


## Причины глобальных вымираний в истории жизни: факты и гипотезы

Т.М. Хлебодарова , В.А. Лихошвай

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия  
 e-mail: tamara@bionet.nsc.ru


**Аннотация.** Палеонтологи характеризуют глобальные вымирания на Земле как потерю ~3/4 существующего биоразнообразия на большей части земного шара за относительно короткий геологический промежуток времени. В палеонтологической летописи Земли, описывающей период фанерозоя (~500 млн лет), документировано как минимум пять таких глобальных вымираний: ~65, 200, 260, 380 и 440 млн лет назад. Существуют данные о возможности глобальных вымираний в более отдаленные периоды жизни на Земле – в позднем кембрии (~500 млн лет назад) и эдиакарии (более 540 млн лет назад). Общего мнения о причинах их возникновения до сих пор не сформировано. В настоящем обзоре систематизированы документированные факты глобальных вымираний сложных форм жизни на Земле с момента их возникновения в эдиакарии и до современного периода. Рассматриваются возможные причины их возникновения с точки зрения воздействия абиогенных факторов, планетарных или астрономических, и последствий их действия. Анализируются данные «за» и «против» гипотезы периодичности массовых вымираний биоразнообразия морской биоты в фанерозойский период. Обсуждаются факты, позволяющие высказывать гипотезы о наличии дополнительных механизмов возникновения кризисов в эволюции сложных форм жизни на Земле, связанных с различными внутренними биотическими факторами. Развивая тему внутренних причин периодичности и прерывистости эволюционного процесса, мы высказываем собственную, оригинальную гипотезу, согласно которой глобальные вымирания являются отражением сложной динамики изменения уровня биоразнообразия на Земле и следствием феномена бистабильности. Этот феномен возникает только в экосистеме, большая часть организмов которой размножается половым путем. Данная гипотеза говорит о том, что, если бы даже не было никаких глобальных катастроф абиотического характера, кризисы в развитии биоты возникали бы все равно. Однако гипотеза не исключает, что в определенные моменты времени биота Земли подвергалась мощным внешним воздействиям, оказавшим существенное влияние на ее дальнейшее развитие, что нашло отражение в конкретных палеонтологических данных.

Ключевые слова: палеонтологическая летопись Земли; эволюция глобальных экосистем; массовые вымирания; динамические системы; сложная динамика; периодичность; моделирование.

**Для цитирования:** Хлебодарова Т.М., Лихошвай В.А. Причины глобальных вымираний в истории жизни: факты и гипотезы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(4):407-419. DOI 10.18699/VJ20.633

## Causes of global extinctions in the history of life: facts and hypotheses

Т.М. Khlebodarova, , V.A. Likhoshvai

Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia  
 e-mail: tamara@bionet.nsc.ru

**Abstract.** Paleontologists define global extinctions on Earth as a loss of about three-quarters of plant and animal species over a relatively short period of time. At least five global extinctions are documented in the Phanerozoic fossil record (~500-million-year period): ~65, 200, 260, 380, and 440 million years ago. In addition, there is evidence of global extinctions in earlier periods of life on Earth – during the Late Cambrian (~500 million years ago) and Ediacaran periods (more than 540 million years ago). There is still no common opinion on the causes of their occurrence. The current study is a systematized review of the data on recorded extinctions of complex life forms on Earth from the moment of their occurrence during the Ediacaran period to the modern period. The review discusses possible causes for mass extinctions in the light of the influence of abiogenic factors, planetary or astronomical, and the consequences of their actions. We evaluate the pros and cons of the hypothesis on the presence of periodicity in the extinction of Phanerozoic marine biota. Strong evidence that allows us to hypothesize that additional mechanisms associated with various internal biotic factors are responsible for the emergence of extinctions in the evolution of complex life forms is discussed. Developing the idea of the internal causes of periodicity and discontinuity in evolution, we propose our own original hypothesis, according to which the bistability phenomenon underlies the complex dynamics of the biota development, which is manifested in the form of global extinctions. The bistability phenomenon arises only in ecosystems with predominant sexual reproduction. Our hypothesis suggests that even in the

absence of global abiotic catastrophes, extinctions of biota would occur anyway. However, our hypothesis does not exclude the possibility that in different periods of the Earth's history the biota was subjected to powerful external influences that had a significant impact on its further development, which is reflected in the Earth's fossil record.

Key words: Earth's fossil record; evolution of global ecosystems; mass extinctions; dynamic systems; complex dynamics; periodicity; modeling.

**For citation:** Khlebodarova T.M., Likhoshvai V.A. Causes of global extinctions in the history of life: facts and hypotheses. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(4):407-419. DOI 10.18699/VJ20.633

## Введение

Палеонтологи определяют глобальные вымирания на Земле как потерю порядка 3/4 существующего биоразнообразия за относительно короткий геологический промежуток времени, если этот процесс протекал на всем или почти всем земном шаре. В палеонтологической летописи Земли, описывающей эпоху фанерозоя (~500 млн лет), документировано как минимум пять таких глобальных вымираний: на границах мела и палеогена (~65 млн лет назад), юрского периода и триаса (~200 млн лет назад), перми и триаса (~260 млн лет назад), в позднем девоне (~380 млн лет назад) и на границе ордовика и силура (~440 млн лет назад). Эти пять вымираний впервые были описаны как великие при анализе ископаемых окаменелостей более чем 36 тыс. родов морских беспозвоночных и позвоночных, которые представлены в базе данных, созданной D.M. Raup и J.J. Sepkoski (1982). Некоторыми исследователями современный период позиционируется как «шестое» массовое вымирание. Это мнение сложилось на основании оценки скорости исчезновения видов животных и растений в настоящий период, которая оказалась сравнимой с таковой в периоды глобальных вымираний, оцененных на основе палеонтологических данных (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015).

В последнее десятилетие список глобальных вымираний сложных форм жизни на Земле, выявленных на основе ископаемых данных, пополнился. Появились данные о том, что в более отдаленные периоды жизни на Земле – позднем кембрии (~500 млн лет назад) и эдиакарии (> 540 млн лет назад) (Gill et al., 2011; Darroch et al., 2015) – массовые вымирания несли глобальный характер. Вымирание в эдиакарии позиционируется как первое массовое вымирание сложных форм в истории жизни (Darroch et al., 2015). Рассмотрим существующие факты и гипотезы о причинах глобальных вымираний.

## Массовые вымирания как результат глобальных катастроф абиотического характера

Для большинства «великих вымираний», зарегистрированных в палеонтологической летописи Земли, описан набор абиогенных факторов, которые могли бы быть их причиной. Это не касается исчезновения биоразнообразия в позднем эдиакарии (Xiao, Laflamme, 2009; Buatois et al., 2014; Darroch et al., 2015), позднем кембрии (Gill et al., 2011) и в современный период (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015).

К наиболее известным абиогенным факторам, которые связывают с экологическими катастрофами, относятся: падение астероида ~65 млн лет назад (Alvarez et al., 1980, 1981; Schulte et al., 2010; Kaiho, Oshima, 2017), вулкани-

ческая активность и глобальное потепление ~200 млн лет назад (Marzoli et al., 1999; Whiteside et al., 2010; Blackburn et al., 2013; Thibodeau et al., 2016; Miller et al., 2017; Percival et al., 2017; Heimdal et al., 2018), трапповые извержения ~260 млн лет назад (Huey, Ward, 2005; Wignall et al., 2009; Rampino et al., 2017), а также глобальное похолодание – оледенение Гондваны ~440 млн лет назад (Sutcliffe et al., 2000; Sheehan, 2001; Finnegan et al., 2011, 2012; Sheets et al., 2016). Эти явления и их последствия, связанные с изменением климата, позволяют в какой-то мере объяснить вымирания на границе мела и палеогена (Alvarez et al., 1980, 1981; Schulte et al., 2010; Kaiho et al., 2016), на границе юрского периода и триаса (Marzoli et al., 1999; Whiteside et al., 2010; Blackburn et al., 2013; Percival et al., 2017), в поздней перми (Wignall et al., 2009) и на границе ордовика и силура (Sutcliffe et al., 2000; Sheehan, 2001; Finnegan et al., 2011, 2012; Sheets et al., 2016).

Следует, однако, отметить, что в целом документированные внешние воздействия в эти периоды достаточно разнообразны и единой точки зрения на причины тех или иных вымираний до сих пор нет, особенно это касается вымираний в позднем девоне ~380 млн лет назад.

Так, относительно вымираний на границе мела и палеогена ~65 млн лет назад существует другой набор данных, связывающий его с изменением уровня моря, вызванного тектоническими движениями материковых плит (Peters, 2008) или вулканической активностью (Archibald et al., 2010; Courtillot, Fluteau, 2010; Keller et al., 2010; Schoene et al., 2015, 2019).

Вымирание на границе юрского периода и триаса ~200 млн лет назад объясняют значительным потеплением климата в результате аномально высоких концентраций углекислого газа в атмосфере магматического происхождения (McElwain et al., 1999; Beerling, 2002; Schaller et al., 2011), которое могло сопровождаться штормами, ударами молний, пожарами и быть непосредственной причиной глобального вымирания наземной биоты (Petersen, Lindström, 2012), выбросами больших объемов вулканического сернистого газа (Bacon et al., 2013), быстрым изменением климата от похолодания к потеплению, вызванному вулканическими выбросами вначале больших объемов сернистого газа, а затем углекислого газа (Guex et al., 2016). При этом данные работы (Tanner et al., 2001) свидетельствуют о стабильности концентрации углекислого газа в атмосфере Земли в этот период. Исследования последних лет подтверждают вулканическую природу климатических изменений в конце триаса и приводят доказательства, что токсический эффект вулканических выбросов может быть связан с ртутью – самым генотоксичным элементом на Земле (Percival et al., 2017; Lindström et al., 2019).

Вымирание биоты в поздней перми ~260 млн лет назад, когда погибло более 90 % морских беспозвоночных, также объясняют разными причинами: низким уровнем кислорода в поверхностных слоях океана (Knoll et al., 1996; Wignall et al., 2009; Shen et al., 2011; Zhang et al., 2018a), в том числе и в сочетании с теплым климатом, губительным для мелководных организмов (Song et al., 2014), закислением океана (Clarkson et al., 2015), связанным с выбросом углекислого газа в атмосферу и сопровождающимся быстрым глобальным потеплением и кислотными дождями (Sun et al., 2018), а также похолоданием, засушливостью, гипоксией и кислотными дождями (Zhu et al., 2019). Результаты математического моделирования климатических особенностей поздней перми поддерживают гипотезу о том, что снижение уровня биоразнообразия в этот период могло быть связано с гипоксией и потеплением океана (Penn et al., 2018). Получены дополнительные данные в пользу вулканической природы биотического кризиса в поздней перми (Burgess et al., 2017; Shen et al., 2019).

Вымирание на границе ордовика и силура ~440 млн лет назад, когда погибло ~85 % морских организмов, традиционно связывают с глобальным похолоданием тропического океана (Sutcliffe et al., 2000; Sheehan, 2001; Finnegan et al., 2011, 2012), которое сопровождалось падением уровня моря и потерей мелководных мест обитания (Finnegan et al., 2012).

