

Этапность эволюции и её причины

В.А.Красилов

*Второе издание. Первая публикация в 1973**

Проблема этапности развития органического мира имеет большое значение для теории эволюции, исторической геологии и биостратиграфии. Она тесно связана с целым рядом частных проблем: неравномерности развития, вымирания, сальтаций, ортогенеза, совпадения (или несовпадения) эволюционных эпизодов в различных типах, воздействия геологических процессов на эволюцию.

Мысль об этапах развития живых существ восходит к Бюффону, который в «Этапах природы» связывал эти этапы с последовательным охлаждением Земли и соответствующим изменением климата. Ламарк воспринял идею Бюффона о влиянии климата на геологические и биологические процессы, но трансформацию видов считал очень постепенной и непрерывной, не распадающейся на этапы. Можно усмотреть принципиальное сходство между взглядами Ламарка и Ляйеля на природу геологических процессов. Им обоим противостоял Кювье, считавший причиной изменения органического мира глобальные катастрофы. Дарвин в историческом очерке, предпосланном «Происхождению видов», называет двух авторов, которые до него пришли к идее естественного отбора, но в то же время допускали катастрофические вымирания. Это Патрик Мэттью и известный геолог Кейзерлинг. Последний считал причиной вымираний определённые химические воздействия на репродуктивные клетки, носящие периодический характер и подобные эпидемиям. Любопытно, что Дарвин квалифицировал расхождения между взглядами Мэттью и своими как несущественные. В то же время он писал, что «совершенно безнадежно искать в изменениях течений, климата или других физических условий причину этих великих изменений в формах жизни во всем мире, в самых различных климатах». Это утверждение носит полемический характер и направлено против эволюционистов, веривших в трансформацию видов под прямым воздействием среды.

Впоследствии дарвинисты по-разному оценивали роль геологических факторов, считая их: а) помехами, незначительно нарушающими нормальный ход эволюции; б) возможной причиной изоляции или воссоединения разорванных ареалов с вытекающими отсюда последствиями микроэволюционного порядка; в) причиной миграции, вымирания

* Красилов В.А. 1973. Этапность эволюции и её причины // *Журн. общ. биол.* 34, 2: 227-240.

и смен сообществ на отдельных территориях (например, в Южной Америке), не имеющих, однако, решительного влияния на судьбу тех или иных групп организмов; г) силой, определяющей смены фаун и флор на всей Земле и этапность эволюции. П.П.Сушкин (1922, с. 30) писал о последней точке зрения, что она «может показаться, на первый взгляд, возвратом к теории катастроф», так как смена доминирующих типов «происходит прежде всего переменою условий, а не прямою конкуренцией». При таком понимании истории фаун и флор она становится органически связанной с геологическими изменениями, «становится действительно частью истории земной коры, а не придатком её». Этот вывод из обзора истории позвоночных противоречит предположению Дарвина, что «поскольку из всех причин органической эволюции наиболее важна та, что почти не зависит от меняющихся и, вероятно, внезапно меняющихся физических условий, то ... общее изменение ископаемых из последовательных формаций, вероятно, служит хорошей мерой относительного, но не абсолютного интервала времени».

Несмотря на противоречия в оценке роли геологических процессов, дарвинисты обычно сходятся на том, что эти процессы не были причастны к возникновению новых типов животных и растений. Уже стало общим местом утверждение, что новые группы не появляются в результате горообразования или другого изменения физической среды, а просто используют благоприятно сложившуюся для них ситуацию. По А.Н.Криштофовичу (1946), новые типы растений к моменту изменения условий уже сформировались в недрах полихронной флоры и готовы «ринуться» на освободившиеся места.

В рассуждениях такого рода обычно упускают то немаловажное обстоятельство, что геологические процессы могут изменить само действие отбора и этим способствовать не только расселению, но и возникновению новых типов организации (Красилов 1969). Чтобы убедиться в этом, коротко рассмотрим основные вопросы, связанные с проблемой этапности эволюции.

Ортогенез

Палеонтологи, описавшие первые филогенетические ряды, казалось, подтвердили независимость эволюционного процесса от изменений физических условий. Классический пример – эволюция морских ежей из рода *Micraster*, изученных Роу (Rowe 1899), а затем McKerrow (1971) и др. Развитие этого рода прослежено в однообразной толще писчего мела, образовавшейся в относительно стабильных условиях.

Особенно убедительными казались многочисленные примеры одностороннего (ортогенетического) развития при постоянстве или флуктуациях различных параметров среды. Причиной такого развития считают конструктивные ограничения (Rensch 1954) и односторон-

ленное действие отбора (ортоселекцию). Хаксли (Huxley 1955) полагает, что дальнейшее изменение в заданных условиях отбора направлении более вероятно, чем отклонение от него. Направленное изменение органа во многих случаях объясняется коррелятивными связями с другими органами, на которые действует ортоселекция. В этом случае большую роль играет аллометрический рост, нередко приводящий к рудиментации органов. Особым случаем ортоселекции следует считать однонаправленную изменчивость аллэстетических и других признаков, связанных с половым отбором.

Менее изучены наследственное закрепление модификаций и аристокгенез. По мнению Хаксли (Huxley 1955), мутация, совпадающая по фенотипическому проявлению с модификацией (т.е. генокопия по Шмальгаузену), закрепляется в данных условиях отбора легче, чем любая другая. Таким образом, закрепление модификаций (эффект Моргана – Болдуина), возможно, лишь симулирует соматическую индукцию ламаркистов. Достоверных примеров аристокгенеза – запрограммированной эволюции в результате серий однонаправленных мутаций – пока немного. Направленная изменчивость при последовательном увеличении или уменьшении числа хромосом (полиплоидизации или гаплоидизации), вероятно, относится к явлениям этого плана.

