания — возникновения организмов). Но самое главное то, что в [27] отмечается специфический характер каждого крупного биособытия и делается вывод о том, что их происхождение вряд ли связано с одной и той же причиной. В нашем исследовании показано, что распределение этих же событий согласуется с широким кругом сложных сценариев, включающих сочетание нескольких причин.

На любом продолжительном интервале шкалы геологического времени действуют различные физические процессы — колебания уровня Мирового океана, ударные воздействия космических тел или вулканическая активность — и каждый из них может вызывать изменения в экосистемах с различным распределением во времени. Распределение пиков интенсивности вымирания организмов может сильно зависеть от распределения эпизодов вулканизма в крупнейших магматических провинциях, но амплитуда этих пиков определяется сочетанием и взаимодействием других возможных факторов, которые усиливают или изменяют эту амплитуду, воздействуя на потенциальную вероятность вымирания и(или) возникновения разных групп организмов. Конечно, гипотеза о возможном усилении амплитуды пиков нуждается в проверке. Для такой проверки понадобится обобщить данные, которые прежде не учитывались в анализе распределения изучаемых событий. При этом следует принимать во внимание убедительную логику суждения Раупа [15]. Пока в данных об исчезновении и возникновении организмов не обнаружится некое уникальное и универсальное распределение причин и следствий, которое позволит однозначно выделить

отдельные физические механизмы из огромного числа возможных сочетаний, конкретный фактор или факторы, влияющие на распределение пиков вымирания, которые составляют главные особенности истории Земли и истории жизни (все вместе и каждый в отдельности), останутся загадкой.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последнее время палеонтологи все больше отходят от упрощенных моделей, в которых основные особенности палеонтологических разрезов объясняются исходя из одной причины, и обращаются к оценке более сложных сценариев, включающих несколько причин биособытий. Для таких исследований разрабатываются новые методы количественного анализа данных. В представленной работе использован обобщенный подход на базе метода Монте-Карло для оценки ряда основных гипотез, касающихся вопроса о том, насколько случайные совпадения в рядах регрессий и падения уровня Мирового океана, ударного воздействия космических тел и вулканической активности в крупнейших магматических провинциях могут быть причинно связаны с локальными пиками интенсивности вымирания организмов за последние 250 млн лет. Данное исследование построено на методике, впервые описанной в работах [9, 10] и применявшейся ранее в оценке простых моделей для распределения тех же событий.

Полученные результаты показывают, что гипотеза о случайности и недетерминированности связей между многомерными рядами и наблюдаемой частотой распределения пиков вымирания неприемлема ни для одного из рассмотренных сложных сценариев. Этот в некотором смысле неочевидный вывод не отменяет логического приоритета полученного ранее вывода о том, что корреляция между динамикой вымирания организмов и распределением эпизодов вулканизма отличается наибольшей статистической значимостью для всех рассмотренных простых сценариев [10]. Вместе с тем новые данные предполагают, что при попытке понять причины динамики вымирания морских организмов нельзя игнорировать влияние других физических процессов. Вероятно, глобальное воздействие вулканической активности в крупнейших магматических провинциях на биосферу состоит в периодическом снижении устойчивости морских организмов к вымиранию (или вероятности возникновения новых видов), а другие независимые факторы — падение на Землю космических тел и колебания уровня Мирового океана — накладываются на этот доминирующий фактор, усиливая, ослабляя или изменяя характер его воздействия. Эта универсальная модель согласуется с недавно опубликованными данными о том, что каждый из повторяющихся крупных биотических кризисов индивидуален по своим последствиям для биосферы.

Отсутствие какого-то одного общего признака, объединяющего эпизоды массового вымирания и выделяющего их среди фонового распределения биособытий, само по себе служит веским доводом в пользу утверждения, что распределение локальных пиков в динамике вымирания организмов за последние 250 млн лет и, следовательно, в течение всей истории биосферы, вероятнее всего, контролировалось совокупным воздействием нескольких физических причин.

Я признателен Майку Коффину, предоставившему мне возможность участвовать в симпозиуме, посвященном магматизму крупнейших магматических провинций XXXII МГК (Флоренция, Италия), и Николаю Добрецову, который смог дать мне достаточно времени для подготовки этой статьи.