Однако существует мнение, что триггером этого похолодания было резкое увеличение космической пыли во внутреннем пространстве Солнечной системы, связанное с распадом родительского тела L-хондрита в поясе астероидов ~466 млн лет назад (Schmitz et al., 2019), хотя наличие этой связи признается не всеми (Lindskog et al., 2017).

Согласно точке зрения М.Н.М. Ghienne с коллегами (2014), сценарий этого вымирания был сложнее, включал три ледниковых периода, и причиной первоначального вымирания было не охлаждение моря, а таяние ледников и повышение уровня моря, которое было спровоцировано наличием в этот период большого ледяного покрова при относительно теплом океане. Пусковым механизмом второго импульса вымирания считается снижение концентрации кислорода в воде, произошедшее во время высокого уровня моря до пика оледенения в позднем ордовике (Bartlett et al., 2018). В последнее время причиной этого вымирания считают вулканическую активность (Gong et al., 2017; Rasmussen et al., 2019; Smolarek-Lach et al., 2019).

Относительно вымирания в позднем девоне ~380 млн лет назад (Sallan, Coates, 2010), затронувшего в основном морскую биоту на мелководье (Ma et al., 2016), существует достаточно много различных предположений о причинах его возникновения. Так, его связывают с похолоданием (Huang et al., 2018; Wang et al., 2018), которое было спровоцировано захоронением большого количества органического углерода и сопровождалось падением концентрации углекислого газа в атмосфере (Huang et al., 2018) и понижением уровня моря (Wang et al., 2018), глобальным потеплением, которое явилось результатом вулканической активности и массового выброса метана в атмосферу (Gharaie et al., 2004, 2007), частыми клима-

тическими колебаниями от потепления к похолоданию (Chen et al., 2005), которые провоцировались различными процессами, в том числе захоронением большого количества органического углерода и диссоциацией газовых гидратов (Chen et al., 2002), колебаниями уровня моря и дефицитом кислорода в его водах (Joachimski, Buggisch, 1993). Причиной девонского вымирания считают также пожары, возникновение которых объясняют высокой концентрацией кислорода в атмосфере и сухим климатом (Kaiho et al., 2013), трапповыми извержениями (Ricci et al., 2013), падением астероидов (Claeys et al., 1992) и др. В целом признается, что эти причины до сих пор неясны (Percival et al., 2018).

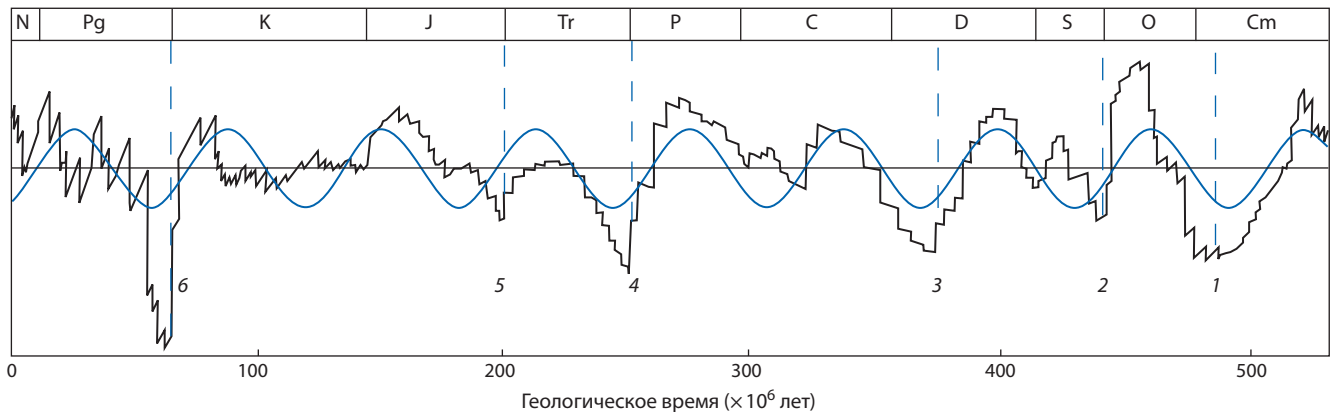
Необходимо отметить потенциальную уникальность биотических кризисов в позднем девоне и в конце триаса, которые коррелируют со снижением скорости видообразования, а не с увеличением скорости вымирания (Vam- bach et al., 2004; Lamsdell, Selden, 2017).

Остальные документированные вымирания: в позднем кембрии ~499 млн лет назад (Gill et al., 2011), в конце эдиакария (> 540 млн лет назад) (Xiao, Laflamme, 2009; Buatois et al., 2014; Darroch et al., 2015; Zhang et al., 2018b), а также исчезновение биоразнообразия на Земле, наблюдаемое в современный период (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015), пока не связывают с глобальными катастрофами abiотического характера.

В последнее время все чаще одной из основных причин глобальных вымираний биоты, в том числе в эдиакарии (Zhang et al., 2018b), позднем кембрии (Gill et al., 2011), на границе ордовика и силура (Bartlett et al., 2018), в позднем девоне (Bond, Wignall, 2008; Liu et al., 2016), конце перми (Brennecke et al., 2011; Shen et al., 2011; Lau et al., 2016; Zhang et al., 2018a) и ранней юре (Them et al., 2018), считают недостаток кислорода в воде. Однако, если в поздней перми, как полагают, его провоцирует глобальное потепление (Zhang et al., 2018a), а в позднем ордовике – похолодание (Bartlett et al., 2018), то чем он вызван в другие периоды массовых вымираний, пока неясно. Более того, существуют данные (Darroch et al., 2015), которые противоречат утверждению о наличии дефицита кислорода в океане позднего эдиакария (Zhang et al., 2018b).

### Периодичность в истории глобальных вымираний

Необходимо отметить, что история массовых вымираний характеризуется относительной цикличностью, на которую обратили внимание исследователи еще при создании первой базы данных по ископаемым останкам морской биоты в фанерозойский период (Raup, Sepkoski, 1984, 1986; Sepkoski, 1989). На временном промежутке в 250 млн лет выявлено восемь пиков вымирания с периодичностью изменения уровня биоразнообразия морской биоты, равной ~26–27 млн лет. С тех пор данные базы Sepkoski dataset (Sepkoski, 2002) были проанализированы с помощью различных методов другими исследователями и получены результаты, как подтверждающие наличие периодичности, хотя и неярко выраженной, равной ~27 млн лет (Lieberman, Melott, 2007), так и свидетельствующие о более строгой периодичности, составляющей ~62–63 млн лет (Rohde, Muller, 2005; Lieberman, Melott, 2007), которая



**Рис. 1.** Динамика разнообразия морской биоты в фанерозое.

Сверху указаны основные геологические периоды, согласно (Raup, Sepkoski, 1982); вертикальной штриховой линией отмечены времена шести глобальных вымираний биоты на Земле: 1 – в позднем кембрии; 2 – на границе ордовика и силура; 3 – в позднем девоне; 4 – на границе перми и триаса; 5 – на границе юрского периода и триаса; 6 – на границе мела и палеогена. Синяя кривая – синусоида, черная кривая – адаптировано из (Rohde, Muller, 2005; fig. 1, c).

проявилась на промежутке в 500 млн лет (рис. 1) (Rohde, Muller, 2005).

Аналогичные исследования были проведены с использованием альтернативных баз данных: Paleobiology Database (PBDB) ископаемых морских беспозвоночных (Alroy, 2008; Melott, 2008; Lieberman, Melott, 2012; Roberts, Mannion, 2019) и базы данных Fossil Record 2 окаменелостей морских и наземных организмов (Benton, 1995). Получены данные, как подтверждающие наличие периодичностей (Melott, 2008; Lieberman, Melott, 2012; Roberts, Mannion, 2019), так и отрицающие строгую цикличность (Benton, 1995; Alroy, 2008).

На материале базы Fossil Record 2 (Benton, 1995) выявлено семь пиков массовых вымираний морской биоты на промежутке в 250 млн лет, временной промежутков между ними был варьирующим от 20 до 60 млн лет. J. Alroy (2008) на материале базы PBDB не обнаружил каких-либо значимых данных в пользу теории периодичности вымираний. В то же время A.L. Melott (2008) и B.C. Lieberman и A.L. Melott (2012) подтвердили наличие достаточно строгой периодичности в ~62–63 млн лет в возникновении массовых вымираний в фанерозое, которая была установлена и при анализе баз данных Sepkoski dataset (Rohde, Muller, 2005; Lieberman, Melott, 2007, 2012). Последние исследования на материале Paleobiology Database (Roberts, Mannion, 2019) подтверждают наличие периодичности вымираний ~27 млн лет, но ограничивают их существование последними 200 млн лет. Реальность цикличности вымираний с периодами в ~27 и ~62 млн лет в последние 465 млн лет демонстрируется и в других работах (Melott, Vambach, 2014, 2017).

Следует добавить, что на материале базы Sepkoski dataset был обнаружен еще один цикл изменения биоразнообразия морской биоты, который имел период  $140 \pm 15$  млн лет (Rohde, Muller, 2005), однако цикличность глобальных вымираний в фанерозое в ~62–63 млн лет была более строгой.

Таким образом, на материале различных баз данных разными учеными в фанерозое выявлено как минимум три цикла в возникновении массовых вымираний с перио-

дами 26–30, 62–63 и ~140 млн лет (Raup, Sepkoski, 1984, 1986; Sepkoski, 1989; Rohde, Muller, 2005; Melott, 2008; Lieberman, Melott, 2007, 2012; Melott, Vambach, 2014, 2017; Roberts, Mannion, 2019), причем цикл с периодом ~27 млн лет наиболее четко выражен в последние 200 млн лет (Roberts, Mannion, 2019).

Ввиду этого возникает вопрос, существует ли связь между наблюдаемой периодичностью в разнообразии земной биоты и теми процессами, которые рассматриваются выше с точки зрения причин глобальных вымираний? Иными словами, существует ли периодический абиотический процесс, который мог бы лежать в основе наблюдаемой периодичности в разнообразии морской или наземной биоты или даже всей биоты Земли?

Необходимо еще раз подчеркнуть, что описанные выше вымирания характеризуются как глобальные, т. е. в большей или меньшей степени затрагивают биоту всей Земли, а это означает, что наблюдаемая периодичность в ее развитии, если она связана с абиотическими факторами, может быть отражением только таких циклических процессов, которые затрагивают планетарный уровень. С этой точки зрения можно выделить два типа процессов, обладающих подобными характеристиками: первый является отражением внутрипланетных мантийных и тектонических процессов: дрейфа континентов, вулканической активности, изменения уровня мирового океана и др., второй тип процессов связан с динамикой движения самой планеты как космического объекта, тем или иным образом взаимодействующего с другими объектами Вселенной.

Рассмотрим существующие гипотезы о связи периодичности глобальных вымираний с глобальными катастрофами, которые могли бы быть вызваны такого рода периодическими процессами.