Однонаправленные редукционные процессы нередко обусловлены специализацией и повышением темпов роста (акцелерацией). Г.И. Шпет (1971) считает акцелерацию одним из основных законов эволюции. Повышение темпов роста создаёт общую тенденцию к упрощению организации, а специализация делает часть адаптивного комплекса излишней. Контроль отбора в отношении соответствующих органов снимается и они деградируют (Шмальгаузен 1968). Этот механизм объясняет те варианты редукции, которые ранее связывали с экономией материала или «материальной компенсацией». Он объясняет также однонаправленное развитие при стабильных физических условиях, так как движущей силой здесь служит все возрастающая плотность заполнения экологического пространства, обуславливающая углубление специализации отдельных компонентов биоценоза.

Этот процесс, очевидно, должен приостановиться при стабилизации биоценозов. Действительно, мы практически не знаем длинных ортогенетических линий. Многие примеры однонаправленного развития, описанные палеонтологами, по-видимому, представляют собой псевдоортогенезы. Наиболее распространённый вариант псевдоортогенеза – это хроноклина. Клинальная географическая изменчивость объясняется однонаправленным изменением какого-либо фактора среды (например, температуры) в пространстве. Если в данном пункте этот фактор изменяется с течением времени, то последовательные звенья

клины замещают друг друга в геологическом разрезе, образуя хроноклину. Такую природу, возможно, имеют ряды, описанные Ваагеном и Неймайром (см. Rensch 1954; палеоботанические примеры хроноклин см. в работах Axelrod 1941, 1948; Stebbins 1947).

Хеннингсмун (Hinningsmoen 1964) полагает, что многие «ортогенезы» представляют собой искажение зигзагообразной эволюции за счёт «сглаживания» зигзагов тафономическими факторами и неполнотой коллектирования. Кроме однонаправленного он выделяет обратимый, итеративный и зигзагообразный типы развития (к этому следует прибавить ещё ретикулирующий тип, возникающий при гибридизации в сочетании с аллополиплоидией), причём однонаправленное развитие правильнее считать «необратившимся», чем принципиально необратимым.

Из сказанного выше следует, что объяснение эволюции высших таксонов, предлагаемое «синтетической» теорией (путём мелких однонаправленных изменений) и требующее длительного развития в заданном направлении, маловероятно. Эта теория отрицает качественное отличие микроэволюции от видообразования (Necht 1965; Vock 1970; и др.). Считают, что в момент возникновения высший таксон имеет статус вида; «высшим» он становится (в представлении систематика) позднее, в процессе диверсификации (Mayr 1968). Сейчас, однако, всё чаще высшие таксоны считают более или менее отчётливо обособленными адаптивными типами (Schaeffer 1965). Например, Вален (Valen 1971a) показал, что все отряды млекопитающих сформировались в результате изменения адаптивной зоны и в первую очередь способа питания. На первый взгляд, такой подход не применим, скажем, к автотрофным растениям. Однако семенные растения принципиально отличаются от споровых питанием гаметофита, а покрытосеменные от голосеменных – питанием зародыша. Подобные перестройки знаменуют изменение направленности эволюции.

Неравномерность и изменение направленности филогенеза

В шестом издании «Происхождения видов» Дарвин соглашался с Фолконером в том, «что период, в течение которого каждый вид подвергался модификации ... был, вероятно, короток по сравнению с тем временем, когда он не изменялся». Геккель утверждал, что существуют моменты ускоренного развития (Erasme), которые Вальтер называл анастрофами, в Ведекинд периодами расцвета (Blütenzeiten). По Реншу (1954), такие периоды есть в развитии всех филогенетических ветвей. Они сразу же следуют за появлением новой группы или удалены от него на целую эпоху (verspätete Blütenzeiten). Неравномерность эволюционного процесса сейчас ни у кого не вызывает сомнений, однако

её причины не вполне ясны. Предложены следующие объяснения эволюционных всплесков: а) сальтационистское (Шиндевольф), связывающее всплески и типогенез с макромутациями в «типострофических» популяциях; б) эволюционное (Шмальгаузен, Ренш, Симпсон и др.), выдвигающее на первый план особые условия отбора; в) неокатастрофистское (Newell 1967; и др.), утверждающее, что не только геологическая летопись, но и сама эволюция носит эпизодический характер, прерывается катастрофическими вымираниями вследствие «утраты биотопа».

Теория типострофических популяций Шиндевольфа была поддержана Майром (Mayr 1964), считающим, что обеднение генофонда в небольших краевых популяциях может вызвать «генетическую революцию». Форд и Добжанский (Ford 1960; Dobzhansky 1960) разошлись в оценке теории «генетической революции». Изменчивость краевых популяций, на которую опирался Майр, возможно, объясняется смещением рецессивов к периферии ареала в соответствии с принципом Н.И. Вавилова.

Ещё Дарвин допускал возможность сальтационного возникновения новых признаков путём закрепления способности «размножаться в очень раннем возрасте». При этом зрелые стадии рано или поздно утрачиваются и организация вида внезапно изменяется. Гольдшмидт (Goldschmidt 1940) также полагал, что радикальные изменения могут быть вызваны мутациями, влияющими на градиенты роста. Макромутационное действие генов-регуляторов подтверждается некоторыми недавними исследованиями (Britten, Davidson 1969). Мутации генов-регуляторов ответственны за акцелерацию полового созревания (педогенез) и ретардацию соматического роста (неотения в узком смысле, эпистазия или фетализация – все эти понятия почти синонимичны: Cloud 1948; Rensch 1954; Hardy 1954). Роль педоморфоза («тайной эволюции» по де Биру) в образовании новых групп как животных (Hardy 1954; Шишкин 1968, 1969), так и растений (Тахтаджян 1970; Stebbins 1950) становится всё более явной. Вместе с тем для развития нового типа организации на основе неотении и других сальтационных изменений необходимо, как указывал Гольдшмидт, ослабление конкуренции, так как резкие отклонения от нормы элиминируются стабилизирующим отбором. Иначе говоря, требуются особые условия отбора.

Ренш (Rensch 1954) пишет, что гипотеза, объясняющая изменение направления эволюции и типогенез вопреки стабилизирующему отбору, была выдвинута Годри, им самим и Симпсоном. Согласно этой гипотезе, новые типы организации формируются при заселении новых биотопов. Разнообразие открытых для колонизации биотопов, возможно, обусловило быстрое возникновение большинства типов животных в раннем кембрии и растений в раннем девоне. В дальнейшем снятие

стабилизирующего давления отбора, изменения направления эволюции, по-видимому, были связаны с другими причинами.