Простую компьютерную программу для обработки приведенных здесь данных можно получить у автора, прислав запрос по обычной или электронной почте.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. **Cuvier G., Brongniart A.** Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris // J. Mines, 1811, v. 23, p. 421—458.
2. **Cuvier G.** Mémoire sur les especes d'Elephants tant vivantes que fossils // Magasin encyclopédique, 1796, v. 3, p. 440—445.
3. **Cuvier G.** Essay on the theory of the Earth with geological illustrations by Professor Jameson, Edinburgh, 1813.
4. **Benton M.J.** Scientific methodologies in collision: the history of the study of the extinction of dinosaurs // Evolutionary Biology, 1990, v. 24, p. 371—400.
5. **Alvarez L.W., Alvarez F., Asaro F., Michel H.V.** Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction // Science, 1980, v. 208, p. 1095—1108.
6. **de Laubenfels M.W.** Dinosaur extinction — one more hypothesis // J. Paleont., 1956, v. 36, p. 207—218.
7. **McLaren D.J.** Time, life, and boundaries // J. Paleont., 1970, v. 44, p. 801—815.
8. **Raup D.M.** The nemesis affair: a story of the death of the dinosaurs and the ways of science. New York, W.W. Norton & Co., 1986, 220 p.
9. **MacLeod N.** The causes of Phanerozoic extinctions / L. Rothschild and A. Lister, eds. // Evolution on Planet Earth. London, Acad. Press, 2003, p. 253—277.



10. **MacLeod N.** Identifying Phanerozoic extinction controls: statistical considerations and preliminary results // The palynology and micropaleontology of boundaries / A.B. Beaudoin and M.J. Head, eds. London, Geol. Soc. London, Special Publications, 2004, p. 11—33.
11. **Benton M.J.** The fossil record 2. London, Chapman & Hall, 1993, 845 p.
12. **Sepkoski J.J., Jr.** A compendium of fossil marine animals // Bulletins of American Palaeontology 363 / D. Jablonski and M. Foote, eds. Ithaca, New York, Palaeontological Research Institution, 2002, p. 563.
13. **Raup D.M.** Extinction: bad genes or bad luck. New York, W.W. Norton and Co., 1991, 210 p.
14. **Raup D.M.** A kill curve for Phanerozoic marine species // Paleobiology, 1991, v. 17, p. 37—48.
15. **Raup D.M. and Sepkoski J.J., Jr.** Periodic extinction of families and genera // Science, 1986, v. 231, p. 833—836.
16. **Sepkoski J.J., Jr.** The taxonomic structure of periodic extinction / V.L. Sharpton and P.D. Ward, eds. // Global catastrophes in Earth history (An interdisciplinary conference on impacts, volcanism, and mass mortality). Geol. Soc. Amer. Spec. Paper 247, 1990, p. 33—44.
17. **Sepkoski J.J., Jr.** Patterns of Phanerozoic extinction: a perspective from global databases / O.H. Walliser, ed. // Global events and event stratigraphy. Berlin, Springer-Verlag, 1996, p. 35—52.
18. **Sepkoski J.J., Jr.** Biodiversity: past, present, future // J. Paleont., 1997, v. 71, p. 533—539.
19. **Courtillot V.** Evolutionary catastrophes: the science of mass extinction. Cambridge, Cambridge University Press, 1999, 173 p.
20. **Courtillot V., Jaeger J.-J., Yang Z. et al.** The influence of continental flood basalts on mass extinctions: where do we stand? / G. Ryder, D. Fastovsky and S. Gartner, eds. // The Cretaceous-Tertiary event and other catastrophes in Earth history. Geol. Soc. Amer. Special Paper 307, 1996, p. 513—525.
21. **Grieve R., Rupert J., Smith J. and Therriault A.** The record of terrestrial impact cratering // GSA Today, 1996, v. 5, p. 193—195.
22. **Hallam A.** Phanerozoic sea-level changes. New York, Columbia University Press, 1992, 266 p.
23. **Haq B., Hardenbol J., and Vail P.R.** Chronology and fluctuating sea levels since the Triassic // Science, 1987, v. 235, p. 1156—1166.
24. **MacLeod N.** Impacts and marine invertebrate extinctions / M.M. Grady, R. Hutchinson, G.J.H. McCall and D.A. Rotherby, eds. // Meteorites: flux with time and impact effects. London, Geol. Soc London, 1998, p. 217—246.
25. **Manley B.F.J.** Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. London, Chapman Hall, 1997, 399 p.
26. **White R.V. and Saunders A.D.** Volcanism, impact and mass extinctions: incredible or credible coincidences? // Lithos, 2005.
27. **Bambach R.K., Knoll A.H. and Wang S.C.** Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity // Paleobiology, 2004, v. 30, p. 522—542.
28. **Hallam A. and Wignall P.B.** Mass extinctions and their aftermath. Oxford, Oxford Sci. Publ., 1997, 328 p.
29. **MacLeod N.** End-Cretaceous extinctions / R.C. Selley, L.R.M. Cocks and I.P. Plimer, eds. // Encyclopædia of Geology. London, Academic Press, 2005.
30. **Keller G., MacLeod N. and Barrera E.** Eocene-Oligocene faunal turnover in planktic foraminifera and Antarctic glaciation / D.R. Prothero and W.A. Berggren, eds. // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton, NJ, Princeton University Press, 1992, p. 218—244.

*Поступила в редакцию  
20 января 2005 г.*