### Периодичность вымираний как отражение планетарных процессов и эволюции Солнца

В настоящее время действительно предложен целый ряд гипотез возможной связи периодичности вымираний на Земле с астрономическими процессами. Так, модель, основанная на крупномасштабных флуктуациях магнит-



ного поля Солнца, демонстрирует поразительную периодичность в 66 млн лет (Baker, Flood, 2015), близкую к периодичности массовых вымираний в ~62–63 млн лет, обнаруженную при анализе как минимум двух баз данных ископаемых морских беспозвоночных (Rohde, Muller, 2005; Lieberman, Melott, 2007, 2012). Предложены также гипотезы, связывающие подобную периодичность вымираний на Земле с флуктуациями потока внегалактических космических лучей в результате вертикальных колебаний Солнечной системы в плоскости Галактики (Medvedev, Melott, 2007), с периодичностью прохождения Солнечной системы через плоскость галактики Млечный Путь (Lieberman, Melott; 2012; Rampino et al., 1997, 2015), а также с периодичностью прохождения комет вблизи Земли и падением астероидов, формирующих различные периодичности в зависимости от размера небесных тел (Rampino, Stothers, 1984; Rampino et al., 1997).

Однако в последнее годы появились данные, что периодичности, связанные с колебаниями Солнечной системы в плоскости Галактики, статистически недостоверны (Egrykin et al., 2017, 2018) и не могут быть причиной периодичности вымираний на Земле. И, хотя некоторые исследователи с этим не согласны, в целом признается, что прямых доказательств астрономических причин периодичности вымираний биоты на Земле нет (Melott, Bambach, 2017).

О влиянии планетарных процессов на периодичность вымираний также имеется большое разнообразие мнений. Так, существующую палеонтологическую летопись Земли объясняют периодическими изменениями уровня моря (Peters, 2008; Tennant et al., 2016) или связывают ее с динамикой тектонического движения материковых плит и их фрагментацией (Valentine, Moores, 1970; Zaffos et al., 2017). Одно из возможных предположений, касающееся того, что мантийные и тектонические процессы на Земле могут быть причиной периодичности массовых вымираний биоты, высказано на основании данных о периодичности в ~60 млн лет в изменении соотношения изотопов  $Sr^{87}/Sr^{86}$  в морских отложениях (Melott et al., 2012).

Другое предположение связывает периодические вымирания с динамикой температурного режима на Земле (Mayhew et al., 2012). Можно отметить, что для холодных периодов (оледенений) показано наличие цикла в ~135 млн лет (Veizer et al., 2000), что статистически неотличимо от периодичности в  $140 \pm 15$  млн лет, установленной на материале базы Sepkoski dataset (Rohde, Muller, 2005).

Интерес представляют данные датировки кратеров вулканов за последние 260 млн лет, которые демонстрируют наличие цикла, близкого к 26–27 млн лет (Rampino, Caldeira, 2015), характерного именно для этого отрезка времени (Raup, Sepkoski, 1984, 1986; Sepkoski, 1989; Roberts, Mannion, 2019). Однако в целом для вулканической активности на планете в последние 300 млн лет характерны слабо проявленные циклы с периодом 15, 30 и 60 млн лет (Prokoph et al., 2004).

Что касается достаточно строгой цикличности вымираний с периодом колебаний ~62–63 млн лет, установленной исследователями на материале различных баз данных ископаемых морских беспозвоночных (Rohde,

Muller, 2005; Melott, 2008; Lieberman, Melott, 2007, 2012; Melott, Bambach, 2014, 2017), то существующие данные, которые указывают на наличие цикличности в 60 млн лет, обусловленной динамикой тектонических процессов на Земле (Melott et al., 2012), а также результаты моделирования крупномасштабных флуктуаций магнитного поля Солнца, демонстрирующие периодичность в 66 млн лет (Baker, Flood, 2015), не позволяют однозначно связать их с периодичностью глобальных вымираний на Земле.

Если принять во внимание, что в истории планеты есть примеры серьезных внешних воздействий (падение астероидов и метеоритов) без последующего вымирания (Archibald et al., 2010) и вымираний без явных катастроф абиотического характера, о которых мы сказали выше, то можно предположить, что в основе массовых вымираний биоты, которые в разные периоды могли совпадать с глобальными катастрофами или провоцироваться ими, лежат более глубокие, внутренние причины биотического характера. Мы полагаем, что эти причины могут быть отражением сложного динамического поведения живой системы, каковой является наземная или морская биоты или даже биота всей Земли в целом.

### **Массовые вымирания и их периодичность как результат проявления внутренних свойств глобальной экосистемы**

Идеи о том, что существующие палеонтологические данные об уровне биоразнообразия на Земле – это отражение внутренних законов функционирования глобальной экосистемы Земли, возникали не единожды. Массовые вымирания – лишь один из аспектов ее сложного динамического поведения, которое выражается в прерывистости и неравномерности темпов эволюционного процесса и наблюдается в палеонтологической летописи Земли в последние 500 млн лет. Для объяснения прерывистости эволюционного процесса S.J. Gould и N. Eldredge еще в 1972 г. сформулировали «теорию прерывистого равновесия» (Gould, Eldredge, 1977, 1993; Eldredge, Gould, 1997).

Эта теория не относится к числу строгих теорий. Она базируется на некоторых «эмпирических обобщениях» ряда фактов, давно подмеченных палеонтологами, которые свидетельствуют о том, что в эволюции видов длительные периоды стабильности, когда основные черты вида(ов) сохраняются неизменными, чередуются с короткими интервалами быстрых качественных перемен, которые характеризуются «внезапным» исчезновением старых видов, впоследствии замещаемых новыми. Авторами этой теории и другими исследователями были найдены достаточно яркие примеры из палеонтологической летописи Земли, подтверждающие наличие этой закономерности (Овчаренко, 1969; Bambach, 1977; Gould, Eldredge, 1977, 1993; Williamson, 1981; Sepkoski, 1988; Jackson, Cheetham, 1999). Хотя интерпретация некоторых исследований подвергается сомнению (Van Bocxlaer et al., 2008), в целом наличие этой закономерности в эволюционном процессе не отрицается (Hunt, 2007; Mattila, Bokma, 2008; Rasskin-Gutman, Esteve-Altava, 2008).

Ранее идея существования внутренних биотических причин, определяющих динамику эволюционного процес-

са, высказывалась в виде гипотезы «самоорганизующей критичности» (Bak, Paczusi, 1995; Sneppen et al., 1995; Solé, Manrubia, 1996), которая отражает взаимодействия между различными экосистемами и привлекалась для объяснения массовых вымираний и прерывистой эволюции. Предполагалось, что эти взаимодействия в совокупности со спонтанными мутациями и генетическими вариациями, всегда присутствующими в популяциях, могут приводить к большим эволюционным перестройкам, названным «коэволюционными лавинами». В последнее время идея «самоорганизующей критичности» вновь обращает на себя внимание исследователей (Nykter et al., 2008; Solé et al., 2010; Hesse, Gross, 2014; Valverde et al., 2015). Однако уже в 1990-е гг. (Newman, 1997a, b) и впоследствии (Alroy, 2008) существовали доказательства возможности возникновения массовых вымираний в простых моделях адаптации видов к внешним условиям и пищевым ресурсам без привлечения коэволюции и критических процессов, причем как с участием абиотических факторов, так и без них (Roberts, Newman, 1996; Newman, 1997a, b).

Предложены и другие идеи внутренних биотических причин, определяющих наблюдаемое биоразнообразие на Земле. Так, гипотеза, высказанная J.W. Huntley и M. Kowalewski (2007), связывает уровень биоразнообразия в фанерозое с интенсивностью хищничества в морских сообществах и предполагает определенную роль хищников в формировании разнообразия морской биоты, хотя в других исследованиях корреляции между хищниками и жертвами обнаружено не было (Madin et al., 2006). Данные, полученные в работе Р. Сергеев с коллегами (2017), позволили связать историю морского дна и уровень биоразнообразия через доступность пищевых ресурсов.

В моделях динамики фанерозойской морской биоты (Марков, 2001а, б; Марков, Коротаев, 2007), в развитии которой ярко выражается принцип прерывистости эволюции, периодичность вымираний не исследовалась и была введена в модель как данность. Однако, обсуждая результаты моделирования, авторы отмечали, что причины «этапности» следует искать в структуре развивающихся сообществ (Марков, 2001а). А.В. Марков и А.В. Коротаев (2007) обращали особое внимание на те формы жизни, которые обладают повышенной способностью к адаптивной диверсификации, связаны с половым размножением. Следует обратить внимание на исследования А.М. Bush с коллегами (2016), которые считают, что диверсификацию морских хищников, начиная с мелово-кайнозойского периода (~200 млн лет назад), можно объяснить особенностями полового размножения при направленной передаче спермы. Однако, учитывая, что внутреннее оплодотворение, вероятно, было со времен позднего неопротерозоя (> 500 млн лет назад), столь отсроченная диверсификация требует объяснения (Novack-Gottshall, 2016).

В ряде теоретических исследований присутствие в палеонтологической летописи прерывистости и этапности рассматривали как следствие априори существующих в природе «feedback» регуляторных петель – отрицательных и положительных, сочетание которых ведет к неустойчивости системы (Robertson, 1991; Seaborg, 1999). Это свойство «feedback» регуляторных петель отмечено достаточно давно и продемонстрировано в моделях биологических

систем на самых разных уровнях ее организации (Mackey, Glass, 1977; Decroly, Goldbeter, 1982; Martinez de la Fuente, 1996; Goldbeter et al., 2001; Harish, Hansel, 2015; Likhoshvai et al., 2015, 2016; Kogai et al., 2017; Khlebodarova et al., 2017, 2018). Однако оказалось, что это не единственный механизм в нелинейной динамической системе, который может приводить к неустойчивости.

### Периодичность и прерывистость в истории жизни через призму математической модели

Ни у кого не вызывает сомнений, что модели математической физики – мощный инструмент познания самых глубоких законов существования Вселенной. Метод математического моделирования пока не играет такой роли в науках о живых системах. Но живые системы являются частью динамических систем. Это открытые и нелинейные системы на всех уровнях их организации, поэтому метод математического моделирования потенциально способен открывать законы их функционирования. И чем глобальнее система, тем фундаментальнее и одновременно проще по сути, но не по содержанию должны быть законы, определяющие ее функционирование.

Развивая тему внутренних причин прерывистости эволюционного процесса с этой точки зрения, мы исследовали законы эволюции больших экосистем методами математического моделирования. Под большой экосистемой мы понимаем некую абстрактную популяцию, состоящую из организмов одного вида, который мы назвали «транзитным». В наших моделях эта популяция имитирует биоту экосистемы достаточно большого размера, чтобы ее можно было соотнести с наземной или морской биотой. Это традиционные логистические модели рамочного типа, в которых эффективность воспроизводства и смертности организмов в популяции зависит от ее плотности. По мнению А.В. Маркова, «гипотеза о том, что динамика фанерозойской морской биоты, вычисляемая традиционными способами (без специальных поправок), адекватно отражает реальные изменения биоразнообразия, остается непровергнутой и по-прежнему является наиболее удобной и надежной основой для содержательных биологических интерпретаций» (Марков, Коротаев, 2007, с. 4).