Совпадение рубежей

Совпадение рубежей в развитии различных, ценотически не связанных групп организмов можно объяснить лишь действием какого-то фактора общего значения. Многие исследователи не признают совпадения рубежей. Считают, например, что животные «отстают» от растений на целую геологическую эпоху, что граница «мезофита» и «кайнофита» проходит не в конце, а в середине мелового периода, когда покрытосеменные заняли господствующее положение в растительных сообществах. Некоторые факты заставляют пересмотреть это положение. Покрытосеменные и млекопитающие появляются в геологической летописи почти одновременно, во второй половине юры (Simpson 1965). Из альбы описаны остатки относительно продвинутых представителей как цветковых растений, так и млекопитающих животных (Clemens 1968).

Возраст многих меловых флор сейчас пересмотрен. Выяснилось, например, что альбская флора Гренландии, описанная О.Геером и долго служившая доказательством арктического происхождения цветковых, в действительности не содержит остатков этих растений; они происходят из вышележащих слоёв Атане, имеющих не сеноман-туронский, как полагали ранее, а сенонский возраст. Сахалинская флора Половинки и Мгачей относится не к альбу-сеноману, как думал А.Н. Криштофович, а к сенону. Недавно выяснилось, что знаменитая флора глин Эмбой в США приурочена не к сеноманской свите Раритан, а к сенонской серии Маготи (Owen *et al.* 1970). Эти флоры можно считать типичными для сенона. Как и в сеноманской флоре Чехословакии, здесь много секвой и близких к ним таксодиевых. По моим подсчётам, в сенонской флоре Сахалина и датской Буреинского Цагаяна покрытосеменных приблизительно в два раза меньше, чем хвойных. Разнообразие меловых покрытосеменных нередко преувеличено в десятки раз из-за сильной изменчивости их листьев (Красилов 1970а, 1972). В спорово-пыльцевых спектрах свиты Умиат (сенон) Аляски всего 3% покрытосеменных. В Маастрихте Сахалина и Восточной Европы (Malicki *et al.* 1970) известны захоронения растений, где вообще нет покрытосеменных. В Маастрихте Северной Америки (свита Хелл Крик) покрытосеменные составляют 47% (Hall, Norton 1967), что, вероятно, не намного превышает процентное содержание млекопитающих в фауне позвоночных из тех же слоёв.

Первичная радиация цветковых в альбе – позднем мелу была связана с замещением ими цикадофитов в нижних ярусах хвойных лесов. Одновременно возросло также разнообразие млекопитающих, которые

уже в позднем мелу доминировали среди мелких позвоночных. Их размеры не превышали 1 м, тогда как для динозавров это был нижний предел (Bakker 1971). Смена доминирующих типов в верхних ярусах мезофильных лесов и среди крупной наземной фауны произошла одновременно на рубеже мезозоя и кайнозоя.

Вместе с гигантскими наземными рептилиями в конце мелового периода вымирают такие «динозавры» растительного мира, как беннеттиты, нилссонии и кейтонии (их остатки встречаются вплоть до сенона и нижнего дания), а также морские рептилии и многие мезозойские группы морских многоклеточных, планктонных фораминифер (Frerichs 1971) и водорослей (Tappan 1958).

Если отбросить чисто умозрительную гипотезу вымирания вследствие «старения» филогенетической ветви, то остаются две реальные причины – конкурентное исключение и изменение физической среды. Хотя оба фактора в большинстве случаев действуют совместно, необходимо выяснить, какой из них превалирует. При конкурентном исключении вымирание не связанных ценотически групп организмов едва ли может быть синхронным. Между тем, «великое вымирание» наземных динозавров, морских рептилий, аммонитов и т.п. произошло более или менее одновременно в конце маастрихта. Предпринимались попытки доказать, что вымирание не было строго синхронным и что в каждом конкретном случае объяснялось конкурентным исключением или истреблением хищниками. Так, Л.К.Габуния (1969) объясняет вымирание мезозавров в конце мела тем, что их яйца и молодь поедали крокодилы и примитивные китообразные, а динозавров – поеданием мезозойскими млекопитающими покрытосеменных, которые «более калорийны», чем голосеменные (Там же, с. 215). В рассуждениях такого рода есть два уязвимых места: во-первых, не учитывается, что изменение численности популяций хищника и жертвы гораздо чаще приводит к динамическому равновесию, чем к полному истреблению и, во-вторых, принцип конкурентного исключения трактуется слишком прямолинейно. Доказано (Ayala 1969), что виды, конкурирующие в использовании тех или иных ресурсов, вполне могут сосуществовать, если в отношении других ресурсов или факторов среды их экология различна. Исключение может быть лишь в случае идентичности экологических ниш. В таком модернизированном виде принцип исключения не может объяснить вымираний, о которых говорилось выше.

Эпизодические воздействия катастрофического характера – радиация, вулканизм, эпидемии и т.п. также, по-видимому, не могут быть причиной великих вымираний. Действительно, примеры мгновенных (в геологическом смысле) вымираний известны лишь в антропогене и связаны с деятельностью человека. Даже вымирание в меловом периоде, которое было гораздо более кратковременным, чем вымирание на

рубеже палеозоя и мезозоя, растянулось на миллионы лет (его продолжительность оценивают в 2-5 млн. лет). Такой длительный процесс не может быть связан с кратковременным воздействием. Следует учесть также гомеостатические свойства биоценозов, их способность к восстановлению при эпизодических нарушениях (Jonson 1964). Великие вымирания скорее всего были обусловлены действием фактора, глубоко изменявшего структуру популяций и биоценозов, их гомеостатические свойства.

Тектогенез

В прошлом такие авторитетные геологи, как Чемберлен, Квенштедт, Шухерт, Эренберг и другие считали, что периоды относительного спокойствия в истории Земли чередуются с планетарными фазами складчатости и что это чередование определяет этапность эволюции органического мира (см. Меннер 1962; Just 1947; и др.). Связь между тектогенезом и эволюцией при этом трактовалась по-разному. Например, по мнению Б.Л.Личкова (1945, и др.), тектонический цикл начинается с усиленной денудации и оледенений, сопровождаемых переселениями организмов. Затем следует «умеренный» период и происходит видообразование. Конец цикла – сглаживание рельефа, слабая денудация, засоление почв, аридизация и вымирание.