Эволюционный процесс описан в моделях как процесс саморазвития экосистемы (популяции «транзитного» вида), в течение которого происходит локальное возрастание приспособленности ее особей к условиям существования вследствие мутационной изменчивости и естественного отбора.

Анализ динамики функционирования таких моделей показал, что живые системы с различными способами размножения реализуют разные эволюционные законы саморазвития: «бесполое» экосистемы демонстрировали стабильность, а «половые» экосистемы эволюционировали циклически (Лихошвай, Хлебодарова, 2016а; Лихошвай и др., 2017). То есть, если в популяции идет отбор в направлении повышения приспособленности ее особей к условиям существования, то на определенном этапе эволюции живой системы (возникновение полового размножения) он может выступать в качестве фактора, дестабилизирующего систему.

Более того, оказалось, что действием этих же факторов можно объяснить такие детали прерывистой эволюции, наблюдаемые в палеонтологической летописи, как катастрофы вымирания и фазы быстрого роста, а также фазы стазиса видового разнообразия, понимания причин возникновения которой нет до сих пор (Voje, 2016; Voje et al., 2018). Фазы эволюции параметра плотности «транзитной» популяции на примере одного полного цикла колебаний его значений показаны на рис. 2. В модели фазы уменьшения и роста значения этого параметра с неизбежностью повторяются неограниченное число раз, примерно через одинаковый интервал времени. Точную длительность каждой фазы предсказать нельзя, так как колебательная динамика, наблюдаемая в модели, является хаотической.

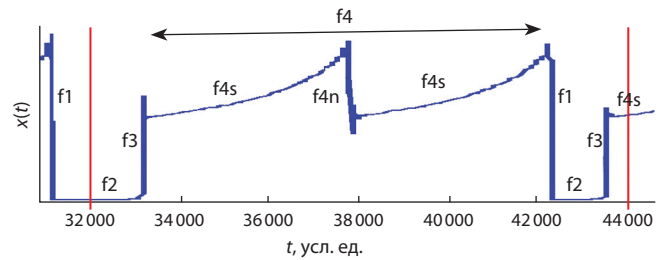
Временной отрезок  $t \in [32000, 44000]$  усл. ед., на котором в модели реализуется полный эволюционный цикл развития «транзитной» популяции, составляет  $\sim 12000$  усл. ед. времени (см. рис. 2). Наличие феномена фрактальности эволюции (Dieckmann, Law, 1996), который выражается в подобии законов, управляющих динамикой изменения плотности популяции, разнообразия видов, родов и более высоких уровней организации живых систем на разных временных масштабах, позволяет переносить эти данные при изменении масштаба времени на более высокий уровень организации живых систем, чем отдельная популяция. Нетрудно убедиться, что, если считать одну усл. ед. времени равной 50 лет, то длительность эволюционного цикла будет близка к оценке времени существования вида, если 500 лет, – это будет оценка времени существования рода, которые, согласно (Gingerich, 1976; Северцов, 1990, 2014), составляют  $\sim 0.5$  и  $\sim 5.9$  млн лет соответственно. Эти грубые оценки ничего не доказывают, но позволяют предположить, что масштабы времени, характерные для динамических процессов на уровне биоты больших экосистем, на порядок больше, т. е. составляют десятки млн лет, и циклические изменения разнообразия морской биоты в фанерозое с периодом 62–63 млн лет (Rohde, Muller, 2005; Melott, 2008; Lieberman, Melott, 2007, 2012; Melott, Vambach, 2014, 2017) могут быть их отражением.

Таким образом, результаты моделирования показали, что если эффективность воспроизводства и смертности организмов в популяции зависит от ее плотности и в ней идет отбор наиболее приспособленных особей, вариабельность которых по параметру приспособленности возникает в результате мутационной изменчивости в процессе самовоспроизводства (ошибки репликации генома), то для живой системы, размножающейся половым путем, этих условий *достаточно* для формирования циклической и прерывистой динамики изменения биоразнообразия.

Возникает вопрос, каков механизм возникновения циклической и прерывистости в эволюции жизни на Земле?

### Глобальные вымирания биоты в эволюционной истории Земли как отражение феномена бистабильности: гипотеза двух «древ жизни»

Идея о том, что в основе феномена прерывистой эволюции может лежать явление бистабильности, была высказана В.А. Лихошваем достаточно давно, при моделировании эволюции простейшей саморазвивающейся живой систе-



**Рис. 2.** Фазы эволюции параметра  $x(t)$  (плотности биоты) на примере одного полного цикла колебания его значений.

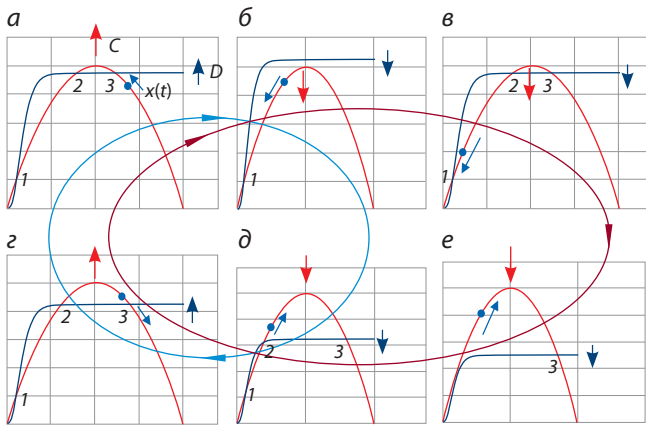
Красными вертикальными линиями отмечены границы анализируемого периода. Фазы соответствуют: f1 – вымиранию; f2 – этапу развития биоты после глобального вымирания; f3 – этапу взрывообразного роста биоразнообразия биоты; f4 – этапу развития биоты, когда наблюдаются высокое разнообразие форм жизни и относительно невысокая скорость их роста. В пределах фазы f4 присутствуют стадии стазиса f4s и локального вымирания f4n.

мы, как возможность существования у саморазвивающейся живой системы латентного фенотипа – внутреннего ресурса ее эволюционного развития (Likhoshvai, Matushkin, 2000, 2004). Впоследствии в приложении к глобальным экосистемам она трансформировалась в гипотезу двух «древ жизни».

Необходимо отметить, что «древом жизни» Ч. Дарвин назвал разнообразие живых организмов на Земле. Этот образ очень точно отражает самую глубокую суть жизни, которая в своем непрерывном эволюционном развитии постоянно рождает новые тоненькие веточки видов, которые со временем могут сформироваться в новые ветви родов, типов, классов и т. д., но могут и засохнуть, отмереть (Дарвин, 1991).

Наиболее общими характеристиками «древа жизни» являются плотность массы биоты и разнообразие видов. В нашей модели – это плотность популяции «транзитного» вида, которая зависит от соотношения скоростей самовоспроизводства и «смертности» ее особей. Анализ поведения этих функций показал, что для эволюционирующей экосистем, в которых размножение идет неполным путем, существует единственное устойчивое состояние, тогда как для экосистем с половым способом размножения возможна бистабильность, т. е. наличие двух устойчивых стационарных состояний, каждое из которых можно интерпретировать как «дерево жизни», одно из которых проявлено, а другое нет. Причем, если вектор эволюции направлен в сторону улучшения приспособленности особей популяции «транзитного» вида к условиям обитания, что должно сопровождаться расширением экологической ниши вида и увеличением коэффициента использования ресурса, то в какой-то момент времени происходит потеря устойчивости проявленного состояния и система скачком переходит в новое устойчивое состояние, которое до этого существовало, но было непроявленным. Результат такого перехода можно интерпретировать как внезапное «исчезновение» старых «видов» и взрывообразное появление «новых», т. е. смену одного «древа жизни» на другое. Для динамической нелинейной системы с математической точки зрения в этом нет ничего необычного. Механизм возникновения локальных и глобальных вымираний биоты продемонстрирован на рис. 3.





**Рис. 3.** Графики функций воспроизводства  $C$  (красная кривая) и смертности  $D$  (синяя кривая) в разные периоды времени эволюции системы.

1 – устойчивая стационарная точка  $x_{min}$ ; 2 – неустойчивая стационарная точка  $x_{mid}$ ; 3 – устойчивая стационарная точка  $x_{max}$ ; синяя точка – текущее значение  $x(t)$ ; цветные стрелки показывают направление эволюции (изменения) параметров; синий овал соответствует контуру локальных вымираний; красный – глобальных.

Пересечение функций  $C$  и  $D$  соответствует наличию у системы стационарных точек, которые могут быть устойчивыми ( $x_{min}$  и  $x_{max}$ ) или неустойчивыми ( $x_{mid}$ ). Если текущее значение параметра плотности и биоразнообразия биоты  $x(t)$  находится вблизи устойчивого стационара, то оно попадает в область его притяжения и будет стремиться к данному значению  $x_{max}$  (см. рис. 3, а, з, д) или  $x_{min}$  (см. рис. 3, в). Тот факт, что в этот же момент времени имеется еще один устойчивый стационар, никак не влияет на состояние системы, поскольку значение  $x(t)$  находится вне области его притяжения и система не может в него попасть без внешнего воздействия. Поэтому можно считать, что в момент времени, описанный на рис. 3, в, стационар  $x_{min}$  – проявленный, а стационар  $x_{max}$  – непроявленный. На рис. 3, а, з, д – наоборот, стационар  $x_{max}$  – проявленный, а  $x_{min}$  – непроявленный.

Поскольку с течением времени система эволюционирует в сторону увеличения численности и разнообразия биоты, то значение параметра  $x(t)$  увеличивается, при этом область притяжения проявленного стационара уменьшается, он сближается со стационаром  $x_{mid}$  и в некоторой точке они сливаются и исчезают, и мы наблюдаем у системы только один стационар –  $x_{min}$  (см. рис. 3, б) или  $x_{max}$  (см. рис. 3, е), который из непроявленного состояния переходит в проявленное. Поскольку значение  $x(t)$  значительно отличается от значения проявленного в данный момент стационара (см. рис. 3, б, е), то наблюдается взрывообразное изменение значения  $x(t)$ . Мы полагаем, что быстрое изменение параметров системы при переходе системы из одного состояния в другое может быть отражением неравномерности темпов эволюции, наблюдаемой в филогенетических исследованиях (Nichol et al., 1993; Pagel et al., 2006; Wolf et al., 2006; Palmer et al., 2012).

Из этих данных также следует, что локальные вымирания (см. рис. 3, голубой контур) связаны с колебаниями текущего значения плотности и разнообразия биоты  $x(t)$  в области притяжения устойчивого стационара  $x_{max}$  (см.

рис. 3, а, з), тогда как глобальные вымирания связаны с потерей его устойчивости и переходом  $x(t)$  в область притяжения стационара  $x_{min}$  (см. рис. 3, б). Именно этот переход мы интерпретируем как смену одного «древа жизни» на другое.

Таким образом, мы пришли к выводу, что сам процесс приспособления организмов к сложившимся внешним условиям в результате постепенного накопления мутаций (процесс эволюции) может быть одной из причин возникновения нестабильности в живой системе, которая проявилась на Земле в периодически возникающих «катастрофах» вымирания биоты. Однако возникла эта нестабильность только на определенном этапе эволюционного развития живой системы и связана с возникновением полового диморфизма. Это не отрицает того факта, что в определенные периоды жизни на Земле эти «катастрофы» могли совпадать с планетарными экологическими катастрофами или провоцироваться ими.