Позднее глобальной тектонике была противопоставлена теория непрерывного тектогенеза и асинхронности развития различных структур земной коры. Шиндевольф (Schindewolf 1937) подверг резкой критике представления о зависимости органической эволюции от тектогенеза. К нему присоединились Уэстолл (Westoll 1954), который квалифицировал представление о вымирании граптолитов и зарождении тетрапод в результате каледонского тектогенеза как пустословие, Симпсон (Simpson 1965), утверждавший, что ларамийский тектогенез практически не повлиял на судьбу млекопитающих, и другие палеонтологи (см. Henbest 1952).

Однако в последнее время взгляды на природу тектогенеза коренным образом изменились. Возникла «новая глобальная тектоника» (Isaks *et al.* 1968), согласно которой литосфера разбита на ряд жёстких плит, границами которых служат срединные хребты, где литосфера наращивается, зоны Бенъофа, где она поглощается, и трансформные разломы, по которым происходят сбрососдвиговые движения. Все плиты связаны между собой, и движение одной из них компенсируется всей системой, т.е. имеет глобальный резонанс. Эволюция геосинклиналей отражает или контракцию океана, или миграцию зон Бенъофа и связанных с ними островных дуг. В любом случае она не может рассматриваться как автономный процесс, не связанный с развитием других структур. Цикл развития литосферных плит – 250 млн. лет (De-

wey, Horsfield 1970), что приблизительно совпадает с крупнейшими этапами эволюции органического мира. Не оказывается ли в таком случае глобальный тектогенез причиной этапности?

Куртен (Kurten 1967) полагает, что скорость эволюции наземных позвоночных связана прямой зависимостью с числом обособленных континентальных блоков, а также с их размерами. Другой фактор – это рост срединных хребтов, изменяющий объем океанических впадин, систему циркуляции гидросферы и атмосферы, вызывающий трансгрессии (Valentine, Moores 1970). Клауд (Cloud 1948) видит значение трансгрессий в увеличении разнообразия биотопов и снижении давления отбора. По-видимому, Кювье правильно расценивал трансгрессии как важнейший фактор быстрого изменения морских и наземных сообществ (Newell 1967). Получены данные, свидетельствующие о катастрофически быстром развитии трансгрессий (Zangerl, Richardson 1963; Чумаков 1971). Отметим, что многие геологи, не стоящие на позициях плитовой тектоники, признают в то же время синхронность орогенеза в планетарном масштабе (Хайн 1970; Леонов 1972).

Хотя горообразование, трансгрессии, дрейф и соединение континентальных блоков – важные факторы эволюции, ещё большее значение, вероятно, имеют связанные с тектогенезом изменения климата, к которым мы ещё вернёмся.

Инверсии магнитного поля

В последнее время обнаружена корреляция между вымиранием отдельных видов микропланктона и инверсиями магнитного поля Земли. Установлено также, что вымирания в конце палеозоя и мезозоя совпадают с относительно частыми инверсиями, следующими за периодами относительной стабильности магнитного поля. Было высказано предположение, что космическая радиация во время инверсий приводит к вымиранию. Однако великие вымирания в равной мере затрагивают наземные и морские организмы, хотя последние защищены от радиации толщей воды. Аналогичные возражения можно выдвинуть и против других «радиационных» гипотез, объясняющих вымирания, например, вспышками сверхновых звёзд, происходящими, по некоторым расчётам, раз в 50 млн. лет на расстоянии не более ста световых лет от Земли. Однако катастрофическое воздействие может иметь не сама радиация, а связанные со взрывами изменения климата (Russel, Tucker 1971).

Некоторые авторы связывают вымирание непосредственно с действием магнитного поля, так как многие организмы чувствительны к его изменениям (Crain 1971; Hays 1971). Вопрос этот ещё слабо изучен. Не исключено, что геомагнитные инверсии сопряжены с каким-то другим фактором, более важным для эволюции. Г.Н.Назаров (1971) считает, что причиной инверсий могут быть оледенения, вызывающие смеще-

ние оси вращения Земли. Инверсии, в свою очередь, могут воздействовать на систему циркуляции атмосферы.

Состав атмосферы

По теории Беркнера – Маршала (Berkner, Marshall 1965), содержание кислорода в атмосфере достигло точки Пастера (0.01 современного содержания) в начале кембрия. Этим и объясняется эволюционная вспышка: число родов и число классов животных увеличилось в два раза. В начале ордовика содержание кислорода, возможно, поднялось до 10% (точка Беркнера – Маршалла: Brönnimann 1966), что сделало возможным заселение суши. Другие авторы полагают, что точка Пастера была пройдена уже в протерозое. Вангеров предлагает для кембрия цифру 10%, что подтверждается распределением беспозвоночных в современных морях с дефицитом кислорода (Rhoads, Morse 1971). В девоне, судя по широкому распространению красноцветных отложений, содержание кислорода было не ниже современного.

Высказывалось предположение, что вымирания связаны с уменьшением содержания кислорода (McAlester 1970; и др.). МакАлестер обнаружил корреляцию между скоростью метаболизма и частотой вымираний в различных семействах, однако приводимые им данные по метаболизму недостаточно представительны (Schopf *et al.* 1971). К тому же в конце мела больше всего пострадали гигантские организмы с относительно низкой скоростью поглощения кислорода. Млекопитающие с высокой скоростью метаболизма пострадали меньше рептилий.

Изменение содержания углекислого газа также рассматривалось как возможная причина вымираний и ускорения эволюции (Arrhenius 1896; Рухин 1959; Гольберт и др. 1968; Dorman 1968; и др.). Однако содержание как CO₂, так и O₂ поддерживается в состоянии динамического равновесия системой атмосфера – гидросфера – биосфера.