### Заключение

Анализ причин глобальных вымираний в истории жизни на Земле показал, что, хотя преобладающими признаются абиогенные факторы, различные наборы которых могут быть причиной большей части вымираний, описанных в палеонтологической летописи Земли, они не позволяют объяснить такие особенности эволюционного процесса, как периодическая прерывистость и неравномерность темпов эволюции живых организмов. Между тем это характерные черты эволюционного процесса, которые проявляются на всех известных уровнях организации живых систем – от молекулярно-генетического до биосферного. В настоящее время уже доказано, что «скачкообразность» эволюции на палеонтологическом уровне имеет свое отражение и на молекулярном (Nichol et al., 1993; Pagel et al., 2006; Wolf et al., 2006; Palmer et al., 2012).

Мы полагаем, что помимо внешних факторов существуют дополнительные, внутренние причины для глобальных вымираний земной биоты. Согласно нашей гипотезе, они являются следствием феномена бистабильности, который возникает только в таких экосистемах, большая часть организмов которых размножается половым путем. Палеонтологическая летопись ископаемых останков живых организмов на Земле в последние 500 млн лет отражает историю жизни именно таких организмов. Эта гипотеза говорит о том, что, если бы даже не было никаких глобальных катастроф абиотического характера, кризисы в эволюции живых организмов возникали бы все равно. О возможности этого свидетельствует наличие в истории планеты вымираний, которые пока не связывают с глобальными катастрофами абиотического характера, а также наличие серьезных внешних воздействий, которые не сопровождалось вымираниями (Archibald et al., 2010).

Мы считаем, что феномен бистабильности должен проявляться в эволюции живой системы на всех уровнях ее организации. Вклад этого феномена в эволюцию сложности клеточных форм нами продемонстрирован (Лихошвай, Хлебодарова, 2016b; Khlebodarova, Likhoshvai, 2018; Хлебодарова, Лихошвай, 2019). На уровне биоты всей Земли он должен интерферировать с абиогенными факторами, которые наблюдались в истории планеты и нашли



отражение в конкретных палеонтологических данных. Об этом свидетельствует наличие, хотя и неярко выраженного, цикла вымираний с периодом ~140 млн лет (Rohde, Muller, 2005), который можно связать с периодичностью оледенений Земли, предшествующих вымираниям (Veizer et al., 2000), а также цикла, близкого к 26–27 млн лет, наблюдаемого в последние 250 млн лет (Raup, Sepkoski, 1984, 1986; Sepkoski, 1989; Roberts, Mannion, 2019), который совпадает с датировкой кратеров вулканов в этот период (Rampino, Caldeira, 2015).

Что касается обнаруженной при анализе палеонтологических данных достаточно строгой цикличности вымираний морской биоты, проявленной на промежутке в 500 млн лет, период которой равен ~63 млн лет (Rohde, Muller, 2005; Melott, 2008; Lieberman, Melott, 2007, 2012; Melott, Vambach, 2014, 2017), то эмпирические данные о наличии периодичности в ~60 млн лет в изменении соотношения изотопов  $\text{Sr}^{87}/\text{Sr}^{86}$  в морских отложениях (Melott et al., 2012), указывающие на возможность существования цикличности, связанной с динамикой тектонических процессов на Земле, а также результаты моделирования крупномасштабных флуктуаций магнитного поля Солнца, демонстрирующие периодичность в 66 млн лет (Baker, Flood, 2015), не позволяют однозначно связать их с периодичностью глобальных вымираний на Земле.

На данном этапе развития модели мы также не можем объяснить наличие именно такого периода вымираний. Для этого модель слишком проста. При изменении масштаба времени она воспроизводит период колебаний, характерный для конкретного уровня организации живых систем, но достаточно грубо. И тем не менее полученные оценки дают возможность предположить, что масштабы времени, характерные для динамических процессов на уровне биоты больших экосистем или даже всей Земли, — это десятки миллионов лет. В настоящее время этот вопрос остается открытым.

## Список литературы / References

- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб.; Наука, 1991.
- [Darwin C. The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London, 1872. (Russ. ed.: Darvin Ch. Proiskhozhdenie Vidov Putem Estestvennogo Otbora, ili Sokhranenie Blagopriyatnykh Ras v Bor'be za Zhizn'. Saint-Petersburg: Nauka Publ., 1991)]
- Лихошвай В.А., Фадеев С.И., Хлебодарова Т.М. Стазис и периодичность в эволюции глобальной экосистемы: минимальная логистическая модель. *Матем. биол. биоинформ.* 2017;12(1): 120-136. DOI 10.17537/2017.12.120.
- [Likhoshvai V.A., Fadeev S.I., Khlebodarova T.M. Stasis and periodicity in the evolution of a global ecosystem: the minimum logistic model. *Matematicheskaya Biologiya i Bioinformatika = Mathematical Biology and Bioinformatics.* 2017;12(1):120-136. DOI 10.17537/2017.12.120. (in Russian)]
- Лихошвай В.А., Хлебодарова Т.М. Минимальная логистическая модель эволюции глобальной экосистемы. Докл. VI междунар. конф. «Математическая биология и биоинформатика», Пушкино, 16-21 октября 2016. Пушкино. 2016а;6:116-117.
- [Likhoshvai V.A., Khlebodarova T.M. The minimum logistic model of global ecosystem evolution. Proc. of the VI Int. Conf. "Mathematical Biology and Bioinformatics", Puschino, 16-21 October. 2016а; 6:116-117. (in Russian)]
- Лихошвай В.А., Хлебодарова Т.М. Фенотипическая множественность клеточного цикла бактерий: математическая модель. *Матем. биол. биоинформ.* 2016б;11(1):91-113. DOI 10.17537/2016.11.91.
- [Likhoshvai V.A., Khlebodarova T.M. Phenotypic variability of bacterial cell cycle: mathematical model. *Mathematical Biology and Bioinformatics.* 2017;12(Suppl.):t23-t44. DOI 10.17537/2017.12.t23.]
- Марков А.В. Новый подход в моделировании динамики разнообразия фанерозойской морской биоты. *Журн. общ. биологии.* 2001а;62(6):460-471.
- [Markov A.V. A new approach to modeling the diversity dynamics of Phanerozoic marine biota. *Zhurnal Obshchei Biologii = Journal of General Biology.* 2001а;62(6):460-471. (in Russian)]
- Марков А.В. Динамика разнообразия морской фауны в фанерозое: новый подход. *Палеонтол. журнал.* 2001б;35(1):3-12.
- [Markov A.V. Dynamics of the marine faunal diversity in the Phanerozoic: a new approach. *Paleontol. J.* 2001b;35(1):1-9.]
- Марков А.В., Коротаев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста. *Журн. общ. биологии.* 2007;68(1):3-18.
- [Markov A.V., Korotaev A.V. The dynamics of Phanerozoic marine animal diversity fits the hyperbolic growth model. *Zhurnal Obshchei Biologii = Journal of General Biology.* 2007;68(1):3-18. (in Russian)]
- Овчаренко В.Н. Переходные формы и видовая дифференцировка брахиопод. *Палеонтол. журнал.* 1969;3:57-63.
- [Ovcharenko V.N. Transitional forms and speciation of brachiopods. *Paleontologicheskii Zhurnal = Paleontological Journal.* 1969;3: 57-63. (in Russian)]
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности. *Журн. общ. биологии.* 1990;51(5):579-589. (2-е изд. Русский орнитологический журнал. 2014;23(1072): 3659-3673.
- [Severtsov A.S. Interspecific variety as a cause of evolutionary stability. *Zhurnal Obshchei Biologii = Journal of General Biology.* 1990;51(5):579-589. (in Russian)]
- Хлебодарова Т.М., Лихошвай В.А. Молекулярные механизмы ненаследуемой толерантности к антибиотикам у бактерий и архей. *Молекуляр. биология.* 2019;53(4):531-540. DOI 10.1134/S0026898419040050.
- [Khlebodarova T.M., Likhoshvai V.A. Molecular mechanisms of non-inherited antibiotic tolerance in bacteria and archaea. *Mol. Biol. (Moscow).* 2019;53(4):475-483. DOI 10.1134/S0026893319040058.]
- Alroy J. Colloquium paper: dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008; 105(Suppl. 1):11536-11542. DOI 10.1073/pnas.0802597105.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science.* 1980;208(4448): 1095-1108.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. Asteroid extinction hypothesis. *Science.* 1981;211(4483):654-656.
- Archibald J.D., Clemens W.A., Padian K., Archibald J.D., Clemens W.A., Padian K., Rowe T., Macleod N., Barrett P.M., Gale A., Holroyd P., Sues H.D., Ares N.C., Horner J.R., Wilson G.P., Goodwin M.B., Brochu C.A., Lofgren D.L., Hurlbert S.H., Hartman J.H., Eberth D.A., Wignall P.B., Currie P.J., Weil A., Prasad G.V., Dingus L., Courtillot V., Milner A., Milner A., Bajpai S., Ward D.J., Sahni A. Cretaceous extinctions: multiple causes. *Science.* 2010; 328(5981):973.
- Bacon K.L., Belcher C.M., Haworth M., McElwain J.C. Increased atmospheric  $\text{SO}_2$  detected from changes in leaf physiognomy across the Triassic-Jurassic boundary interval of East Greenland. *PLoS One.* 2013;8(4):e60614. DOI 10.1371/journal.pone.0060614.
- Bak P., Paczuski M. Complexity, contingency, and criticality. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995;92(15):6689-6696.
- Baker R.G., Flood P.G. The Sun-Earth connect 3: lessons from the periodicities of deep time influencing sea-level change and marine