Кроме карбонатного «буффера» равновесие поддерживается такими зависящими от концентрации кислорода процессами, как фотосинтез, скорость окислительных реакций, полнота захвата водорода, выделяемого при извержениях вулканов и фотолизе водяных паров, распространение анаэробных вод и количество погребённого восстановленного углерода (Valen 1971). Заметные отклонения от нормы могут быть вызваны резкими колебаниями скорости осаждения карбонатов и численности микропланктона (Tappan 1968; Worsley 1971), что скорее всего связано с изменением температуры (Frerichs 1971). В таком случае изменение соотношения CO₂ и O₂ в атмосфере — лишь побочный эффект эволюции климата.

Климат

Бюффон связывал изменение органического мира с прогрессирующим похолоданием. При этом новые группы организмов появляются в

высоких широтах и мигрируют к экватору. Идея «миграционных волн» с севера довольно популярна среди зоологов (Matthew 1950), но особенно её поддерживают ботаники. Аза Грей, Гарднер, Чени, Криштофович и другие считали, что арктотретичная геофлора сформировалась в Арктике в эоцене, а затем продвигалась к югу, замещая тропическую геофлору полтавского типа. По мнению Раункиера (Raunkiaer 1934, 1937), намеченный им ряд жизненных форм от вечнозелёных фанерофитов с незащищёнными почками до терофитов отражает хронологическую последовательность их появления в связи с постепенным ухудшением климата от каменноугольного периода до четвертичного. Близкие взгляды можно встретить и в ряде новейших работ. Широкое признание получила сейчас гипотеза М.И.Голенкина (1927), объясняющая «победу» покрытосеменных изменением метеорологических условий в меловом периоде: впервые в истории Земли сильная облачность и высокая влажность сменились продолжительным солнечным сиянием и сухостью, к которым цветковые приспособлены лучше, чем голосеменные.

Однако идеи Бюффона, прогрессивные для XVIII века, становятся наивными, когда их с небольшими изменениями повторяют в XX веке. Ещё Энглер (Engler 1879-1882) отмечал, что гипотеза Гарднера о полярном происхождении арктической флоры наталкивается на ряд противоречий. Новые данные по ископаемой флоре Арктики (Wolfe *et al.* 1966) подтвердили правоту Энглера.

Хотя вопрос о дочетвертичных климатических ритмах ещё не решён, можно смело утверждать, что изменение климата не было однонаправленным не только с карбона до наших дней, но и в пределах кайнозоя.

Позднемеловая эпоха, когда появились многочисленные цветковые, характеризуется (вопреки Голенкину) максимальным развитием трансгрессий, сужением аридных зон, значительным угленакоплением и чрезвычайно широким распространением лесов с секвойей, близких к современному береговому редвуду. Меловое вымирание затронуло в первую очередь беннеттитов – наиболее ксерофильных и фотофильных растений мезозоя. Вымерли также кейтониевые и чекановские, семезачатки которых помещались внутри капсул, аналогичных завязи (Красилов 1970б). В то же время хвойные, лишённые таких «влажных камер», почти не пострадали. Листья меловых цветковых не имеют ксероморфных признаков. В целом процент ксерофильных и фотофильных растений выше среди голосеменных (многие хвойные, африканские цикадовые, гнетовые и др.), чем среди покрытосеменных. Все эти факты противоречат гипотезе Голенкина.

По другому пути пошёл палеозоолог Меттью (Matthew 1950), считавший, что климатические условия изменяются ритмически в соот-

ветствии с периодичностью тектонического режима и в свою очередь изменяют направленность эволюции. Эпохи гумидного и аридного климатов сменяют друг друга. Первые способствуют специализации позвоночных в условиях обильной пищи, вторые – генерализации и повышению активности.

По Стеббинсу (Stebbins 1947), преобладание лесной субтропической растительности и развитие *Gymenoptera* определили характер первого, мезозойского этапа эволюции покрытосеменных, когда при относительном однообразии форм роста шла усиленная диверсификация репродуктивных структур и быстро оформились основные семейства. Вторым этап был связан с орогенезом неогена, возникновением альпийских и аридных биотопов и заключался в диверсификации вегетативной сферы, формировании новых жизненных форм. Третий, плейстоценовый этап, ознаменовался усиленным развитием аллополиплоидов в связи с периодическим разобщением популяций при оледенении и их последующим воссоединением при отступании льда. Уже в этой схеме мы видим, что роль климата не сводится к влиянию на распространение тех или иных жизненных форм. С.М.Яблоков-Хнзорян (1963 и др.) пришёл к выводу, что сдвиги растительных зон при изменениях климата играли важнейшую роль в эволюции наземных фаун. Каждому климатическому циклу, по его мнению, отвечает эволюционный цикл из двух фаз: обеднения фауны и специализации при похолодании, обогащения и ароморфоза при потеплении. Основную роль в этом процессе играет не интенсивность колебаний, а их множественность.

Известно, что температура и сезонность влияют на скорость мутирования, размеры и темпы роста организмов, размеры популяций (что в свою очередь отражается на скорости распространения мутаций). Такие адаптации общего плана, как фотопериодизм у растений или теплокровность у животных могли развиться лишь в условиях сезонного климата.

В бессезонном климате популяция «стремится» максимизировать приспособленность по любому признаку, определяемому двуаллельным геном (Тимофеев-Ресовский, Свирежев 1970), тогда как в сезонном климате приспособленность к условиям того или иного сезона не достигает максимального значения, но остаётся достаточно высокой для обоих сезонов. Поэтому сезонный климат покровительствует «генералистам» (видам с широкой экологической нишей), а бессезонный – «специалистам». При похолодании генералисты смещаются в низкие широты, а при потеплении они уступают место специалистам (Valentine 1969). К подобным факторам относится различное число видов в экосистемах тропического и умеренного климата. По мере продвижения от высоких широт к низким возрастает плотность заполнения и «ёмкость» экологического пространства. Поэтому при похолодании био-

ценозы оказываются перенасыщенными, а при потеплении – недонасыщенными. В первом случае возрастает напряжённость отбора, развитие идёт по пути элиминации «избыточных» видов, а во втором – по пути обогащения видами за счёт адаптивной радиации, иммиграции и типогенеза.