- extinctions in the geological record. *SpringerPlus*. 2015;4:285. DOI 10.1186/s40064-015-0942-6.
- Bambach R.K. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic. *Paleobiology*. 1977;3(2):152-167.
- Bambach R.K., Knoll A.J., Wang S.C. Origination, extinction, and mass depletions of marine diversity. *Paleobiology*. 2004;30:522-542. DOI 10.1666/0094-8373(2004)030<0522:OEAMDO>2.0.CO;2.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., Ferrer E.A. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*. 2011;471(7336):51-57. DOI 10.1038/nature09678.
- Bartlett R., Elrick M., Wheeley J.R., Polyak V., Desrochers A., Asmerom Y. Abrupt global-ocean anoxia during the Late Ordovician-early Silurian detected using uranium isotopes of marine carbonates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2018;115(23):5896-5901. DOI 10.1073/pnas.1802438115.
- Beerling D. CO<sub>2</sub> and the end-Triassic mass extinction. *Nature*. 2002; 415(6870):386-387.
- Benton M.J. Diversification and extinction in the history of life. *Science*. 1995;268(5207):52-58.
- Blackburn T.J., Olsen P.E., Bowring S.A., McLean N.M., Kent D.V., Puffer J., McHone G., Rasbury E.T., Et-Touhami M. Zircon U-Pb geochronology links the end-Triassic extinction with the Central Atlantic Magmatic Province. *Science*. 2013;340(6135):941-945. DOI 10.1126/science.1234204.
- Bond D.P.G., Wignall P.B. The role of sea-level change and marine anoxia in the Frasnian-Famennian (Late Devonian) mass extinction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2008;263(3-4):107-118.
- Brenneke G.A., Herrmann A.D., Algeo T.J., Anbar A.D. Rapid expansion of oceanic anoxia immediately before the end-Permian mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011;108(43):17631-17634. DOI 10.1073/pnas.1106039108.
- Buatois L.A., Narbonne G.M., Mángano M.G., Carmona N.B., Myrow P. Ediacaran matground ecology persisted into the earliest Cambrian. *Nat. Commun.* 2014;5:3544. DOI 10.1038/ncomms4544.
- Burgess S.D., Muirhead J.D., Bowring S.A. Initial pulse of Siberian Traps sills as the trigger of the end-Permian mass extinction. *Nat. Commun.* 2017;8:164. DOI 10.1038/s41467-017-00083-9.
- Bush A.M., Hunt G., Bambach R.K. Sex and the shifting biodiversity dynamics of marine animals in deep time. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2016;113(49):14073-14078.
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., Palmer T.M. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 2015;1(5):e1400253. DOI 10.1126/sciadv.1400253.
- Cermeño P., Benton M.J., Paz Ó., Vérard C. Trophic and tectonic limits to the global increase of marine invertebrate diversity. *Sci. Rep.* 2017;7:15969. DOI 10.1038/s41598-017-16257-w.
- Chen D.Z., Qing H.R., Li R.W. The Late Devonian Frasnian-Famennian (F/F) biotic crisis: Insights from delta C-13(carb), delta C-13(org) and Sr-87/Sr-86 isotopic systematics. *Earth Planet. Sci. Lett.* 2005; 235(1-2):151-166.
- Chen D.Z., Tucker M.E., Shen Y.N., Yans J., Preat A. Carbon isotope excursions and sea-level change: implications for the Frasnian-Famennian biotic crisis. *J. Geol. Soc.* 2002;59(6):623-626. DOI 10.1144/0016-764902-027.
- Claeys P., Casier J.G., Margolis S.V. Microtektites and mass extinctions: evidence for a late devonian asteroid impact. *Science*. 1992; 257(5073):1102-1104.
- Clarkson M.O., Kasemann S.A., Wood R.A., Lenton T.M., Daines S.J., Richoz S., Ohnemüller F., Meixner A., Poulton S.W., Tipper E.T. Ocean acidification and the Permo-Triassic mass extinction. *Science*. 2015;348(6231):229-232. DOI 10.1126/science.aaa0193.
- Courtillot V., Fluteau F. Cretaceous extinctions: the volcanic hypothesis. *Science*. 2010;328(5981):973-974.
- Darroch S.A., Sperling E.A., Boag T.H., Racicot R.A., Mason S.J., Morgan A.S., Tweedt S., Myrow P., Johnston D.T., Erwin D.H., Laflamme M. Biotic replacement and mass extinction of the Ediacara biota. *Proc. Biol. Sci.* 2015;282(1814):pii20151003. DOI 10.1098/rspb.2015.1003.
- Decroly O., Goldbeter A. Birhythmicity, chaos, and other patterns of temporal self-organization in a multiply regulated biochemical system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1982;79(22):6917-6921.
- Dieckmann U., Law R. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* 1996; 34(5-6):579-612.
- Eldredge N., Gould S.J. On punctuated equilibria. *Science*. 1997; 276(5311):338-341.
- Erlykin A.D., Harper D.A.T., Sloan T., Wolfendale A.W. Mass extinctions over the last 500 myr: an astronomical cause? *Palaeontology*. 2017;60(2):159-167. DOI 10.1111/pala.12283.
- Erlykin A.D., Harper D.A.T., Sloan T., Wolfendale A.W. Periodicity in extinction rates. *Palaeontology*. 2018;61:149-158. DOI 10.1111/pala.12334.
- Finnegan S., Bergmann K., Eiler J.M., Jones D.S., Fike D.A., Eisenman I., Hughes N.C., Tripathi A.K., Fischer W.W. The magnitude and duration of Late Ordovician-Early Silurian glaciation. *Science*. 2011;331(6019):903-906.
- Finnegan S., Heim N.A., Peters S.E., Fischer W.W. Climate change and the selective signature of the Late Ordovician mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012;109(18):6829-6834.
- Gharaie M.H.M., Matsumoto R., Kakuwa Y., Milroy P.G. Late Devonian facies variety in Iran: volcanism as a possible trigger of the environmental perturbation near the Frasnian-Famennian boundary. *Geol. Quart.* 2004;48(4):323-332.
- Gharaie M.H.M., Matsumoto R., Racki G., Kakuwa Y. Chemostratigraphy of Frasnian-Famennian transition: Possibility of methane hydrate dissociation leading to mass extinction. Large ecosystem perturbations: causes and consequences. *Geological Society of America Special Paper*. 2007;424:109-125. DOI 10.1130/2007.2424(07).
- Ghienne J.F., Desrochers A., Vandenbroucke T.R., Achab A., Asselin E., Dabard M.P., Farley C., Loi A., Paris F., Wickson S., Veizer J. A Cenozoic-style scenario for the end-Ordovician glaciation. *Nat. Commun.* 2014;5:4485. DOI 10.1038/ncomms5485.
- Gill B.C., Lyons T.W., Young S.A., Kump L.R., Knoll A.H., Saltzman M.R. Geochemical evidence for widespread euxinia in the later Cambrian ocean. *Nature*. 2011;469(7328):80-83. DOI 10.1038/nature09700.
- Gingerich P.D. Paleontology and phylogeny: patterns of evolution of the species level in early tertiary mammals. *Am. J. Sci.* 1976;276: 1-28.
- Goldbeter A., Gonze D., Houart G., Leloup J.C., Halloy J., Dupont G. From simple to complex oscillatory behavior in metabolic and genetic control networks. *Chaos*. 2001;11(1):247-260.
- Gong Q., Wang X., Zhao L., Grasby S.E., Chen Z.Q., Zhang L., Li Y., Cao L., Li Z. Mercury spikes suggest volcanic driver of the Ordovician-Silurian mass extinction. *Sci. Rep.* 2017;13(7(1)):5304. DOI 10.1038/s41598-017-05524-5.
- Gould S.J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*. 1977;3:115-151.
- Gould S.J., Eldredge N. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature*. 1993;366(6452):223-227.
- Guex J., Pilet S., Müntener O., Bartolini A., Spangenberg J., Schoene B., Sell B., Schaltegger U. Thermal erosion of cratonic lithosphere as a potential trigger for mass-extinction. *Sci. Rep.* 2016;6:23168. DOI 10.1038/srep23168.
- Harish O., Hansel D. Asynchronous rate chaos in spiking neuronal circuits. *PLoS Comput. Biol.* 2015;11(7):e1004266. DOI 10.1371/journal.pcbi.1004266.
- Heimdal T.H., Svensen H.H., Ramezani J., Iyer K., Pereira E., Rodrigues R., Jones M.T., Callegaro S. Large-scale sill emplacement in Brazil as a trigger for the end-Triassic crisis. *Sci. Rep.* 2018;8(1):141. DOI 10.1038/s41598-017-18629-8.
- Hesse J., Gross T. Self-organized criticality as a fundamental property of neural systems. *Front. Syst. Neurosci.* 2014;8:166. DOI 10.3389/fnsys.2014.00166.