Таким образом, можно предположить, что ритмические изменения климата имеют прямое отношение как к вымиранию, так и к типогенезу. Они периодически превращают экологически закрытые биоценозы в открытые, снимая давление отбора. При этом изменяется общая направленность развития ценотических популяций. Тенденция к сужению экологических ниш, специализации и утрате части адаптивного комплекса сменяется на противоположную – к экологической экспансии и приобретению новых адаптаций.

Крупные климатические циклы связаны с эволюцией литосферных плит и глобальными фазами орогенеза, тогда как мелкие, вероятно, определяются космическими факторами. Методы реконструкции климатических условий прошлого ещё далеки от совершенства и результаты, полученные различными исследователями, часто не совпадают. Для позднего мезозоя и кайнозоя (время, наиболее важное для становления современной флоры и фауны) по данным изотопной палеотермометрии и палеоботаники в большинстве случаев устанавливается падение среднегодовых температур в начале и середине юры, в начале, середине и конце мела, во второй половине олигоцена и плиоцена. Главные климатические оптимумы приходятся на конец лейаса, позднюю юру, середину позднемеловой эпохи, эоцен и середину миоцена (Emiliani 1966; Dorf 1969; Красилов 1971; и др.). В последнее время палинологи значительно детализировали картину изменений климата в палеогене и неогене. Описаны климатические циклы продолжительностью в 2.6 млн. лет (Hammen 1961) и более мелкие, сопоставимые с четвертичными (Szafer 1961).

Отчётливая корреляция эволюционных всплесков и вымираний с климатическими циклами продемонстрирована для планктонных фораминифер и других морских организмов (Frerichs 1971).

Основные доминирующие типы наземных животных и растений кайнозоя (млекопитающие и цветковые) появились во второй половине юрского периода, когда среднеюрское падение температур сменилось потеплением, обеднённые среднеюрские биоценозы оказались недонасыщенными, уменьшилось давление стабилизирующего отбора и возникла тенденция к экологической экспансии. На позднюю юру и самое начало мела приходится первый этап адаптивной радиации этих групп. Великое вымирание в конце мелового периода сопровождалось похолоданием в маастрихте и особенно датском веке (Манжен 1963; Фойгт 1963; Красилов 1970a; Hall, Norton 1967; Srivastava 1970). Основной

оптимум позднемеловой эпохи, по некоторым определениям палеотемператур, приходится на коньяк-сантон, а по палеоботаническим данным автора – на кампан. Иначе говоря, климатический оптимум, способствующий углублению специализации и уменьшению генетической гетерогенности популяций (Bretsky, Lorenz 1970) непосредственно предшествовал похолоданию. Этим, очевидно, и объясняется катастрофический характер вымирания.

Некоторые авторы отказываются признать маастрихт-датское похолодание главной причиной вымирания, так как оно, вероятно, не было значительным, не все термофильные формы вымерли и, кроме того, оно не объясняет исчезновения динозавров и других мезозойских групп в тропиках. Эти возражения теряют значение, если принять, что вымирание было вызвано не прямым летальным действием похолодания, а связанной с ним перестройкой биоценозов и изменением действия отбора. Установлено, что климатические колебания плейстоцена влияли на эволюцию биоценозов не только в высоких широтах, но и в тропиках (Haffer 1969; Vuilleumier 1971). Морская фауна датского века приобрела бореальный облик даже в низких широтах (Russel, Tucker 1971).

Переломные моменты эволюции климата приходятся на границы геологических групп, систем, отделов и более мелких подразделений (Umbgrove 1942; Hammen 1961). По-видимому, они определяют совпадение рубежей в развитии различных групп организмов.

«Я не понимаю, – писал Мэттью в 1915 году, – как можно согласовать теорию, что каждая раса животных эволюирует и расселяется независимо от других и что общая биотическая и физическая среда не является контролирующим фактором с самим фактом существования региональных фаун» (Matthew 1950). В самом деле, если изменения температурных условий в пространстве определяют географические границы не только отдельных видов, но и целых провинций (Юфевев 1969; Valentine 1963; для растительных формаций это ещё более очевидно), то соответствующие им изменения во времени должны иметь аналогичный эффект. Температурные адаптации ценотически связанных организмов приблизительно совпадают (Жирмунский 1971). В противном случае изменения температуры приводили бы к «ценотическому хаосу» (Шварц 1971).

Отчётливая связь с климатом обнаруживается в смене доминирующих типов животных и растений от позднего палеозоя до кайнозоя. В конце перми – начале триаса среди наземных позвоночных доминировали терапсиды. В течение триаса эта группа приходит в упадок и замещается завропсидами (Robinson 1971), которые уступили господствующее положение млекопитающим на рубеже мела и палеогена. Любопытно, что смена доминирующих типов терапсиды → завропсиды →

млекопитающие отличается от последовательности приближения к уровню млекопитающих: завропсиды → терапсиды → млекопитающие.

У растений высший уровень организации достигнут цветковыми, которые резко отличаются от живущих ныне голосеменных по способу защиты семезачатка, морфологии листьев, сетчатому жилкованию. Эти же признаки сближают их с птеридоспермами и глоссоптеридами палеозоя. Голосеменных условно можно подразделить на ангиоспермоидные (семезачатки в купулах, жилкование частично сетчатое) и неангиоспермоидные (семезачатки защищены чешуями, жилкование открытое). К первой группе относятся птеридоспермы, глоссоптериды, чекановские и кейтониевые, ко второй – кордаитовые, хвойные, гинкговые, цикадовые и беннеттитовые. В конце палеозоя основными доминантами растительных формаций были глоссоптериды в южном полушарии, птеридоспермы и кордаиты – в северном. В мезозое господствуют хвойные, к которым в умеренной зоне присоединяются гинкговые и чекановские, а в субтропической – беннеттитовые. Таким образом, ангиоспермоидные голосеменные доминировали главным образом в позднем палеозое (и начале триаса). Среди мезозойских ангиоспермоидных кейтониевые – небольшая группа, не претендующая на доминирование, а чекановские играли заметную роль лишь во флоре Сибири. К тому же по разнообразию (около пяти родов) они значительно уступали не только хвойным и беннеттитам, но и гинкговым. Сопоставив последовательность приближения к ангиоспермоидному уровню (хвойные, гинкговые, беннеттитовые → птеридоспермы, глоссоптериды → покрытосеменные) с хронологической последовательностью доминирующих типов (птеридоспермы, глоссоптериды → хвойные, гинкговые, беннеттитовые → покрытосеменные), мы обнаружим расхождение, аналогичное описанному выше для позвоночных. Это расхождение не только подчёркивает единство истории доминирующих типов животных и растений, но позволяет сделать вывод, что направленность их сукцессии изменялась в зависимости от физических условий. В позднем палеозое дифференциация климатов была, пожалуй, наиболее отчётливой, а южное полушарие, где развились глоссоптериды и многие группы рептилий (Kurten 1967), было охвачено оледенением. В мезозое контрастность климатических условий и климатическая зональность были выражены слабее, чем в позднем палеозое и кайнозое. По-видимому, существует соответствие между высотой организации доминирующих типов и общей климатической ситуацией.

Описанное выше отклонение смены доминирующих типов от последовательности, отвечающей общебиологическому прогрессу, подтверждает мысль Сушкина (1922, с. 29), что ход эволюции «тесно переплетается с изменением лика земли и главным образом с изменением климата в обширном смысле этого слова». Каждая эпоха характе-

ризуется сильным развитием определённого комплекса условий, который в другие эпохи не встречается или редок. Ему соответствуют главенствующие биологические типы данной эпохи. К аналогичному выводу пришёл позднее Нейрн (Nairn 1965), сформулировавший принцип неидентичности, или уникальности условий последовательных геологических эпох. Этот принцип должен стать каузальной основой биостратиграфии.

Мы можем заключить, что климатические циклы – основная причина этапности эволюции. Они не только способствуют распространению одних жизненных форм и вытеснению других, но, изменяя структуру биоценозов и действие отбора, определяют господствующую эволюционную тенденцию. Они воздействуют практически на все биоценозы и одновременно изменяют ход литогенеза. Благодаря этому возможно естественное членение геологической истории, причём ранг стратиграфических подразделений, очевидно, отвечает масштабу климатических циклов.

Литература

- Габуния Л.К. 1969. *Вымирание древних рептилий и млекопитающих*. Тбилиси: 1-234.
- Голенкин М.И. 1927. *Победители в борьбе за существование*. М.
- Гольберт А.В., Маркова Л.Г., Полякова И.Д., Сакс В.Н., Тесленко Ю.В. 1968. *Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу и палеогене*. М.: 1-150.
- Жирмунский А.В. 1971. *Теплоустойчивость клеток и распределение донных животных в верхних зонах моря*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук, Л.: 1-70.
- Красилов В.А. 1969 // *Проблемы филогении и систематики*. Владивосток: 12-30.
- Красилов В.А. 1970а // *Вопросы геологии, геохимии и металлогении сев.-зап. сектора Тихоокеанского пояса*. Владивосток: 43-45.
- Красилов В.А. 1970б // *Журн. общ. биол.* **31**, 6: 679-699.
- Красилов В.А. 1971 // *Геол. и геофиз.* 8: 11-18.
- Красилов В.А. 1972 // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 3: 9-16.
- Криштофович А.Н. 1946 // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. Л., 2: 21-86.
- Леонов Ю.Г. 1972 // *Геотектоника* **2/3**: 3-14.
- Личков Б.Л. 1945 // *Журн. общ. биол.* **6**, 3: 159-182.
- Манжен Ж.Ф. 1963 // *Тр. 21-го Междунар. геол. конгр.* М.: 113-120.
- Меннер В.В. 1962. *Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит*. М.
- Назаров Г.Н. 1971. *Оледенение и геологическое развитие Земли*. М.: 1-152.
- Рухин Л.Б. 1959. *Основы общей палеогеографии*. Л.: 1-259.
- Сушкин П.П. 1922 // *Природа* 3/5: 4-31.
- Тахтаджян А.Л. 1970. *Происхождение и расселение цветковых растений*. Л.: 1-145.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Свиржев Ю.М. 1970 // *Генетика* **6**, 10: 155-165.
- Фойгт Э. 1963 // *Тр. 21-го Междунар. геол. конгр.* М.: 146-162.
- Хаин В.Е. 1970 // *Вестн. Моск. ун-та* 2: 36-72.
- Чумаков И.С. 1971 // *Сов. геология* 10: 3-14.
- Шварц С.С. 1971 // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 4: 485-494.
- Шишкин М.А. 1968 // *Палеонтол. журн.* 3: 3-11.
- Шишкин М.А. 1969 // *Материалы по эволюции наземных позвоночных*. М.: 30-44.
- Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)*. М.: 1-451.