- Huang C., Joachimski M.M., Gong Y.M. Did climate changes trigger the Late Devonian Kellwasser Crisis? Evidence from a high-resolution conodont delta O-18(PO4) record from South China. *Earth Planet. Sci. Lett.* 2018;495:174-184. DOI 10.1016/j.epsl.2018.05.016.
- Huey R.B., Ward P.D. Hypoxia, global warming, and terrestrial late Permian extinctions. *Science*. 2005;308(5720):398-401.
- Hunt G. The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007;104(47):18404-18408.
- Huntley J.W., Kowalewski M. Strong coupling of predation intensity and diversity in the Phanerozoic fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007;104(38):15006-15010.
- Jackson J.B., Cheetham A.H. Tempo and mode of speciation in the sea. *Trends Ecol. Evol.* 1999;14(2):72-77.
- Joachimski M.M., Buggisch W. Anoxic events in the late Frasnian – causes of the Frasnian-Famennian faunal crisis. *Geology*. 1993; 21(8):675-678.
- Kaiho K., Oshima N. Site of asteroid impact changed the history of life on Earth: the low probability of mass extinction. *Sci. Rep.* 2017; 7(1):14855. DOI 10.1038/s41598-017-14199-x.
- Kaiho K., Oshima N., Adachi K., Adachi Y., Mizukami T., Fujibayashi M., Saito R. Global climate change driven by soot at the K-Pg boundary as the cause of the mass extinction. *Sci. Rep.* 2016;6: 28427. DOI 10.1038/srep28427.
- Kaiho K., Yatsu S., Oba M., Gorjan P., Gorjan P., Casier J.G., Ikeda M. A forest fire and soil erosion event during the Late Devonian mass extinction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2013;392: 272-280. DOI 10.1016/j.palaeo.2013.09.008.
- Keller G., Adatte T., Pardo A., Bajpai S., Khosla A., Samant B. Cretaceous extinctions: evidence overlooked. *Science*. 2010;328(5981): 974-975. DOI 10.1126/science.328.5981.974-a.
- Khlebodarova T.M., Kogai V.V., Trifonova E.A., Likhoshvai V.A. Dynamic landscape of the local translation at activated synapses. *Mol. Psychiatry*. 2018;23(1):107-114. DOI 10.1038/mp.2017.245.
- Khlebodarova T.M., Kogai V.V., Fadeev S.I., Likhoshvai V.A. Chaos and hyperchaos in simple gene network with negative feedback and time delays. *J. Bioinform. Comput. Biol.* 2017;15(2):1650042. DOI 10.1142/S0219720016500426.
- Khlebodarova T.M., Likhoshvai V.A. Persister cells – a plausible outcome of neutral coevolutionary drift. *Sci. Rep.* 2018;8(1):14309. DOI 10.1038/s41598-018-32637-2.
- Knoll A.H., Bambach R.K., Canfield D.E., Grotzinger J.P. Comparative Earth history and Late Permian mass extinction. *Science*. 1996; 273:452-457.
- Kogai V.V., Likhoshvai V.A., Fadeev S.I., Khlebodarova T.M. Multiple scenarios of transition to chaos in the alternative splicing model. *Int. J. Bifurcat. Chaos*. 2017;27(2):1730006. DOI 10.1142/S0218127417300063.
- Lamsdell J.C., Selden P.A. From success to persistence: Identifying an evolutionary regime shift in the diverse Paleozoic aquatic arthropod group Eurypterida, driven by the Devonian biotic crisis. *Evolution*. 2017;71(1):95-110. DOI 10.1111/evo.13106.
- Lau K.V., Maher K., Altiner D., Kelley B.M., Kump L.R., Lehrmann D.J., Silva-Tamayo J.C., Weaver K.L., Yu M., Payne J.L. Marine anoxia and delayed Earth system recovery after the end-Permian extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2016;113(9):2360-2365. DOI 10.1073/pnas.1515080113.
- Lieberman B.S., Melott A.L. Considering the case for biodiversity cycles: re-examining the evidence for periodicity in the fossil record. *PLoS One*. 2007;2(8):e759.
- Lieberman B.S., Melott A.L. Whilst this planet has gone cycling on: what role for periodic astronomical phenomena in large-scale patterns in the history of life? In: Talent J.A. (Ed.). *Earth and Life, International Year of Planet Earth*. Springer Science and Business Media B.V., 2012;37-50.
- Likhoshvai V.A., Kogai V.V., Fadeev S.I., Khlebodarova T.M. Alternative splicing can lead to chaos. *J. Bioinform. Comput. Biol.* 2015; 13(1):1540003. DOI 10.1142/S021972001540003X.
- Likhoshvai V.A., Kogai V.V., Fadeev S.I., Khlebodarova T.M. Chaos and hyperchaos in a model of ribosome autocatalytic synthesis. *Sci. Rep.* 2016;6:38870. DOI 10.1038/srep38870.
- Likhoshvai V.A., Matushkin Yu.G. Latent phenotype as adaptation reserve: a simplest model of cell evolution. Proc. of the II Int. Conf. “Bioinformatics of Genome Regulation and Structure”. Novosibirsk. 2000;1:195-198.
- Likhoshvai V.A., Matushkin Yu.G. Sporadic emergence of latent phenotype during evolution. In: Kolchanov N., Hofstaedt R. (Eds.). *Bioinformatics of Genome Regulation and Structure*. Boston; Dordrecht; London: Kluwer Academic Publishers, 2004;231-243.
- Lindskog A., Costa M.M., Rasmussen C.M., Connelly J.N., Eriksson M.E. Refined Ordovician timescale reveals no link between asteroid breakup and biodiversification. *Nat. Commun.* 2017;8:14066. DOI 10.1038/ncomms14066.
- Lindström S., Sanei H., van de Schootbrugge B., Pedersen G.K., Leshner C.E., Tegner C., Heunisch C., Dybkjær K., Outridge P.M. Volcanic mercury and mutagenesis in land plants during the end-Triassic mass extinction. *Sci. Adv.* 2019;5(10):eaaw4018. DOI 10.1126/sciadv.aaw4018.
- Liu J.S., Qie W.K., Algeo T.J., Yao L., Huang J.H., Luo G.M. Changes in marine nitrogen fixation and denitrification rates during the end-Devonian mass extinction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2016;448:195-206. DOI 10.1016/j.palaeo.2015.10.022.
- Ma X.P., Gong Y.M., Chen D.Z., Racki G., Chen X.Q., Liao W.H. The Late Devonian Frasnian-Famennian event in South China – patterns and causes of extinctions, sea level changes, and isotope variations. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2016;448:224-244. DOI 10.1016/j.palaeo.2015.10.047.
- Mackey M.C., Glass L. Oscillation and chaos in physiological control systems. *Science*. 1977;197:287-289.
- Madin J.S., Alroy J., Aberhan M., Fürsich F.T., Kiessling W., Kosnik M.A., Wagner P.J. Statistical independence of escalatory ecological trends in Phanerozoic marine invertebrates. *Science*. 2006; 312(5775):897-900.
- Martinez de la Fuente I., Martinez L., Veguillas J., Aguirregabiria J.M. Quasiperiodicity route to chaos in a biochemical system. *Biophys. J.* 1996;71(5):2375-2379.
- Marzoli A., Renne P.R., Piccirillo E.M., Ernesto M., Bellieni G., De Min A. Extensive 200-million-year-old continental flood basalts of the central atlantic magmatic province. *Science*. 1999;284(5414): 616-618.
- Mattila T.M., Bokma F. Extant mammal body masses suggest punctuated equilibrium. *Proc. Biol. Sci.* 2008;275(1648):2195-2199. DOI 10.1098/rspb.2008.0354.
- Mayhew P.J., Bell M.A., Benton T.G., McGowan A.J. Biodiversity tracks temperature over time. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2012; 109(38):15141-15145.
- McElwain J.C., Beerling D.J., Woodward F.I. Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science*. 1999;285:1386-1390.
- Medvedev M.V., Melott A.L. Do extragalactic cosmic rays induce cycles in fossil diversity? *Astrophys. J.* 2007;664(2):879-889. DOI 10.1086/518757.
- Melott A.L. Long-term cycles in the history of life: periodic biodiversity in the paleobiology database. *PLoS One*. 2008;3(12):e4044. DOI 10.1371/journal.pone.0004044.
- Melott A.L., Bambach R.K. Analysis of periodicity of extinction using the 2012 geological time scale. *Paleobiology*. 2014;40:177-196. DOI 10.1666/13047.
- Melott A.L., Bambach R.K. Periodicity in the extinction rate and possible astronomical causes – comment on mass extinctions over the last 500 myr: an astronomical cause? (Erlykin et al.). *Palaeontology*. 2017;60:911-920. DOI 10.1111/pala.12322.
- Melott A.L., Bambach R.K., Petersen K.D., McArthur J.M. An similar to 60-million-year periodicity is common to marine <sup>87</sup>Sr/<sup>86</sup>Sr, fossil biodiversity, and large-scale sedimentation: what does the periodicity reflect? *J. Geol.* 2012;120(2):217-226. DOI 10.1086/663877.



- Miller C.S., Peterse F., da Silva A.C., Baranyi V., Reichart G.J., Kürschner W.M. Astronomical age constraints and extinction mechanisms of the Late Triassic Carnian crisis. *Sci. Rep.* 2017;7(1):2557. DOI 10.1038/s41598-017-02817-7.
- Newman M.E. A model of mass extinction. *J. Theor. Biol.* 1997a; 189(3):235-252.
- Newman M.E. Evidence for self-organized criticality in evolution. *Physica D.* 1997b;107:293-296.
- Nichol S.T., Rowe J.E., Fitch W.M. Punctuated equilibrium and positive Darwinian evolution in vesicular stomatitis virus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1993;90:10424-10428.
- Novack-Gottshall P.M. Love, not war, drove the Mesozoic marine revolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2016;113(51):14471-14473. DOI 10.1073/pnas.1617404113.
- Nykter M., Price N.D., Aldana M., Ramsey S.A., Kauffman S.A., Hood L.E., Yli-Harja O., Shmulevich I. Gene expression dynamics in the macrophage exhibit criticality. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2008;105(6):1897-1900. DOI 10.1073/pnas.0711525105.
- Pagel M., Venditti C., Meade A. Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level. *Science.* 2006;314:119-121. DOI 10.1126/science.1129647.
- Palmer S.A., Clapham A.J., Rose P., Freitas F.O., Owen B.D., Beresford-Jones D., Moore J.D., Kitchen J.L., Allaby R.G. Archaeogenomic evidence of punctuated genome evolution in *Gossypium*. *Mol. Biol. Evol.* 2012;29:2031-2038. DOI 10.1093/molbev/mss070.
- Penn J.L., Deutsch C., Payne J.L., Sperling E.A. Temperature-dependent hypoxia explains biogeography and severity of end-Permian marine mass extinction. *Science.* 2018;362(6419):eaat1327. DOI 10.1126/science.aat1327.
- Percival L.M.E., Davies J.H.F.L., Schaltegger U., De Vleeschouwer D., Da Silva A.C., Föllmi K.B. Precisely dating the Frasnian-Famennian boundary: implications for the cause of the Late Devonian mass extinction. *Sci. Rep.* 2018;8(1):9578. DOI 10.1038/s41598-018-27847-7.
- Percival L.M.E., Ruhl M., Hesselbo S.P., Jenkyns H.C., Mather T.A., Whiteside J.H. Mercury evidence for pulsed volcanism during the end-Triassic mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2017; 114(30):7929-7934. DOI 10.1073/pnas.1705378114.
- Peters S.E. Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record. *Nature.* 2008;454(7204):626-629. DOI 10.1038/nature07032.
- Petersen H.I., Lindström S. Synchronous wildfire activity rise and mire deforestation at the Triassic-Jurassic boundary. *PLoS One.* 2012; 7(10):e47236. DOI 10.1371/journal.pone.0047236.
- Prokoph A., Ernst R.E., Buchan K.L. Time-series analysis of large igneous provinces: 3500 Ma to present. *J. Geol.* 2004;112(1):1-22. DOI 10.1086/379689.
- Rampino M.R. Disc dark matter in the Galaxy and potential cycles of extraterrestrial impacts, mass extinctions and geological events. *MNRAS.* 2015;448(2):1816-1820. DOI 10.1093/mnras/stu2708.
- Rampino M.R., Caldeira K. Periodic impact cratering and extinction events over the last 260 million years. *MNRAS.* 2015;454(4):3480-3484. DOI 10.1093/mnras/stv2088.
- Rampino M.R., Haggerty B.M., Pagano T.C. A unified theory of impact crises and mass extinctions: quantitative tests. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1997;822:403-431.
- Rampino M.R., Rodriguez S., Baransky E., Cai Y. Global nickel anomaly links Siberian Traps eruptions and the latest Permian mass extinction. *Sci. Rep.* 2017;7(1):12416. DOI 10.1038/s41598-017-12759-9.
- Rampino M.R., Stothers R.B. Geological rhythms and cometary impacts. *Science.* 1984;226:1427-1431.
- Rasmussen C.M.Ø., Kröger B., Nielsen M.L., Colmenar J. Cascading trend of Early Paleozoic marine radiations paused by Late Ordovician extinctions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2019;116(15):7207-7213. DOI 10.1073/pnas.1821123116.
- Rasskin-Gutman D., Esteve-Altava B. The multiple directions of evolutionary change. *Bioessays.* 2008;30(6):521-525. DOI 10.1002/bies.20766.
- Raup D.M., Sepkoski J.J. Jr. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science.* 1982;215(4539):1501-1503.
- Raup D.M., Sepkoski J.J. Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1984;81(3):801-805.
- Raup D.M., Sepkoski J.J. Jr. Periodic extinction of families and genera. *Science.* 1986;231:833-836.
- Ricci J., Quidelleur X., Pavlov V., Orlov S., Shatsillo A., Courtillot V. New <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar and K-Ar ages of the Viluy traps (Eastern Siberia): Further evidence for a relationship with the Frasnian-Famennian mass extinction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2013; 386:531-540. DOI 10.1016/j.palaeo.2013.06.020.
- Roberts B.W., Newman M.E. A model for evolution and extinction. *J. Theor. Biol.* 1996;180(1):39-54.
- Roberts G.G., Mannion P.D. Timing and periodicity of Phanerozoic marine biodiversity and environmental change. *Sci. Rep.* 2019;9(1): 6116. DOI 10.1038/s41598-019-42538-7.
- Robertson D.S. Feedback theory and Darwinian evolution. *J. Theor. Biol.* 1991;152(4):469-484.
- Rohde R.A., Muller R.A. Cycles in fossil diversity. *Nature.* 2005; 434(7030):208-210.
- Sallan L.C., Coates M.I. End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2010;107(22):10131-10135. DOI 10.1073/pnas.0914000107.
- Schaller M.F., Wright J.D., Kent D.V. Atmospheric PCO<sub>2</sub> perturbations associated with the Central Atlantic Magmatic Province. *Science.* 2011;331(6023):1404-1409. DOI 10.1126/science.1199011.
- Schmitz B., Farley K.A., Goderis S., Heck P.R., Bergström S.M., Boschi S., Claeys P., Debaille V., Dronov A., van Ginneken M., Harper D.A.T., Iqbal F., Friberg J., Liao S., Martin E., Meier M.M.M., Peucker-Ehrenbrink B., Soens B., Wieler R., Terfelt F. An extraterrestrial trigger for the mid-Ordovician ice age: Dust from the breakup of the L-chondrite parent body. *Sci. Adv.* 2019;5(9):eaax4184. DOI 10.1126/sciadv.aax4184.
- Schoene B., Eddy M.P., Samperton K.M., Keller C.B., Keller G., Adatte T., Khadri S.F.R. U-Pb constraints on pulsed eruption of the Deccan Traps across the end-Cretaceous mass extinction. *Science.* 2019;363(6429):862-866. DOI 10.1126/science.aau2422.
- Schoene B., Samperton K.M., Eddy M.P., Keller G., Adatte T., Bowring S.A., Khadri S.F., Gertsch B. U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction. *Science.* 2015;347(6218):182-184. DOI 10.1126/science.aaa0118.
- Schulte P., Alegret L., Arenillas I., Arz J.A., Barton P.J., Bown P.R., Bralower T.J., Christeson G.L., Claeys P., Cockell C.S., Collins G.S., Deutsch A., Goldin T.J., Goto K., Grajales-Nishimura J.M., Grieve R.A., Gulick S.P., Johnson K.R., Kiessling W., Koeberl C., Kring D.A., MacLeod K.G., Matsui T., Melosh J., Montanari A., Morgan J.V., Neal C.R., Nichols D.J., Norris R.D., Pierazzo E., Ravizza G., Rebolledo-Vieyra M., Reimold W.U., Robin E., Salge T., Speijer R.P., Sweet A.R., Urrutia-Fucugauchi J., Vajda V., Whalen M.T., Willumsen P.S. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science.* 2010;327(5970):1214-1218. DOI 10.1126/science.1177265.
- Seaborg D.M. Evolutionary feedback: a new mechanism for stasis and punctuated evolutionary change based on integration of the organism. *J. Theor. Biol.* 1999;198(1):1-26.
- Sepkoski J.J. Jr. Extinctions of life. *Los Alamos Sci.* 1988;16:36-49.
- Sepkoski J.J. Jr. Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *J. Geol. Soc. London.* 1989;146:7-19.
- Sepkoski J.J. Jr. A compendium of fossil marine animal genera. *Bull. Am. Paleontol.* 2002;363:1-560.
- Sheehan P.M. The Late Ordovician mass extinction. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2001;29:331-364.
- Sheets H.D., Mitchell C.E., Melchin M.J., Loxton J., Štorch P., Carlucci K.L., Hawkins A.D. Graptolite community responses to global climate change and the Late Ordovician mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2016;113(30):8380-8385. DOI 10.1073/pnas.1602102113.

- Shen J., Chen J., Algeo T.J., Yuan S., Feng Q., Yu J., Zhou L., O'Connell B., Planavsky N.J. Evidence for a prolonged Permian-Triassic extinction interval from global marine mercury records. *Nat. Commun.* 2019;10(1):1563. DOI 10.1038/s41467-019-09620-0.
- Shen Y., Farquhar J., Zhang H., Masterson A., Zhang T., Wing B.A. Multiple S-isotopic evidence for episodic shoaling of anoxic water during Late Permian mass extinction. *Nat. Commun.* 2011;2:210. DOI 10.1038/ncomms1217.
- Smolarek-Lach J., Marynowski L., Trela W., Wignall P.B. Mercury spikes indicate a volcanic trigger for the Late Ordovician mass extinction event: an example from a deep shelf of the Peri-Baltic region. *Sci. Rep.* 2019;9(1):3139. DOI 10.1038/s41598-019-39333-9.
- Sneppen K., Bak P., Flyvbjerg H., Jensen M.H. Evolution as a self-organized critical phenomenon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995;92:5209-5213.
- Solé R.V., Manrubia S.C. Extinction and self-organized criticality in a model of large-scale evolution. *Phys. Rev. E.* 1996;54(1):R42-R45.
- Solé R.V., Saldaña J., Montoya J.M., Erwin D.H. Simple model of recovery dynamics after mass extinction. *J. Theor. Biol.* 2010;267(2):193-200. DOI 10.1016/j.jtbi.2010.08.015.
- Song H., Wignall P.B., Chu D., Tong J., Sun Y., Song H., He W., Tian L. Anoxia/high temperature double whammy during the Permian-Triassic marine crisis and its aftermath. *Sci. Rep.* 2014;4:4132. DOI 10.1038/srep04132.
- Sun H., Xiao Y., Gao Y., Zhang G., Casey J.F., Shen Y. Rapid enhancement of chemical weathering recorded by extremely light seawater lithium isotopes at the Permian-Triassic boundary. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2018;115(15):3782-3787. DOI 10.1073/pnas.1711862115.
- Sutcliffe O.E., Dowdeswell J.A., Whittington R.J., Theron J.N., Craig J. Calibrating the Late Ordovician glaciation and mass extinction by the eccentricity cycles of Earth's orbit. *Geology.* 2000;28(11):967-970. DOI 10.1130/0091-7613(2000)028<0967:CTLOGA>2.3.CO;2.
- Tanner L.H., Hubert J.F., Coffey B.P., McInerney D.P. Stability of atmospheric CO<sub>2</sub> levels across the Triassic/Jurassic boundary. *Nature.* 2001;411(6838):675-677.
- Tennant J.P., Mannion P.D., Upchurch P. Sea level regulated tetrapod diversity dynamics through the Jurassic/Cretaceous interval. *Nat. Commun.* 2016;7:12737. DOI 10.1038/ncomms12737.
- Them T.R. 2nd, Gill B.C., Caruthers A.H., Gerhardt A.M., Gröcke D.R., Lyons T.W., Marroquin S.M., Nielsen S.G., Trabucho Alexandre J.P., Owens J.D. Thallium isotopes reveal protracted anoxia during the Toarcian (Early Jurassic) associated with volcanism, carbon burial, and mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2018;115(26):6596-6601. DOI 10.1073/pnas.1803478115.
- Thibodeau A.M., Ritterbush K., Yager J.A., West A.J., Ibarra Y., Bottjer D.J., Berelson W.M., Bergquist B.A., Corsetti F.A. Mercury anomalies and the timing of biotic recovery following the end-Triassic mass extinction. *Nat. Commun.* 2016;7:11147. DOI 10.1038/ncomms11147.
- Valentine J.W., Moores E.M. Plate-tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. *Nature.* 1970;228:657-659.
- Valverde S., Ohse S., Turalaska M., West B.J., Garcia-Ojalvo J. Structural determinants of criticality in biological networks. *Front. Physiol.* 2015;6:127. DOI 10.3389/fphys.2015.00127.
- Van Bocxlaer B., Damme D.V., Feibel C.S. Gradual versus punctuated equilibrium evolution in the Turkana Basin molluscs: evolutionary events or biological invasions? *Evolution.* 2008;62(3):511-520. DOI 10.1111/j.1558-5646.2007.00296.x.
- Veizer J., Godderis Y., Francois L. Evidence for decoupling of atmospheric CO<sub>2</sub> and global climate during the Phanerozoic eon. *Nature.* 2000;408:698-701. DOI 10.1038/35047044.
- Voje K.L. Tempo does not correlate with mode in the fossil record. *Evolution.* 2016;70(12):2678-2689. DOI 10.1111/evo.13090.
- Voje K.L., Starrfelt J., Liow L.H. Model adequacy and microevolutionary explanations for stasis in the fossil record. *Am. Nat.* 2018;191(4):509-523. DOI 10.1086/696265.
- Wang X., Liu S.A., Wang Z.R., Chen D.Z., Zhang L.Y. Zinc and strontium isotope evidence for climate cooling and constraints on the Frasnian-Famennian (similar to 372 Ma) mass extinction. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2018;498:68-82. DOI 10.1016/j.palaeo.2018.03.002.
- Whiteside J.H., Olsen P.E., Eglinton T., Brookfield M.E., Sambrotto R.N. Compound-specific carbon isotopes from Earth's largest flood basalt eruptions directly linked to the end-Triassic mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2010;107(15):6721-6725. DOI 10.1073/pnas.1001706107.
- Wignall P.B., Sun Y., Bond D.P., Izon G., Newton R.J., Védérine S., Widdowson M., Ali J.R., Lai X., Jiang H., Cope H., Bottrell S.H. Volcanism, mass extinction, and carbon isotope fluctuations in the Middle Permian of China. *Science.* 2009;324(5931):1179-1182. DOI 10.1126/science.1171956.
- Williamson P.O. Palaeontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana basin. *Nature.* 1981;293:437-443.
- Wolf Y.I., Viboud C., Holme E.C., Koonin E.V., Lipman D.J. Long intervals of stasis punctuated by bursts of positive selection in the seasonal evolution of influenza A virus. *Biol. Direct.* 2006;1:34. DOI 10.1186/1745-6150-1-34.
- Xiao S., Laflamme M. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends Ecol. Evol.* 2009;24(1):31-40.
- Zaffos A., Finnegan S., Peters S.E. Plate tectonic regulation of global marine animal diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2017;114(22):5653-5658. DOI 10.1073/pnas.1702297114.
- Zhang F., Romaniello S.J., Algeo T.J., Lau K.V., Clapham M.E., Richoz S., Herrmann A.D., Smith H., Horacek M., Anbar A.D. Multiple episodes of extensive marine anoxia linked to global warming and continental weathering following the latest Permian mass extinction. *Sci. Adv.* 2018a;4(4):e1602921. DOI 10.1126/sciadv.1602921.
- Zhang F., Xiao S., Kendall B., Romaniello S.J., Cui H., Meyer M., Gilleaudeau G.J., Kaufman A.J., Anbar A.D. Extensive marine anoxia during the terminal Ediacaran Period. *Sci. Adv.* 2018b;4(6):eaan8983. DOI 10.1126/sciadv.aan8983.
- Zhu Z., Liu Y., Kuang H., Benton M.J., Newell A.J., Xu H., An W., Ji S., Xu S., Peng N., Zhai Q. Altered fluvial patterns in North China indicate rapid climate change linked to the Permian-Triassic mass extinction. *Sci. Rep.* 2019;9(1):16818. DOI 10.1038/s41598-019-53321-z.

**Благодарности.** Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта 19-14-50159. Авторы благодарят В.В. Сулова за критические замечания и полезную дискуссию при подготовке рукописи к публикации.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 03.12.2019. После доработки 03.02.2020. Принята к публикации 24.03.2020.