- Шпет Г.И. 1971. *Увеличение темпов роста и продуктивности в эволюции животных*. Киев.
- Юферев О.В. 1969 // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 5: 77-84.
- Яблоков-Хнзорян С.М. 1963 // *Зоол. журн.* 47, 10: 1433-1444.
- Arrhenius G. 1896 // *Philos. Mag.* 41: 237-276.
- Axelrod D.I. 1941 // *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 27: 546-561.
- Axelrod D.I. 1948 // *Evolution* 2: 127-144.
- Ayala F.J. 1969 // *Nature* 221: 1076-1079.
- Bakker R.T. 1971 // *Evolution* 25: 636-658.
- Berkner L.V., Marshall L.C. 1965 // *New Scientist* 11: 415-419.
- Bock W.J. 1970 // *Evolution* 24: 704-722.
- Bretzky P.W., Lorenz D.M. 1970 // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 81: 2449-2456.
- Britten R.J., Davidson E.H. 1969 // *Science* 165, 3891: 346-357.
- Bronnimann P. 1966 // *Arch. sci.* 19: 1-21.
- Clemens P.E., Jr. 1968 // *Evolution* 22, 1: 1-18.
- Cloud P.E., Jr. 1948 // *Evolution* 2, 4: 322-350.
- Crain J.K. 1971 // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 82: 2603-2606.
- Dewey J.F., Horsfield B. 1970 // *Nature* 225: 521-626.
- Dobzhansky T. 1960 // *Evolution after Darwin*. Univ. Chicago Press, 1: 403-428.
- Dorf E. 1969 // *Proc. North Amer. Paleontol. Convent. Pt. D*: 323-346.
- Dorman F.H. 1968 // *J. Geol.* 76, 3: 297-313.
- Emiliani C. 1966 // *Science* 154, 3757: 851-857.
- Engier A. 1879-1882. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode*, Leipzig.
- Ford E.B. 1960 // *Evolution after Darwin*. Univ. Chicago Press, 1: 181-196.
- Frerichs W.E. 1971 // *J. Paleontol.* 45: 963-968.
- Goldschmidt R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven; London; Oxford.
- Haffer J. 1969 // *Science* 165, 3889: 131-138.
- Hall J.W., Norton N.J. 1967 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 3, 1: 121-131.
- Hammen T. van der. 1961 // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 95: 440-449.
- Hardy A.C. 1954 // *Evolution as a Process*. London: 122-142.
- Hays J.D. 1971 // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 82: 2438-2447.
- Hecht M.K. 1965 // *System. Zool.* 14, 4.
- Henbest L.G. 1962 // *J. Paleontol.* 26, 3: 297-325.
- Henningsmoen G. 1964 // *Norsk geol. tidskr.* 44, 3: 341-1352.
- Huxley J. 1955. *Evolution. The Modern Synthesis*. London: 1-645.
- Isaks B., Oliver, Sykes L.R. 1968 // *Geophys. Res.* 73: 5855-6900.
- Johnson R. G. 1964 // *Approaches to Paleoecology*. New York; London; Sydney: 107-134.
- Just T. 1947 // *Ecol. Monographs* 17, 2: 127-137.
- Kurten B. 1967 // *Comment. Biol. Soc. Sci. fenn.* 31, 1: 1-8.
- Malicki A., Karzmarz K., Popiel J.S. 1970 // *Ann. Univ. M. Curie – Skl.* 22B: 219-236.
- Matthew W.D. 1950. *Climate and Evolution* (3th ed.). N.Y. Acad. Sci. Spec. Publ. 1: 1-223.
- Mayr E. 1954 // *Evolution as a Process*. London: 157-180.
- Mayr E. 1968 // *Nature* 231: 446-447.
- McAlester A.L. 1970 // *J. Paleontol.* 44: 405-409.
- McKerrow 1971 // *J. Geol. Soc.* 127, 5: 454-464.
- Nairn A.E.M. 1965 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1: 5-11.
- Newell N.D. 1967 // *Uniformity and simplicity*. Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 89: 63-89.
- Owens J.P., Minard J.P., Sohl N.F., Mello J.F. 1970 // *Geol. Surv. Prof. Pap.* 676: 1-60.
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford.
- Raunkiaer C. 1937. *Plant Life Forms*. Oxford.
- Rensch B. 1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*. Stuttgart: 1-436.
- Rhoads D., Morse J.W. 1971 // *Lethaia* 4: 413-428.
- Robinson P.L. 1971 // *Paleontology* 14, 1: 131-153.

- Rowe A.W. 1899 // *Quart. J. Geol. Soc. London* **55**: 494-547.
 Russel D., Tucker W. 1971 // *Nature* **229**: 553-664.
 Schaeffer B. 1965 // *System. Zool.* **14**.
 Schindewolf O.H. 1937 // *Geol. Inst. Univ. Upsala Bull.* **27**: 166-188.
 Schopf T.J.M., Farmanfarmaian A., Gooch J.L. 1971 // *J. Paleontol.* **45**, 2: 247-252.
 Simpson G. G. 1965. *The Geography of Evolution*. Philadelphia; New York: 1-249.
 Srivastava S.K. 1970 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **7**, 3: 221-224.
 Stebbins G.L. 1947 // *Ecol. Monographs* **17**, 2: 151-158.
 Stebbins G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York; London: 1-643.
 Szafer W. 1961 // *Inst. Geol. Prace* **33**: 1-205.
 Tappan H. 1968 // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* **8**: 56-66.
 Umbgrove J.H.F. 1942. *The Pulse of the Earth*. The Hague.
 Valen L. van. 1971a // *Evolution* **25**, 2: 420-425.
 Valen L. van. 1971b // *Science* **171**: 439-443.
 Valentine J.W. 1963 // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* **47**, 3: 457-466/
 Valentine J.W. 1969 // *J. Paleontol.* **43**, 4.
 Valentine J.W., Mores E.M. 1970 // *Nature* **228**: 657-659.
 Vuilleumier B.S. 1971 // *Science* **173**: 771-779.
 Westoll T.S. 1954 // *Evolution as a Process*. London.
 Wolfe J., Hopkins D.M., Leopold E.B. 1966 // *Geol. Surv. Prof. Pap.* **388A**.
 Worsley T.R. 1971 // *Nature* **230**: 50-52.
 Zangerl R., Richardson E.S., Jr. 1963 // *Field. Geol. Mem.* **4**: 1-352.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1053: 3028-3037

Некоторые аспекты формирования фауны птиц Палеарктики

В.А. Колбин

Василий Анфимович Колбин. ФГБУ Государственный заповедник Вишерский,
ул. Гагарина 36-Б, Красновишерск, Пермский край, 618590, Россия. E-mail: kgularis@mail.ru

Поступила в редакцию 18 августа 2014

Общеизвестно, что живые организмы распространены на земном шаре неравномерно. Анализ распространения видов в пространстве позволил зоогеографам в первой половине XX века сформулировать концепцию исторически сложившихся комплексов животного мира (типов фауны), которые объединяются общностью области распространения (Бобринский и др. 1946). В дальнейшем при отнесении того или иного вида к определённой фауне учитывались экологические связи с растительностью, широтная, меридиональная и региональная зональности распределения организмов (Куренцов 1965; Матюшкин 1982). В конце XX века в экологии произошла смена парадигм: организмистскую (куда прекрасно вписывались представление о существовании